

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA



Dipartimento di Psicologia Generale
Corso di Laurea Triennale in Scienze Psicologiche Cognitive e
Psicobiologiche

Elaborato finale

Esiste una facilitazione del movimento anche nelle piante?
Uno studio di analisi cinematica 3D in *Pisum sativum* L.

Is There a Facilitation of Movement Also in Plants?
*A 3D Kinematic Analysis Study in *Pisum sativum* L.*

Relatrice
Dott.ssa Silvia Guerra

Laureanda: Francesca Rolla
Matricola: 2116737

Anno Accademico 2025/2026

INDICE

INDICE	2
INTRODUZIONE.....	3
CAPITOLO 1	4
IL SISTEMA DEI NEURONI SPECCHIO (MNS).....	4
1.1 Il sistema dei neuroni specchio (MNS) nella scimmia ed essere umano	4
1.2 L'attivazione del sistema specchio oltre i conspecifici.....	7
1.3 Facilitazione motoria: evidenze cinematiche dell'osservazione dell'azione	8
1.4 Dalla risonanza corticale a un principio funzionale più generale	9
CAPITOLO 2.....	10
IL MOVIMENTO NELLE PIANTE	10
2.1 La circumnutazione: le origini darwiniane del movimento vegetale.....	10
2.2 Avvicinamento e aggrappo nelle piante rampicanti: studi cinematici.....	10
2.3 Possibili meccanismi alla base della modulazione motoria nelle piante	12
CAPITOLO 3.....	14
LA MIA RICERCA.....	14
3.1 Materiali e metodi	14
3.1.1 Soggetti sperimentali	14
3.1.2 Condizioni sperimentali.....	14
3.1.3 Condizioni di germinazione e crescita.....	16
3.1.4 Registrazione video e analisi dei dati.....	17
3.1.5 Variabili dipendenti	18
3.2 Analisi statistiche	19
3.3 Risultati	20
3.3.1 Risultati qualitativi.....	20
3.3.2 Risultati cinematici	21
CAPITOLO 4.....	26
DISCUSSIONE E CONCLUSIONE	26
BIBLIOGRAFIA	28

INTRODUZIONE

L'osservazione di un'azione eseguita da un altro individuo può indurre nell'osservatore l'attivazione di rappresentazioni motorie corrispondenti a quelle coinvolte nell'esecuzione dell'azione osservata. Questo principio, noto come *Direct Matching*, costituisce uno dei principali quadri teorici attraverso cui è stato interpretato il funzionamento del sistema dei neuroni specchio (mirror neuron system, MNS). Il MNS comprende un insieme di circuiti neurofisiologici che si attivano sia durante l'esecuzione di un'azione sia durante l'osservazione di un'azione analoga compiuta da un altro individuo. Questo meccanismo è stato proposto come possibile base per la comprensione delle azioni altrui e la modulazione della risposta motoria. Lo studio di questi fenomeni solleva tuttavia una questione più generale. Ovvero, è possibile osservare forme di facilitazione motoria anche in organismi privi di sistema nervoso centrale? La domanda non implica l'esistenza di un sistema equivalente ai neuroni specchio, ma la possibilità che meccanismi differenti producano fenomeni funzionalmente comparabili. Le piante rappresentano un caso particolarmente interessante per affrontare questa questione. Pur essendo prive di sistema nervoso centrale esse sono in grado di percepire numerosi stimoli ambientali e di modulare di conseguenza il proprio movimento per aumentare le possibilità di sopravvivenza. Nello specifico, studi recenti hanno dimostrato che le piante rampicanti di pisello (*Pisum sativum* L.), sono in grado di percepire sia la presenza di elementi rilevanti nell'ambiente (e.g., supporti esterni e piante vicine) e di modulare il proprio comportamento motorio di conseguenza (Bonato et al., 2024; Guerra et al., 2019). Il presente lavoro si propone quindi di indagare se un principio funzionalmente analogo alla facilitazione motoria possa manifestarsi nell'interazione tra due piante di pisello (*Pisum sativum* L.) poste in vasi separati e quindi prive della possibilità di interagire direttamente attraverso gli apparati radicali o le parti aeree, ciascuna delle quali dotata di un proprio supporto esterno a cui potersi aggrappare. Al fine di facilitare la comprensione delle ipotesi e degli obiettivi sperimentali, la presente tesi si articolerà in quattro capitoli. Il primo ricostruisce le basi neuroscientifiche del Sistema dei Neuroni Specchio (MNS), dalla scoperta nel macaco alle evidenze di facilitazione motoria nell'uomo. Il secondo ripercorre la letteratura sul movimento delle piante rampicanti, in particolare nelle piante di pisello (*Pisum sativum* L.). Il terzo presenta lo studio condotto, metodologia e risultati del confronto cinematico tra piante cresciute singolarmente e in coppia. Il quarto discute i risultati alla luce del quadro teorico, ne esamina limiti e implicazioni, e propone direzioni per la ricerca futura.

CAPITOLO 1

IL SISTEMA DEI NEURONI SPECCHIO (MNS)

1.1 Il sistema dei neuroni specchio (MNS) nella scimmia ed essere umano

Agli inizi degli anni Novanta, un gruppo di ricerca dell'Università di Parma, guidato da Giacomo Rizzolatti, osservò un fenomeno inatteso nel corso di registrazioni elettrofisiologiche effettuate sulla corteccia premotoria ventrale del macaco (*Macaca nemestrina*). Durante lo studio dell'area F5, coinvolta nella programmazione dei movimenti di prensione manuale, emerse che un sottoinsieme di neuroni si attivava non solo quando la scimmia eseguiva un'azione di afferramento, ma anche quando osservava un altro individuo compiere la medesima azione (di Pellegrino et al., 1992). Questa particolare proprietà, definita successivamente come “bimodale”, portò gli autori a coniare il termine “neuroni specchio”. A partire da questa osservazione, Rizzolatti et al. (1996) approfondirono il significato funzionale di tale attività, proponendo che l'attivazione dei neuroni specchio durante l'osservazione di un'azione riflettesse una rappresentazione motoria dell'azione stessa. Secondo questa interpretazione, tale rappresentazione permetterebbe all'organismo di comprendere le azioni altrui. Studi successivi chiarirono che la scarica non si verificava con la semplice presentazione dell'oggetto isolato, né con un movimento privo di scopo (i.e., intransitivo), ma richiedeva un'interazione effettiva tra l'effettore e l'oggetto. Neuroni con proprietà analoghe furono riscontrati anche nel lobo parietale inferiore, nelle aree PF e PFG, suggerendo l'esistenza di un circuito fronto-parietale integrato, dedicato alla rappresentazione interna dell'azione osservata nel suo complesso. La figura seguente sintetizza schematicamente l'organizzazione di questo circuito (Figura 1).

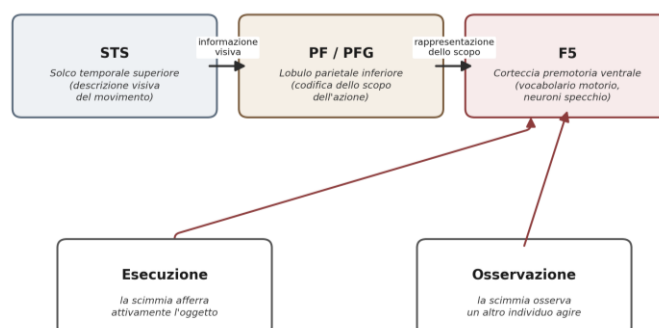


Figura 1. Circuito frontoparietale del sistema dei neuroni specchio nel macaco: l'informazione visiva sul movimento osservato, elaborata nel solco temporale superiore (STS), raggiunge il lobulo parietale inferiore (PF/PFG), dove viene codificato lo scopo dell'azione, per poi convergere sull'area premotoria F5, dove gli stessi neuroni scaricano sia in fase di esecuzione sia di osservazione.

A differenza di quanto avvenuto nel macaco, per l'essere umano non esistono a oggi prove dirette dell'esistenza dei neuroni specchio, poiché le registrazioni a singolo neurone sono una metodica invasiva non praticabile su soggetti umani (Rizzolatti & Craighero, 2004). Lo studio del sistema specchio nell'uomo si è quindi avvalso di tecniche indirette, quali stimolazione magnetica transcranica (TMS) e neuroimmagine (PET, fMRI), che hanno dimostrato l'esistenza di un sistema omologo a quello del macaco.

Un contributo fondamentale venne dallo studio di Fadiga et al. (1995), che applicarono impulsi di TMS sulla corteccia motoria primaria sinistra, registrando tramite elettromiografia i Potenziali Evocati Motori (MEP) dei muscoli della mano destra coinvolti nell'azione osservata (e.g., muscolo dell'indice). I partecipanti osservavano diverse condizioni sperimentali, ovvero uno sperimentatore che eseguiva sia azioni transitive della mano (afferrare oggetti), sia movimenti intransitivi del braccio (gesti senza significato), e come condizione di controllo, un piccolo punto luce e oggetti tridimensionali. I risultati mostrarono un aumento dell'ampiezza dei MEPs riguardo i muscoli utilizzati nell'azione osservata, durante l'osservazione di azioni sia transitive che intransitive rispetto alle condizioni di controllo. Un risultato importante di questo studio è che, negli esseri umani, anche i movimenti intransitivi privi di significato producono l'attivazione del sistema dei neuroni specchio, cosa che non avviene per le scimmie. Studi successivi hanno dimostrato che tale fenomeno non è statico, ma segue in tempo reale la cinematica del movimento osservato (Gangitano et al., 2001). In questo studio venivano registrati, a diversi intervalli di tempo (es. la massima apertura della mano) dopo l'inizio del movimento, i MEPs dei muscoli della mano del partecipante, durante l'osservazione di movimenti di presa. I ricercatori osservarono una modulazione fase-specifica dei MEP, a dimostrazione che il sistema motorio dell'osservatore replica istante per istante la struttura cinematica dell'azione altrui.

Successive indagini condotte mediante tecniche di neuroimaging funzionale, tra cui la risonanza magnetica funzionale (fMRI), la magnetoencefalografia (MEG) e l'elettroencefalografia (EEG) focalizzata sulla desincronizzazione del ritmo mu, un ritmo elettroencefalografico che si riduce sia durante l'esecuzione sia durante l'osservazione di un'azione, confermarono la presenza nell'uomo di un articolato network corticale specchio. Questo circuito integrerebbe la corteccia parietale posteriore, in particolare il lobulo parietale inferiore, la parte caudale del giro frontale inferiore e la corteccia premotoria ventrale, in stretto raccordo con le aree visive del solco temporale superiore, come illustrato in Figura 2.



Figura 2. Circuito fronto-parietale del sistema specchio nell'essere umano: l'informazione visiva elaborata nel solco temporale superiore (STS) raggiunge il lobulo parietale inferiore (IPL), dove viene codificato lo scopo dell'azione, per poi convergere sulla parte caudale del giro frontale inferiore e sulla corteccia premotoria ventrale (IFG/PMv).

Nell'essere umano, il sistema specchio sembra mostrare una maggiore flessibilità rispetto a quanto osservato nel primate non umano, potendosi attivare anche in presenza di azioni intransitive, ossia gesti privi di un oggetto bersaglio, come un movimento di raggiungimento senza presa o un gesto comunicativo. Uno studio particolarmente rappresentativo di questa maggiore flessibilità è quello di Buccino e colleghi (2001), che utilizzarono la fMRI per confrontare l'osservazione di azioni transitive e intransitive compiute con effettori diversi. Ai partecipanti venivano mostrati brevi filmati in cui un attore compiva azioni dirette verso un oggetto, come afferrare una tazza con la mano, mordere un pezzo di cibo con la bocca o spingere una palla con il piede, oppure le medesime azioni mimate in assenza dell'oggetto. I risultati mostrarono che l'osservazione di entrambi i tipi di azione, transitiva e intransitiva, induceva un'attivazione della corteccia premotoria organizzata in modo somatotopico, cioè secondo una mappa spaziale che rispecchia da vicino il classico homunculus motorio, con settori distinti a seconda che l'azione osservata coinvolgesse la bocca, la mano o il piede. Solo l'osservazione delle azioni transitive, dirette verso un oggetto, produceva inoltre un'attivazione aggiuntiva nel lobo parietale posteriore, come se i partecipanti stessero elaborando anche le proprietà fisiche dell'oggetto target, pur limitandosi a osservarlo. Questa rete neurofunzionale è stata interpretata come il possibile substrato della teoria della simulazione incarnata (embodied simulation), secondo cui la comprensione del comportamento altrui non deriverebbe da un'inferenza puramente cognitiva e concettuale, ma da un processo automatico e prevalentemente inconsapevole attraverso cui il cervello dell'osservatore ricrea, utilizzando le proprie strutture neurali motorie e somatosensoriali, un modello interno dell'azione. Secondo tale prospettiva, la percezione e la comprensione del comportamento altrui potrebbero avvalersi di un meccanismo di risonanza in cui il cervello dell'osservatore riproduce internamente la struttura dinamica dell'esperienza osservata, anche in assenza di un'esecuzione motoria manifesta. Sul piano funzionale, al sistema dei neuroni specchio umano sono state attribuite diverse funzioni, tuttora oggetto di dibattito: un ruolo nella comprensione del significato e dello

scopo delle azioni altrui, un contributo ai processi di imitazione e apprendimento motorio per osservazione, un possibile coinvolgimento nella comprensione delle intenzioni con cui un'azione viene compiuta, e un ruolo nei processi di empatia e cognizione sociale, attraverso la condivisione implicita di stati motori e corporei con l'altro. È stato inoltre ipotizzato un suo coinvolgimento nell'evoluzione del linguaggio, data l'omologia tra l'area F5 del macaco e l'area di Broca umana, sebbene questa ipotesi resti tra le più controverse in letteratura.

1.2 L'attivazione del sistema specchio oltre i conspecifici

Ulteriori studi hanno indagato se il sistema specchio umano si attivi durante l'osservazione di azioni eseguite da non conspecifici. Buccino et al. (2004) esplorarono con la tecnica della fMRI se gli esseri umani mappassero le azioni di non conspecifici attraverso gli stessi circuiti attivati per i conspecifici. I partecipanti osservavano azioni della bocca transitive (mordere) o comunicative (parlare, schioccare le labbra, abbaiare) compiute da un uomo, una scimmia o un cane, con immagini statiche come controllo. L'osservazione dell'azione "mordere" attivava il lobulo parietale inferiore, la porzione opercolare del giro frontale inferiore e la corteccia premotoria ventrale indipendentemente dalla specie dell'agente. Le azioni comunicative attivavano queste aree solo se compiute da uomo o scimmia, mentre l'abbaiare del cane, pur visivamente comprensibile, non produceva alcuna attivazione motoria specchio. Gli autori interpretarono il risultato come prova che il sistema specchio si attiva selettivamente quando l'azione appartiene al repertorio motorio dell'osservatore, indipendentemente dalla specie dell'agente. Ancora più rilevante per questa tesi è un filone più recente, che ha esteso tale indagine all'osservazione di organismi privi di sistema nervoso, come le piante. Guerra et al. (2024a) hanno utilizzato la TMS per verificare se l'osservazione del movimento di una pianta potesse indurre una facilitazione motoria nell'osservatore. I partecipanti osservavano filmati in cui una mano umana o una pianta di pisello compivano movimenti di rotazione (i.e., azione intransitiva), afferramento verso un palo (i.e., transitiva), oppure immagini statiche. I risultati mostrarono un aumento dell'eccitabilità corticospinale (MEP) dei muscoli coinvolti nella azione osservata (i.e., muscolo dell'indice) sia durante l'osservazione della mano umana sia che durante il movimento della pianta. Nessuna facilitazione corticospinale è stata osservata durante l'osservazione di immagini statiche, a prova che la risonanza motoria può essere indotta da un movimento biologico organizzato nel tempo, indipendentemente dal fatto che l'agente sia un essere umano o un organismo vegetale.

1.3 Facilitazione motoria: evidenze cinematiche dell'osservazione dell'azione

Oltre alle misure neurofisiologiche, un ampio filone di ricerca ha documentato gli effetti della risonanza motoria a livello comportamentale, attraverso l'analisi cinematica del movimento. Questa tecnica si avvale di sistemi di *motion capture* optoelettronico, basati su marcatori riflettenti posizionati sui segmenti corporei di interesse e su telecamere a infrarossi che ne rilevano la posizione con frequenze di campionamento molto elevate. Ciò permette di estrarre parametri quantitativi difficilmente osservabili a occhio nudo, come la velocità istantanea, il profilo di accelerazione o l'ampiezza dell'apertura della mano durante una prensione, verificando se e quanto l'osservazione di un'azione altrui modifichi il movimento dell'osservatore. Gli studi in quest'ambito si sono avvalsi in particolare di paradigmi di priming visuomotorio, in cui l'esposizione visiva a un'azione osservata viene usata per verificare se essa influenzi la pianificazione di un movimento successivo. Sono stati documentati sia effetti di interferenza sia di facilitazione. Brass e collaboratori (2000) dimostrarono che un movimento del dito è più rapido quando l'azione osservata contemporaneamente è compatibile con quella eseguita, e rallenta in caso di incompatibilità. Kilner e collaboratori (2003) mostrarono analogamente che la traiettoria di un movimento del braccio viene disturbata dall'osservazione simultanea di un movimento biologico incongruente, un effetto assente per movimenti non biologici.

Altri studi hanno documentato invece un vero effetto di assimilazione dei parametri cinematici osservati. Castiello e collaboratori (2002) mostrarono che, quando l'oggetto afferrato da un partecipante coincideva per dimensione con quello osservato in precedenza compiuto da un attore, i tempi di reazione erano più brevi e l'apertura della mano meglio calibrata sulla dimensione reale dell'oggetto. Edwards e collaboratori (2003) confermarono e approfondirono il dato dimostrando che l'osservazione di un'azione congruente non accelera solo l'avvio del movimento, ma ne modifica la struttura interna. I partecipanti mostravano, infatti, profili di velocità e apertura della mano più simili a quelli dell'azione osservata, come se il sistema motorio avesse assimilato le coordinate cinematiche del modello visivo. Nel loro insieme, questi studi hanno permesso di isolare con precisione i parametri cinematici modulati dall'osservazione, indicando che la comprensione dell'azione altrui non è un processo puramente visivo, ma coinvolge attivamente il sistema motorio dell'osservatore, che utilizza l'informazione osservata come un template per la programmazione della propria azione.

1.4 Dalla risonanza corticale a un principio funzionale più generale

Tradizionalmente, i fenomeni di risonanza e facilitazione motoria sono stati studiati in relazione a un'architettura neurale centralizzata, basata su specifici circuiti corticali, come quelli descritti nei paragrafi precedenti. Una prospettiva evoluzionistica più ampia ha tuttavia portato a interrogarsi sulla possibilità che alcune funzioni tradizionalmente associate ai sistemi nervosi possano essere presenti anche in organismi privi di sistema nervoso centrale. Questa prospettiva trova un riferimento teorico preciso nel campo della *basal cognition*, o cognizione di base: un ambito di ricerca interdisciplinare che studia le capacità cognitive elementari, quali la percezione, la memoria, e la decisione, in sistemi biologici privi di un sistema nervoso centralizzato, come cellule singole, organismi unicellulari, funghi e piante (Lyon, 2006; Baluška & Levin, 2016; Levin, 2019; Lyon et al., 2021). Il presupposto teorico della *basal cognition* è che le funzioni cognitive non siano un'esclusiva delle architetture neurali complesse, ma proprietà più generali, distribuite lungo l'intero spettro della vita biologica, e realizzabili attraverso meccanismi alternativi di elaborazione dell'informazione, come per esempio le reti di segnalazione bioelettrica cellulare. All'interno di questo quadro teorico, fenomeni quali la pianificazione motoria, il controllo *feed-forward* e l'accoppiamento dinamico tra individui vengono interpretati come processi non necessariamente vincolati alla presenza di un sistema nervoso centrale. Il controllo *feed-forward* permette a un sistema biologico di anticipare le conseguenze sensoriali di un'azione sulla base di una previsione interna, distinguendosi da un controllo puramente reattivo basato sul feedback (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995; Miall & Wolpert, 1996). L'accoppiamento dinamico indica invece la tendenza di due o più agenti a coordinare nel tempo alcuni parametri del proprio comportamento, come la velocità o la tempistica del movimento, fenomeno ampiamente documentato negli studi sull'azione congiunta (*joint action*) tra esseri umani (Sebanz, Bekkering, & Knoblich, 2006). Applicati a un sistema biologico privo di sistema nervoso centrale, questi due principi implicherebbero che un organismo possa anticipare la propria risposta motoria sulla base di segnali provenienti dall'ambiente o da un altro organismo, e che i parametri del proprio movimento possano sincronizzarsi nel tempo con quelli di un individuo vicino, senza che ciò richieda necessariamente la presenza di un cervello. Se intesa in questi termini, la risonanza motoria si configurerebbe dunque come un principio organizzativo generale della materia vivente, piuttosto che come una proprietà esclusiva dei sistemi nervosi complessi. Resta quindi da verificare se la risonanza motoria possa manifestarsi anche in organismi privi di sistema nervoso. Il capitolo seguente affronta questa possibilità analizzando il comportamento motorio del *Pisum sativum* L.

CAPITOLO 2

IL MOVIMENTO NELLE PIANTE

2.1 La circumnutazione: le origini darwiniane del movimento vegetale

Il superamento della concezione delle piante come organismi statici, limitati a risposte tropiche passive, trova uno dei primi riferimenti scientifici negli studi di Charles e Francis Darwin, raccolti nel loro libro *The Power of Movement in Plants* (1880). La concezione tradizionale, di matrice aristotelica, attribuiva infatti alle piante una forma elementare di anima vegetativa, capace solo di nutrizione, crescita e riproduzione, priva di sensibilità e movimento attivo. Il comportamento vegetale veniva quindi ricondotto a semplici tropismi, come il fototropismo o il gravitropismo, considerati risposte automatiche agli stimoli ambientali. Attraverso l'osservazione sistematica dello sviluppo vegetale, i Darwin evidenziarono invece forme di movimento continuo, tra cui la circumnutazione: un movimento oscillatorio ed elicoidale compiuto dagli apici meristematici di steli, radici, viticci e cirri durante la crescita. Il meccanismo alla base della circumnutazione rimane tuttora oggetto di dibattito. Darwin la attribuì a un oscillatore interno alla pianta, mentre un'ipotesi alternativa, formulata da Gradmann (1922) e successivamente ripresa da Israelsson e Johnsson (1967), la interpreta come il risultato di un meccanismo di feedback gravitropico. Sul piano biomeccanico, la circumnutazione è sostenuta da variazioni ritmiche della pressione di turgore cellulare e da tassi differenziali di estensione cellulare lungo i lati opposti dell'organo in crescita, e viene oggi interpretata come un possibile pattern motorio di esplorazione attiva, non un semplice epifenomeno dello sviluppo. Nelle specie rampicanti, come il *Pisum sativum* L., questo movimento risulta particolarmente vantaggioso. Queste piante sono caratterizzate da una struttura flessibile e poco adatta a sostenere autonomamente la crescita verticale. Per tale motivo le piante rampicanti dipendono da supporti esterni su cui aggrapparsi per raggiungere più facilmente la fonte di luce. Il movimento di circumnutazione consente loro di esplorare un'ampia porzione dello spazio circostante, aumentando così la probabilità di intercettare un supporto disponibile (Isnard & Silk, 2009).

2.2 Avvicinamento e aggrappo nelle piante rampicanti: studi cinematici

Recenti studi hanno indagato il movimento delle piante rampicanti, come la pianta di pisello (*Pisum sativum* L.) mediante la tecnica cinematica 3D del movimento. Questa metodologia

consente di caratterizzare quantitativamente il comportamento motorio attraverso parametri analoghi a quelli utilizzati nello studio del *reach-to-grasp* animale e umano, quali la velocità, il tempo al picco di velocità e l'ampiezza di apertura dell'effettore. La scelta della pianta di pisello come specie modello è motivata da alcune caratteristiche che ne rendono particolarmente adatto lo studio. La pianta di pisello presenta cirri, foglie modificate che consentono l'ancoraggio a supporti esterni. Durante l'avvicinamento al supporto, i cirri mostrano una progressiva apertura, seguita da una graduale chiusura fino a stabilire il contatto con esso e ad avvolgerlo. Questa sequenza di movimenti presenta alcune caratteristiche che possono essere accostate, sul piano funzionale e descrittivo, a quelle osservate nella prensione animale. Le indagini sulla dinamica di accrescimento del *Pisum sativum* L., tra cui gli studi di Guerra et al. (2019, 2025), indicano che il movimento di avvicinamento al supporto non sia semplicemente riconducibile a un semplice riflesso di "contatto e avvolgimento", ma possa essere modulato già nelle fasi precedenti al contatto. Guerra et al. (2019) posero piante di pisello di fronte a supporti di legno di diverso diametro e analizzarono la cinematica del movimento di avvicinamento, misurando la velocità, il tempo al picco di velocità e la massima apertura dei cirri. I risultati mostrarono che, in presenza di supporti più sottili, le piante raggiungevano velocità e aperture massime maggiori, mentre il picco di velocità veniva raggiunto più tardivamente. Gli autori osservarono inoltre che la risposta motoria veniva modulata già prima del contatto fisico con il supporto e in relazione alle sue caratteristiche geometriche. Durante l'avvicinamento, infatti, la presenza di un supporto determinava una progressiva decelerazione del movimento accompagnata dall'apertura dei cirri. Questo pattern risultava assente quando gli stimoli non presentavano caratteristiche dimensionali utili alla prensione. La cinematica del movimento sembrava quindi adattarsi alle caratteristiche del supporto, in particolare al suo diametro.

La flessibilità del comportamento motorio vegetale è stata indagata anche in relazione al contesto sociale in cui avviene la ricerca del supporto. Bonato et al. (2023) hanno esaminato se l'esecuzione del movimento di raggiungimento e prensione nelle piante di pisello fosse modulata dalla presenza di un conspecifico. Sono state confrontate piante cresciute singolarmente in presenza di un supporto (condizione individuale) e coppie di piante poste l'una di fronte all'altra e in competizione per un unico supporto centrale (condizione sociale). L'analisi del comportamento nelle coppie ha evidenziato due profili distinti. La pianta che riusciva ad assicurarsi il supporto, definita "vincitrice", mostrava una maggiore velocità e un approccio, mentre la "perdente" riduceva la velocità dirigendo il proprio movimento lontano dal supporto. Successivamente, Bonato et al. (2024) hanno approfondito la dimensione sociale

del comportamento del pisello confrontando una condizione di competizione, con un unico supporto centrale, e una di cooperazione, nella quale il supporto veniva rimosso, favorendo l'orientamento reciproco e l'intreccio delle piante. Nella condizione cooperativa emergeva un pattern di movimento coordinato e complementare. Nello specifico, una pianta assumeva un ruolo più attivo ("*handler*"), mentre l'altra mostrava un comportamento più passivo ("*grasper*"). Inoltre, la distanza tra le due piante e alcuni parametri cinematici risultavano significativamente correlati nel tempo. Gli autori hanno interpretato questi risultati come una possibile forma di coordinazione motoria interindividuale, accostabile a quella osservata nelle *joint actions* animali e umane, suggerendo che anche due organismi privi di sistema nervoso possano modulare il proprio comportamento in relazione reciproca. Questi risultati possono essere interpretati alla luce del concetto di *affordance*, introdotto da Gibson (1979) per indicare le possibilità di azione offerte da un oggetto in relazione alle capacità dell'organismo. La risposta motoria delle piante veniva infatti modulata in base al contesto ambientale (individuale e sociale) in cui era inserita e alle diverse possibilità di interazione offerte dall'ambiente.

2.3 Possibili meccanismi alla base della modulazione motoria nelle piante

Le evidenze scientifiche presentate nella sezione precedente suggeriscono che il comportamento motorio del pisello non dipenda esclusivamente dalle caratteristiche fisiche del supporto, ma possa essere modulato anche dalla presenza e dal comportamento di una pianta vicina. Si pone quindi la questione di quali meccanismi possano consentire a una pianta di percepire e integrare informazioni provenienti dall'ambiente e da altri individui in assenza di un sistema nervoso centrale.

Un possibile ruolo è svolto dalle radici. Già Darwin e Darwin (1880) avevano ipotizzato una funzione centrale dell'apice radicale nell'elaborazione delle informazioni ambientali. Studi successivi hanno mostrato che le radici sono in grado di percepire diversi stimoli, tra cui umidità, nutrienti, gravità, luce e stimoli meccanici, e di trasmettere informazioni alla parte aerea della pianta (Darwin & Darwin, 1880; Yokawa et al., 2013). Nel *Pisum sativum* L., Guerra e collaboratori (2020) hanno inoltre evidenziato il coinvolgimento delle radici nella percezione delle caratteristiche di un potenziale supporto. Quando lo stimolo era accessibile all'apparato radicale, i cirri orientavano il movimento verso di esso e ne modulavano la cinematica in funzione dello spessore. Al contrario, quando lo stimolo era sollevato dal terreno e quindi non raggiungibile dalle radici, il movimento risultava meno orientato e non mostrava una modulazione della velocità e dell'apertura dei cirri in relazione alle dimensioni del supporto. Questi risultati suggeriscono che le radici possano contribuire alla codifica delle

caratteristiche del supporto e alla trasmissione di tali informazioni alla parte aerea, che modula di conseguenza il proprio comportamento motorio.

Un ulteriore possibile meccanismo riguarda la comunicazione tra piante attraverso segnali chimici e reti sotterranee. Il rilascio di Composti Organici Volatili (VOC), tra cui il jasmonato di metile, può infatti indurre risposte difensive anticipate nelle piante vicine (Farmer & Ryan, 1990; Heil & Karban, 2010; Karban et al., 2014). Analogamente, le Reti Micorriziche Comuni (CMN) possono costituire un canale sotterraneo di trasmissione dei segnali. Babikova e collaboratori (2013) hanno dimostrato che una pianta di fava attaccata dagli afidi può indurre una risposta difensiva anticipata in piante vicine, purché connesse attraverso una rete micorrizica comune. Sebbene queste evidenze riguardino principalmente risposte difensive, dimostrano che le piante sono in grado di scambiare informazioni con individui vicini attraverso diversi canali. Resta tuttavia da chiarire se tali forme di comunicazione possano contribuire anche alla modulazione del comportamento motorio.

Nel loro insieme, queste evidenze mostrano che le piante dispongono di diversi sistemi attraverso cui possono acquisire e integrare informazioni provenienti dall'ambiente e da individui vicini. Tuttavia, gli studi considerati hanno analizzato prevalentemente situazioni di interazione diretta tra piante, come la competizione e la cooperazione, oppure la presenza di elementi ambientali accessibili alla pianta. Rimane quindi da verificare se la sola presenza di una pianta impegnata nella ricerca del proprio supporto possa influenzare il comportamento motorio di un individuo vicino, anche in assenza di contatto diretto. Sulla base del quadro teorico delineato nel capitolo precedente, che considera la risonanza motoria come un fenomeno potenzialmente non vincolato alla presenza di un sistema nervoso, questa tesi si propone di verificare se la presenza di una pianta impegnata nella ricerca del proprio supporto possa modulare il comportamento motorio di una seconda pianta, impegnata a sua volta nella ricerca del proprio supporto. La verifica di questa ipotesi permetterebbe di valutare se la facilitazione motoria inter-individuale possa rappresentare un fenomeno più generale di modulazione del comportamento, osservabile anche in organismi privi di sistema nervoso centrale.

CAPITOLO 3

LA MIA RICERCA

Lo studio presentato in questa tesi si propone di indagare la possibile esistenza di un processo di facilitazione motoria in organismi privi di cervello, come le piante. Tale fenomeno presuppone la capacità di percepire informazioni provenienti dall'ambiente e di modulare il proprio comportamento motorio in risposta a esse. A questo proposito, recenti evidenze scientifiche hanno dimostrato che le piante di pisello (*Pisum sativum* L.) sono in grado di percepire la presenza di elementi rilevanti nell'ambiente, quali supporti esterni e piante vicine, e di modificare di conseguenza il proprio comportamento motorio. Partendo da queste osservazioni, il presente lavoro intende verificare se la percezione della presenza di un'altra pianta possa influenzare il comportamento motorio anche in assenza di un'interazione diretta tra di esse. In particolare, si vuole indagare se la semplice presenza di una pianta, già impegnata nella ricerca di un proprio supporto, sia sufficiente a modulare il comportamento motorio di una seconda pianta posta nelle sue vicinanze.

3.1 Materiali e metodi

3.1.1 Soggetti sperimentali

Un totale di 41 piante di *P. sativum* (*Pisum sativum* var. *saccharatum* cv. Carouby de Maussane) è stato testato e assegnato casualmente a due condizioni sperimentali: una condizione individuale e una condizione "mirror". La condizione mirror prevedeva la presenza di due piante per camera, introdotte in momenti diversi e distinte in due tipologie (target e observer), analizzate separatamente. Ciascuna condizione è stata replicata in due esperimenti indipendenti. Complessivamente, 14 piante sono state assegnate alla condizione individuale e 28 alla condizione mirror (14 target e 14 observer). A causa di problemi tecnici durante la raccolta dei dati, una pianta della condizione individuale è stata esclusa dalle analisi, portando a un totale di 13 piante individuali, 14 target e 14 observer. Le condizioni sperimentali sono descritte nel dettaglio nelle sezioni successive.

3.1.2 Condizioni sperimentali

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

A) Individuale: le piante di pisello sono state testate in presenza di un supporto di legno di 60 cm di lunghezza e di 1,2 cm di diametro. La parte interrata misurava 7 cm, mentre la parte fuori dalla terra era di 53 cm. Lo stimolo era stato posizionato ad una distanza di 10 cm dalla prima foglia unifogliata della pianta (Figura 3A).

B) Mirror: Una coppia di piante di pisello è stata testata all'interno della stessa camera di crescita, ciascuna in presenza di un proprio supporto di legno di 60 cm di lunghezza e 1,2 cm di diametro (parte interrata 7 cm, parte fuori terra 53 cm), identico a quello impiegato nella condizione individuale. Le due piante erano collocate in vasi separati, in modo da impedire qualsiasi contatto fisico tra di esse e, al contempo, escludere possibili interazioni dovute alla competizione per il medesimo supporto, alla competizione radicale o alla stimolazione meccanica reciproca. Una prima pianta (Target) veniva introdotta nella camera all'inizio dell'esperimento (T0; Figura 3B), mentre la seconda (Observer) veniva introdotta cinque giorni dopo (T1; Figura 3B).

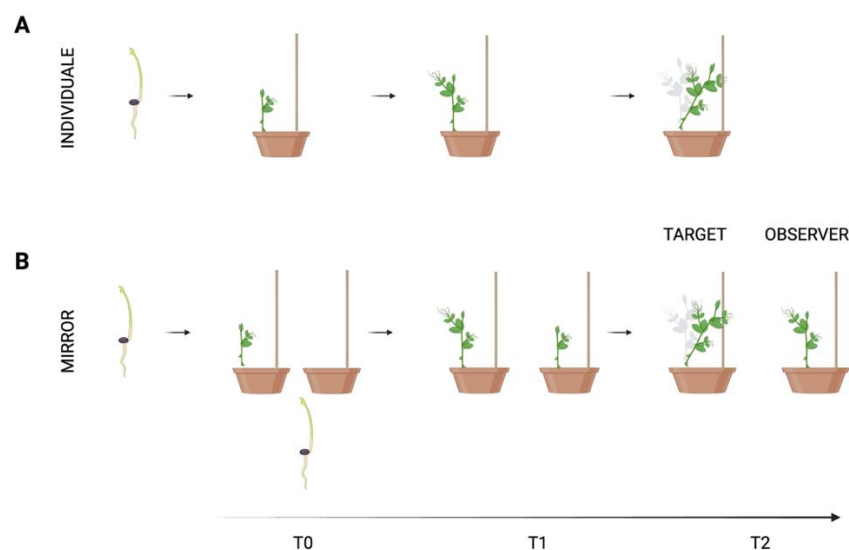


Figura 3. Rappresentazione schematica del disegno sperimentale. A) Condizione individuale: la pianta viene introdotta nella camera di crescita in presenza del proprio supporto e si sviluppa fino all'aggrappo. B) Condizione mirror: la pianta target viene introdotta nella camera di crescita a T0; la pianta observer viene introdotta nella camera di crescita cinque giorni più tardi (T1); entrambe le piante crescono ciascuna in presenza del proprio supporto fino al termine dell'esperimento (T2). Target = pianta introdotta all'inizio dell'esperimento; Observer = pianta introdotta successivamente nella camera di crescita; T0 = introduzione della pianta target; T1 = introduzione della pianta observer (5 giorni dopo T0); T2 = termine dell'esperimento, corrispondente a una durata complessiva di 15 giorni dall'introduzione del target.

3.1.3 Condizioni di germinazione e crescita

Ogni sessione sperimentale iniziava immergendo i semi di pisello (*Pisum sativum* var. *saccharatum* cv Carouby de Maussane; Fratelli Ingegnoli spa, Milan, Italy) in acqua di rubinetto per 1 ora. I semi sono stati poi sciacquati e messi a germinare su una striscia di carta assorbente (Whatman® paper 3MM Chr sheets, Cytiva, Wilmington, NC, USA), bagnata con acqua demineralizzata, posizionati ad 1,5 cm l'uno dall'altro e a 0,5 cm dal bordo della striscia. I semi sono stati posizionati con l'ilio ed il micropilo appoggiati alla carta assorbente. La germinazione durava 4 giorni in condizioni di oscurità con una temperatura di 22 °C all'interno di un'incubatrice (FOC 200IL Connected Cooled Incubator, VELP® SCIENTIFICA, Monza Brianza, Italia). Successivamente, i germogli sani e della stessa altezza, sia per la parte aerea che per quella radicale, sono stati selezionati e trasferiti all'interno del fitotrone. Il fitotrone (Esse Costruzioni srl, Frosinone, Italia) consiste in una camera climatica, in cui temperatura, umidità, fertilizzazione, luce e ricircolo dell'aria sono stati impostati e monitorati tramite un pannello di controllo (PLC). Un'unità di trattamento dell'aria, con filtro e prefiltro, ventilatore ed umidificatore a vapore, garantiva il mantenimento dei parametri stabiliti. All'interno del fitotrone, sono presenti otto camere di crescita del volume di 1 metro cubo (1 x 1 x 1 m, Esse costruzioni srl, Frosinone, Italia), all'interno delle quali venivano posizionati vasi cilindrici (Figura 4). Nelle due condizioni sperimentali sono stati utilizzati vasi di 20 cm di diametro e 20 cm di altezza (Figura 4). Per la condizione *mirror*, che prevedeva la presenza di due piante, due vasi sono stati collocati all'interno della camera di crescita (Figura 4B). I vasi erano disposti in modo tale che le due piante potessero percepirsi reciprocamente, senza tuttavia entrare in contatto né attraverso l'apparato radicale né mediante la parte aerea. I vasi sono stati riempiti con sabbia silicea (tipo 16SS, dimensioni 0,8/1,2 mm, peso 1,4). In ciascun trattamento, i vasi sono stati irrigati utilizzando una soluzione di acqua deionizzata e una soluzione di coltura a metà concentrazione (Murashige and Skoog Basal Salt Micronutrient Solution; 10×, liquida, testata su colture cellulari vegetali; SIGMA Life Science, Milano, Italia). L'irrigazione in entrambe le condizioni avveniva ogni tre giorni. Le piante sono cresciute in condizioni ambientali controllate, con una temperatura di 22 °C ± 1,5 °C, con un'umidità relativa (UR) di 40 ± 10%, e con un fotoperiodo di 11 ore e 15 minuti (dalle 5:45 alle 17:00), sotto la luce bianca e fredda di una lampada LED (Q150W v2.0, PURE FACTORY, Granada, Spagna), posizionata a 50 cm sopra le piantine. Una densità del flusso di fotoni fotosintetici di 200 $\mu\text{molph}/(\text{m}^2\text{s})$ è stata misurata a 50 cm sotto la lampada (HD2302.0 photometer with PAR LP471PAR probe, Senseca, Padova, Italy), in corrispondenza dei

germogli. In ciascun esperimento, le piante sono state lasciate crescere all'interno del fitotrone per 15 giorni.

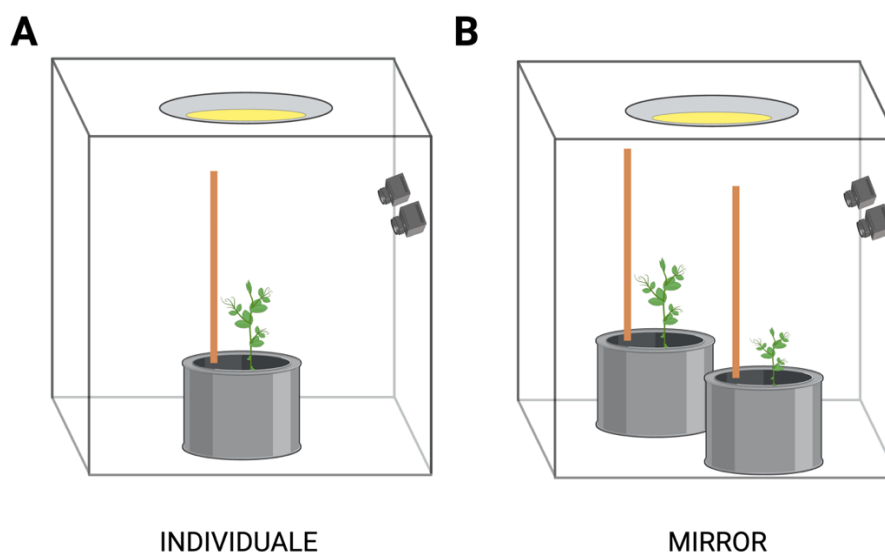


Figura 4. Configurazione della camera di crescita. A) Condizione individuale: un singolo vaso, contenente la pianta e il relativo supporto, posizionato al centro della camera, sotto la lampada LED e nel campo visivo delle due telecamere stereoscopiche. B) Condizione mirror: due vasi distinti, ciascuno con la propria pianta e il proprio supporto, disposti uno accanto all'altro in modo da permettere alle piante di percepirsi reciprocamente pur restando prive di contatto fisico diretto.

3.1.4 Registrazione video e analisi dei dati

Ciascun box è dotato di una coppia di telecamere RGB-infrarosso 4K UHD Power-over-Ethernet (PoE) (RLC-833A, Reolink; Figura 4), montate su una guida DIN che consente il posizionamento regolabile. Ciascuna telecamera è alimentata e collegata tramite cavo Ethernet a uno switch router (UniFi Pro 24-Port, Ubiquiti Networks), che le connette alla rete interna del laboratorio. L'acquisizione delle immagini dalle telecamere è stata gestita tramite un software dedicato che consente la registrazione delle immagini a una frequenza di acquisizione definita dall'utente (ROOMORS-CAMRECORDER, Ab.Acus s.r.l., Milano, Italia). Lo spazio all'interno delle camere di crescita è stato calibrato utilizzando almeno 30 immagini di una scacchiera di calibrazione (quadrati di 18 mm di lato; 10 colonne $\times$ 7 righe) acquisite da diverse angolazioni e distanze, in condizioni di illuminazione naturale non diretta. La stessa scacchiera utilizzata per la calibrazione della singola telecamera è stata successivamente posizionata al centro della camera di crescita con lo scopo di eseguire la calibrazione stereoscopica. In questa fase, le due telecamere hanno acquisito simultaneamente le immagini necessarie per l'estrazione dei parametri di calibrazione stereoscopica. Secondo il protocollo sperimentale, un

frame è stato acquisito dalle telecamere in modo sincrono ogni 3 minuti (frequenza 0,0056 Hz). Un software ad hoc ROOMORS-TRACKING (Ab. Acus s.r.l., Milano, Italia; evoluzione grafica del software SPROUTS; Simonetti et al., 2021), sviluppato in Python, è stato utilizzato per identificare i punti anatomici d'interesse delle piante mediante markers, per tracciarne la posizione fotogramma dopo fotogramma nelle immagini acquisite dalle due telecamere con lo scopo di ricostruirne la traiettoria 3D di ciascuno. I marker considerati sono stati posizionati sull'apice, sui cirri, sul supporto (sia il suo punto più in basso che quello più alto), sull'origine della pianta e sulla seconda foglia (Figura 5). L'apice e i cirri sono stati analizzati per l'ultimo palco di foglie, ovvero la foglia che si aggrappava al supporto. La traiettoria 3D di ciascun marcatore tracciato è stata calcolata mediante la triangolazione delle traiettorie 2D ottenute dalle due telecamere.

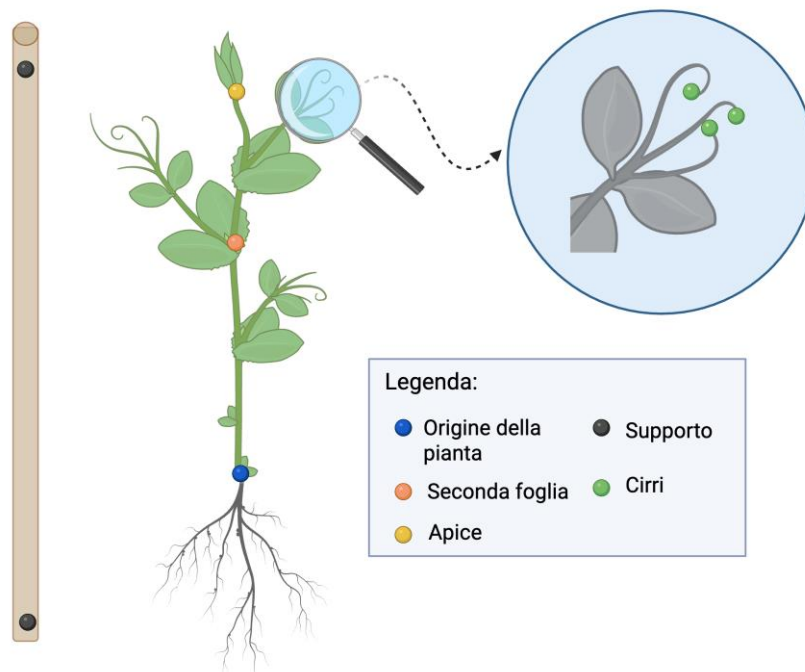


Figura 5. Schema del posizionamento dei marker sui punti anatomici di interesse della pianta e sul supporto: origine della pianta (pallino blu), seconda foglia (pallino arancione), apice (pallino giallo), cirri (pallino verde), e punto più basso e punto più alto del supporto (pallino nero).

3.1.5 Variabili dipendenti

Misure cinematiche

Le variabili dipendenti considerate in questo studio si basano su misure ottenute in precedenti studi cinematici (Bonato et al., 2023; Guerra et al., 2024b; Simonetti et al., 2021). In particolare, le misure considerate per entrambe le condizioni sia per l'apice che per i cirri erano:

- N° circumnutazioni: numero di circumnutazioni eseguite durante lo sviluppo dell'ultimo palco di foglie.
- Durata media della circumnutazione (min): il tempo impiegato per compiere una singola circumnutazione.
- L'area della circumnutazione (mm²): l'area della superficie racchiusa nella circumnutazione nello spazio 3D, calcolata triangolando il poligono di circumnutazione rispetto ad un vertice di riferimento (il primo frame tracciato della circumnutazione).
- Lunghezza dell'asse della circumnutazione (mm): la somma di tutte le distanze euclidee tra le posizioni successive del punto durante la circumnutazione.
- La velocità media (mm/min): velocità media delle circumnutazioni durante lo sviluppo dell'ultimo palco di foglie.

Gli indici cinematici sono stati scalati a fini di standardizzazione.

Misure morfologiche

La raccolta dei soggetti sperimentali è stata programmata 15 giorni dopo l'introduzione della pianta target nella camera di crescita, sia per la condizione individuale sia per quella mirror. Per le piante observer, introdotte cinque giorni più tardi (T1), la finestra di osservazione effettiva era pertanto pari a 10 giorni. Le misurazioni della lunghezza dello stelo e della radice primaria sono state effettuate mediante un righello con una risoluzione di 0,1 mm.

- Lunghezza della radice primaria (mm)
- Lunghezza dello stelo (mm)
- N° dei cirri dell'ultimo palco di foglie
- N° del palco di foglie che ha eseguito l'aggrappo al supporto
- N° di giorni dalla germinazione all'aggrappo al supporto

3.2 Analisi statistiche

Tutte le analisi sono state condotte in ambiente R (v. 4.2.2). Il comportamento motorio è stato analizzato separatamente per i cirri e per l'apice, data la diversa struttura dei dati nei due casi. Per i cirri, essendo presente un numero variabile di cirri per pianta (da uno a tre) e quindi più osservazioni per individuo, sono stati impiegati modelli lineari a effetti misti (LMM; pacchetto lme4) con la pianta inserita come intercetta casuale (1 | ID_pianta), così da tenere conto della non indipendenza delle misure ripetute. Per il numero totale di nutazioni, trattandosi di una variabile di conteggio, è stato adottato un modello lineare generalizzato a effetti misti con distribuzione binomiale negativa (GLMM-NB), appropriata per dati di conteggio

potenzialmente sovra dispersi. L'adeguatezza della distribuzione è stata verificata controllando la dispersione residua di Pearson. La significatività degli effetti fissi è stata valutata mediante analisi della devianza con test di tipo III (Wald χ^2 per il GLMM-NB; test F con approssimazione dei gradi di libertà secondo Satterthwaite per gli LMM, pacchetto lmerTest). I confronti a coppie tra condizioni sono stati condotti sulle medie marginali stimate (EMM; pacchetto emmeans), con correzione di Tukey. Per l'apice, presente come singola osservazione per pianta, la normalità dei residui è stata verificata con il test di Shapiro-Wilk e l'omogeneità delle varianze con il test di Levene. Poiché due delle quattro variabili continue non soddisfacevano l'assunzione di normalità, per uniformità di approccio tutte le variabili sono state analizzate con il test non parametrico di Kruskal-Wallis, mentre il numero totale di nutazioni è stato modellato con un modello lineare generalizzato a distribuzione binomiale negativa (GLM-NB). Le caratteristiche morfologiche e di sviluppo (lunghezza dello stelo, lunghezza della radice, tempo di crescita, numero di palchi fogliari e numero di cirri) sono state confrontate tra le condizioni per verificarne la comparabilità. Data la non conformità dei residui all'assunzione di normalità per alcune variabili continue, tutte le caratteristiche sono state analizzate uniformemente con il test di Kruskal-Wallis. In tutte le analisi i confronti a coppie sono stati eseguiti unicamente in presenza di un effetto complessivo significativo. Per contenere il tasso di falsi positivi derivante dai test multipli, i valori di probabilità sono stati corretti con il metodo di Benjamini-Hochberg, che controlla il *false discovery rate* preservando una potenza statistica adeguata, aspetto rilevante data la numerosità campionaria contenuta. La soglia di significatività è stata fissata a $p = 0,05$.

3.3 Risultati

3.3.1 Risultati qualitativi

Complessivamente sono state analizzate 41 piante di pisello distribuite nei tre gruppi sperimentali: 13 in condizione individuale, 14 come piante target e 14 come piante observer. L'esito di ciascuna pianta è stato classificato in tre categorie, "aggrappata", "caduta" e "non aggrappata", sulla base della registrazione dell'evento entro il termine dell'esperimento. Il tasso di aggrappo è risultato più elevato nelle piante target (13 su 14, pari al 92,9%), seguite dalle observer (11 su 14, 78,6%) e dalle piante in condizione individuale (9 su 13, 69,2%). Le piante target hanno mostrato inoltre la percentuale più bassa di eventi di caduta (1 su 14, 7,1%) e nessun caso di mancato aggrappo. Nelle piante observer si sono osservati un evento di caduta (7,1%) e due casi di mancato aggrappo entro la finestra temporale (14,3%). La condizione individuale ha presentato la quota più alta di cadute (3 su 13, 23,1%) e un singolo caso di pianta

rimasta in fase di crescita senza raggiungere il supporto, classificato come mancato aggrappo (7,7%). Il tempo complessivo di crescita, calcolato come numero di giorni intercorsi tra l'introduzione della pianta nella camera di crescita e l'aggrappo o la caduta e pari a 15 giorni per le piante rimaste in fase di crescita, è risultato in media di $12,23 \pm 1,92$ giorni nella condizione individuale, $11,21 \pm 0,70$ nelle target e $11,07 \pm 1,73$ nelle observer. Il valore mediamente inferiore nelle observer va tuttavia interpretato con cautela, poiché queste disponevano di una finestra di osservazione più breve (10 giorni, contro i 15 giorni delle condizioni individuale e target), condizione che tronca inferiormente la distribuzione dei tempi e ne limita la confrontabilità diretta. Il confronto più informativo riguarda pertanto le condizioni individuale e target, che condividono sia la durata dell'esperimento (15 giorni) sia il momento di introduzione (T0) e differiscono unicamente per la presenza della seconda pianta. A parità di tempo di crescita, le piante target hanno raggiunto il supporto con una frequenza nettamente superiore rispetto a quelle testate singolarmente, suggerendo un possibile effetto della condizione sociale sulla riuscita dell'aggrappo.

3.3.2 Risultati cinematici

Cirri dell'ultimo palco di foglie

Il numero totale di nutazioni differiva marcatamente tra le condizioni ($\chi^2 = 54,27$, $p < 0,001$; Tabella 1). Le piante in condizione individuale compivano un numero maggiore di circumnutazioni rispetto a quelle testate in coppia, con differenze significative sia rispetto alla pianta target ($p < 0,001$) sia rispetto alle observer ($p < 0,001$), mentre target e observer non differivano tra loro ($p = 0,952$; Tabella 1). Un pattern analogo emergeva per la velocità media delle nutazioni ($F_{2,37} = 7,41$, $p = 0,005$; Tabella 1). Le piante individuali si muovevano più lentamente rispetto alle observer ($t_{37,3} = -3,82$, $p = 0,001$), mentre il confronto con le target ($t_{36,5} = -2,34$, $p = 0,063$) e target e observer non risultavano significativi ($t_{39,3} = -1,49$, $p = 0,305$; Tabella 1). Anche la durata media delle nutazioni variava tra le condizioni ($F_{2,38} = 4,52$, $p = 0,029$; Tabella 1). Le piante individuali mostravano nutazioni più lunghe rispetto sia alle target ($t_{35,8} = 2,56$, $p = 0,038$) sia alle observer ($t_{36,9} = 2,63$, $p = 0,033$), con target e observer nuovamente sovrapponibili ($t_{39,8} = 0,08$, $p = 0,996$; Tabella 1). L'area tridimensionale della nutazione mostrava una differenza al limite della significatività prima della correzione, che non veniva mantenuta dopo l'aggiustamento per confronti multipli ($F_{2,38} = 3,28$, $p = 0,061$; Tabella 1). La lunghezza dell'asse della nutazione non differiva significativamente tra le condizioni ($F_{2,38} = 1,88$, $p = 0,167$; Tabella 1). Complessivamente, i cirri delle piante cresciute in isolamento compivano nutazioni più numerose, più lente e di maggiore durata rispetto a quelli

delle piante testate in coppia. In tutti i parametri considerati, le piante target e observer risultavano indistinguibili tra loro, indicando che la modulazione del comportamento motorio dei cirri è associata alla presenza della pianta compagna e non al momento di introduzione o al ruolo assunto all'interno della coppia.

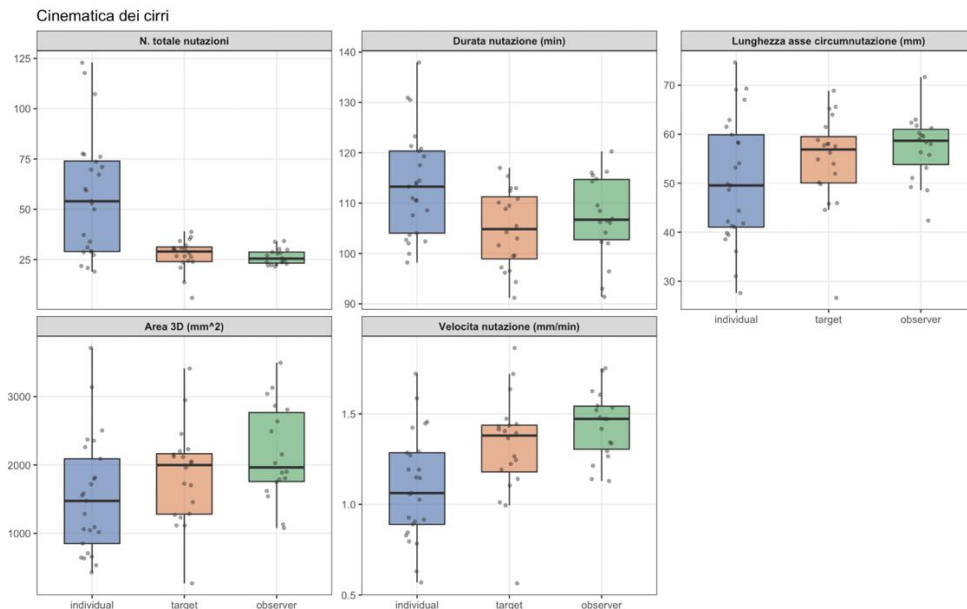


Figura 6. Cinematica dei cirri nelle tre condizioni sperimentali. Distribuzione dei parametri cinematici dei cirri (numero totale di nutazioni, durata media, lunghezza dell'asse, area tridimensionale e velocità media della nutazione) nelle piante cresciute in condizione individuale, e mirror come target e come observer. In ciascun boxplot la linea centrale indica la mediana, i limiti del box il primo e terzo quartile e i baffi l'intervallo dei dati entro 1,5 volte lo scarto interquartile; i punti sovrapposti rappresentano le singole osservazioni.

Apice nell'ultimo palco di foglie

Nessuna delle variabili considerate mostrava differenze significative tra le condizioni: numero totale di nutazioni ($\chi^2(2) = 0,10$, $p = 0,950$), durata media della nutazione ($\chi^2(2) = 0,85$, $p = 0,654$), lunghezza dell'asse ($\chi^2(2) = 0,73$, $p = 0,695$), area tridimensionale ($\chi^2(2) = 1,89$, $p = 0,389$) e velocità media della nutazione ($\chi^2(2) = 2,45$, $p = 0,294$; Tabella 1). A differenza di quanto osservato per i cirri, il comportamento cinematico dell'apice risultava dunque invariante rispetto alla condizione sperimentale, indicando che l'effetto della presenza della pianta compagna non riguarda il movimento generale della pianta ma è specifico dell'organo deputato all'aggrappo.

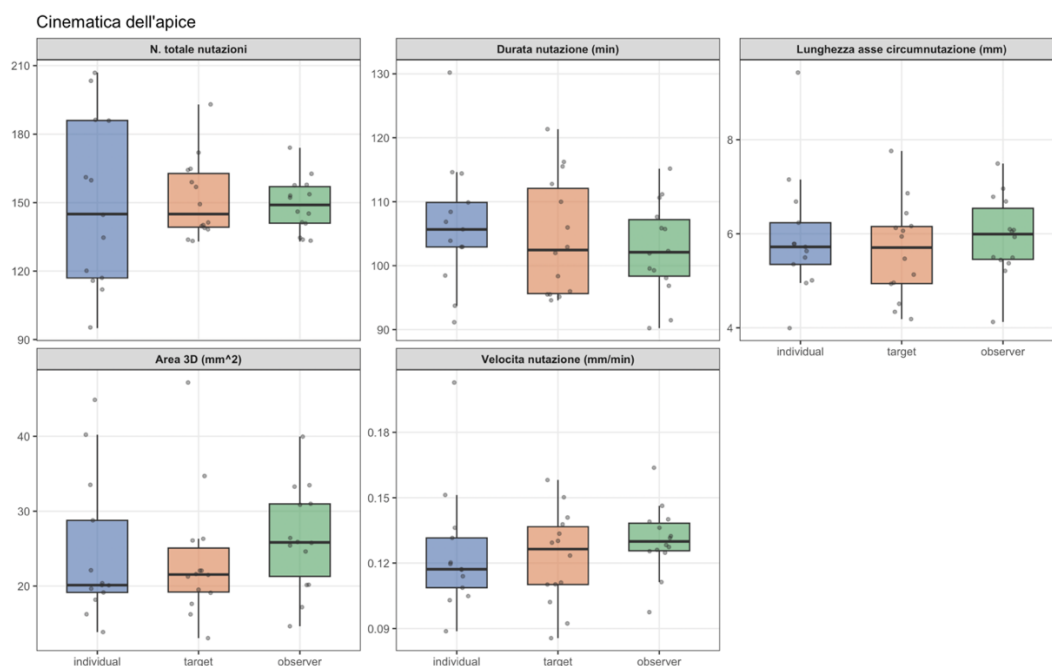


Figura 7. Cinematica dell'apice nelle tre condizioni sperimentali. Boxplot rappresentanti la distribuzione dei parametri cinematici dell'apice (numero totale di nutazioni, durata media, lunghezza dell'asse, area tridimensionale e velocità media della nutazione) nelle piante cresciute in condizione individuale e mirror come target e come observer. I parametri dell'apice non differiscono tra le diverse condizioni sperimentali.

Caratteristiche morfologiche e di sviluppo

Non emergevano differenze significative nella lunghezza dello stelo ($\chi^2(2) = 1,01$, $p = 0,603$), nel numero di palchi fogliari ($\chi^2(2) = 4,14$, $p = 0,158$), nella lunghezza della radice ($\chi^2(2) = 4,58$, $p = 0,158$) né nel tempo complessivo di crescita ($\chi^2(2) = 5,49$, $p = 0,158$; Tabella 1). L'unica differenza significativa riguardava il numero di cirri ($\chi^2(2) = 12,04$, $p = 0,012$; Tabella 1). I confronti a coppie indicavano che le piante in condizione individuale sviluppavano un numero maggiore di cirri rispetto sia alla pianta target sia alle observer, mentre queste ultime non differivano tra loro ($p = 0,638$). Complessivamente, le tre condizioni risultavano equivalenti per dimensione dello stelo, stadio fenologico, lunghezza della radice e tempo di crescita, differenziandosi unicamente per il numero di cirri, maggiore nelle piante cresciute in isolamento. Tale equivalenza morfologica indica che le differenze osservate nei parametri cinematici non sono attribuibili a un diverso grado di sviluppo o di maturità tra le condizioni, ma risultano associate alla presenza della pianta compagna.

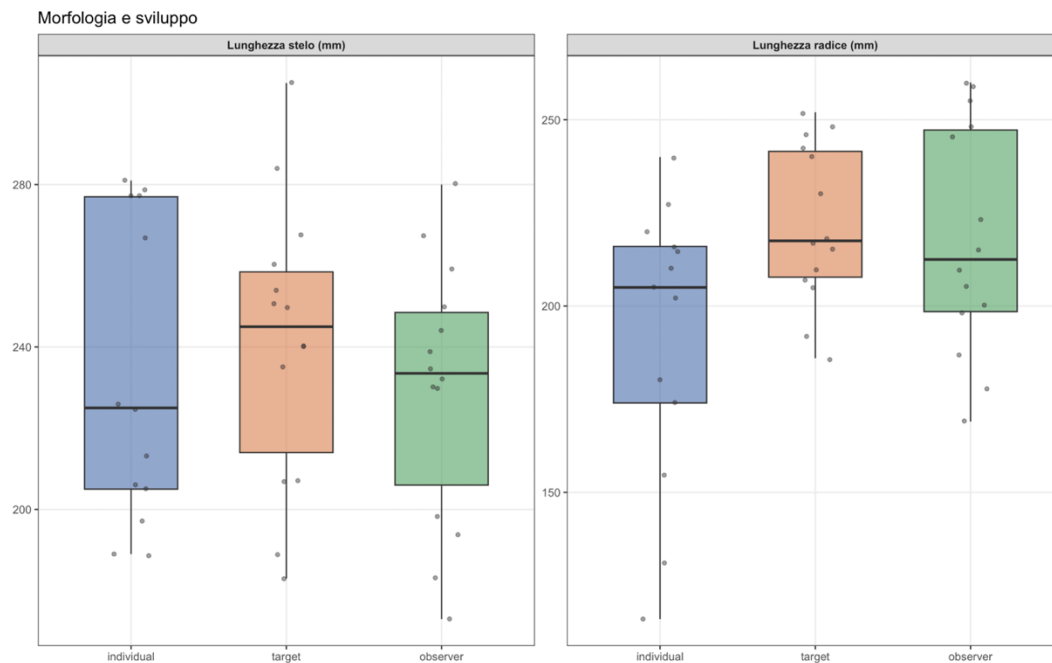


Figura 8. Lunghezza dello stelo e della radice nelle tre condizioni sperimentali. Distribuzione della lunghezza dello stelo (mm) e della radice (mm) nelle piante cresciute in condizione individuale e mirror come target e come observer. In ciascun boxplot la linea centrale indica la mediana, i limiti della scatola il primo e terzo quartile e i baffi l'intervallo dei dati entro 1,5 volte lo scarto interquartile; i punti sovrapposti rappresentano le singole piante. Le condizioni non differiscono significativamente né per la lunghezza dello stelo né per quella della radice, a indicare una dimensione comparabile tra i gruppi.

Tabella 1. Statistiche descrittive dei parametri cinematici e morfologici per condizione sperimentale.

Risultati cinematici dei cirri (ultimo palco di foglie)			
Variabile	Individual	Target	Observer
N° circumnutazioni	56.60 ($\pm$ 29.89)	27.45 ($\pm$ 7.58)	26.39 ($\pm$ 3.87)
Velocità media circumnutazioni (mm/min)	1.10 ($\pm$ 0.29)	1.32 ($\pm$ 0.28)	1.44 ($\pm$ 0.19)
Durata circumnutazioni (min)	113.55 ($\pm$ 10.32)	104.95 ($\pm$ 7.67)	107.23 ($\pm$ 8.21)
Lunghezza asse circumnutazioni (mm)	50.38 ($\pm$ 12.76)	54.75 ($\pm$ 9.51)	57.29 ($\pm$ 6.63)
Area circumnutazioni (mm ²)	1533.15 ($\pm$ 851.29)	1842.72 ($\pm$ 703.88)	2175.17 ($\pm$ 696.56)
Risultati cinematici dell'apice (ultimo palco di foglie)			
Variabile	Individual	Target	Observer
N° circumnutazioni	149.46 ($\pm$ 37.34)	151.71 ($\pm$ 17.40)	149.07 ($\pm$ 11.97)
Velocità media circumnutazioni (mm/min)	0.12 ($\pm$ 0.03)	0.12 ($\pm$ 0.02)	0.13 ($\pm$ 0.02)
Durata circumnutazioni (min)	106.39 ($\pm$ 10.01)	104.42 ($\pm$ 9.24)	102.56 ($\pm$ 7.30)
Lunghezza asse circumnutazioni (mm)	5.94 ($\pm$ 1.31)	5.64 ($\pm$ 1.03)	5.95 ($\pm$ 0.86)
Area circumnutazioni (mm ²)	24.40 ($\pm$ 9.55)	23.45 ($\pm$ 8.55)	26.34 ($\pm$ 6.95)
Risultati morfologici			
Variabile	Individual	Target	Observer
Lunghezza stelo (mm)	233.15 ($\pm$ 37.24)	240.93 ($\pm$ 34.87)	229.57 ($\pm$ 31.85)
Lunghezza radice (mm)	191.62 ($\pm$ 38.02)	222.00 ($\pm$ 21.27)	218.00 ($\pm$ 30.88)
Giorni di crescita	12.23 ($\pm$ 1.92)	11.21 ($\pm$ 0.70)	11.07 ($\pm$ 1.73)
N° dell'ultimo palco di foglie	3.23 ($\pm$ 0.44)	3.07 ($\pm$ 0.27)	3.00 ($\pm$ 0.00)
N° dei cirri nell'ultimo palco	2.00 ($\pm$ 0.91)	1.14 ($\pm$ 0.36)	1.14 ($\pm$ 0.53)

Nota. I valori indicano la media; la deviazione standard è riportata tra parentesi.

CAPITOLO 4

DISCUSSIONE E CONCLUSIONE

Il presente studio aveva lo scopo di indagare la possibile esistenza di un processo di facilitazione motoria in organismi privi di cervello, come le piante. In altre parole, la presente tesi ha indagato se la presenza di una pianta conspecifica potesse influenzare il comportamento motorio di piante di *Pisum sativum* L. poste nelle vicinanze durante la ricerca di un supporto. I risultati hanno mostrato una differenza nel pattern cinematico dei cirri tra le piante cresciute in presenza di un'altra pianta (condizione mirror) e quelle cresciute nella condizione individuale. In particolare, le piante nella condizione mirror hanno mostrato circumnutazioni meno numerose, più rapide e di minore durata. Al contrario, la cinematica dell'apice non ha evidenziato differenze tra le due condizioni sperimentali. Questa dissociazione tra cirri e apice costituisce un elemento rilevante per l'interpretazione dei risultati. Se la presenza di una seconda pianta avesse determinato una modificazione generale dello stato fisiologico o dello sviluppo, ci si sarebbe potuto attendere un effetto più ampio, esteso a entrambi gli organi analizzati. Il fatto che la modulazione sia stata osservata solamente nei cirri, l'organo vegetale direttamente coinvolto nell'aggrappo, suggerisce invece che l'effetto possa essere specificamente associato alla dinamica del comportamento di ricerca e raggiungimento del supporto. Il confronto più informativo è quello tra la condizione individuale e la pianta target della condizione mirror, poiché queste due condizioni condividono la stessa durata sperimentale e lo stesso momento di introduzione nella camera di crescita e differiscono principalmente per la presenza di una seconda pianta nell'ambiente. Rispetto alle piante cresciute individualmente, le piante target hanno mostrato un pattern cinematico caratterizzato da un minor numero di nutazioni e da una maggiore velocità di movimento. Sulla base della relazione tra i parametri cinematici e la fase di avvicinamento al supporto descritta da Guerra et al. (2024b), questo pattern risulta compatibile con una strategia di avvicinamento più orientata verso il supporto. Coerentemente con questa interpretazione, le piante target hanno raggiunto il supporto con maggiore frequenza rispetto alle piante testate individualmente (92,9% vs. 69,2%). L'assenza di differenze sistematiche tra le condizioni target e observer nei parametri cinematici significativi suggerisce inoltre che la modulazione osservata non dipenda dal ruolo specifico assunto dalla pianta nella coppia, ma possa essere associata più in generale alla presenza di una seconda pianta. Questa interpretazione deve tuttavia essere considerata con

cautela, soprattutto alla luce della diversa durata della finestra di osservazione tra le due condizioni sociali. Un ulteriore elemento rilevante deriva dalle misure morfologiche. Le tre condizioni sperimentali non differivano sistematicamente per sviluppo dello stelo, sviluppo radicale, stadio fenologico o tempo di crescita. L'unica differenza osservata riguardava il numero di cirri, maggiore nelle piante cresciute nella condizione individuale. Questo risultato potrebbe essere compatibile con una maggiore attività esplorativa in assenza di una pianta conspecifica, ma tale interpretazione rimane ipotetica e richiede ulteriori verifiche. Nel complesso, i risultati forniscono un'evidenza preliminare del fatto che la presenza di una pianta conspecifica può essere associata a una modulazione del comportamento motorio nelle piante di pisello. Tale modulazione appare specifica dei cirri e si accompagna a un pattern cinematico caratterizzato da un minor numero di nutazioni e da una maggiore velocità di movimento, nonché a una maggiore frequenza di raggiungimento del supporto nella condizione target. Questi risultati sono pertanto compatibili con l'ipotesi che la presenza di un'altra pianta possa influenzare e facilitare il comportamento motorio di una pianta conspecifica. Il disegno sperimentale permette inoltre di ridurre la plausibilità di alcune spiegazioni basate sul contatto diretto tra le piante. Le piante della condizione *mirror* sono cresciute in vasi separati, così da impedire qualsiasi interazione diretta, sia attraverso gli apparati radicali sia attraverso le parti aeree. Le differenze osservate non sembrano quindi riconducibili a un contatto fisico o a una competizione diretta per lo spazio radicale o per il supporto. Il presente studio tuttavia presenta alcuni limiti. Il principale limite è rappresentato dalla numerosità campionaria relativamente contenuta, che rende i risultati preliminari. Inoltre, il disegno sperimentale non consente di identificare il meccanismo fisiologico responsabile della modulazione osservata. Studi futuri dovranno pertanto utilizzare campioni più ampi e ulteriori manipolazioni sperimentali volte a identificare i possibili meccanismi fisiologici alla base della modulazione osservata. Nel complesso, questo studio rappresenta un primo passo nell'indagine della possibile modulazione del comportamento motorio tra piante conspecifiche e fornisce risultati preliminari a sostegno dell'ipotesi che la presenza di un'altra pianta possa influenzare e facilitare la dinamica del movimento durante la ricerca di un supporto.

BIBLIOGRAFIA

- Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T. J. A., Birkett, M., Caulfield, J. C., Woodcock, C., Pickett, J. A., & Johnson, D. (2013). Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters*, 16(7), 835–843.
- Baluška, F., & Levin, M. (2016). On having no head: Cognition throughout biological systems. *Frontiers in Psychology*, 7, 902.
- Bonato, B., Simonetti, V., Bulgheroni, M., Wang, Q., Guerra, S., Quaggiotti, S., Ruperti, B., & Castiello, U. (2023). Evidence of motor intentions in plants: A kinematical study. *Journal of Comparative Psychology*, 137(4), 228–237.
- Bonato, B., Wang, Q., Guerra, S., Simonetti, V., Bulgheroni, M., Quaggiotti, S., Ruperti, B., & Castiello, U. (2024). 'United we stand, divided we fall': Intertwining as evidence of joint actions in pea plants. *AoB Plants*, 16(1), plad088.
- Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A., & Prinz, W. (2000). Compatibility between observed and executed finger movements: Comparing symbolic, spatial, and imitative cues. *Brain and Cognition*, 44(2), 124–143.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R. J., Zilles, K., Rizzolatti, G., & Freund, H.-J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: An fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 13(2), 400–404.
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C. A., & Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(1), 114–126.
- Castiello, U., Lusher, D., Mari, M., Edwards, M., & Humphreys, G. W. (2002). Observing a human or a robotic hand grasping an object: Differential motor priming effects. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common mechanisms in perception and action: Attention and Performance XIX* (pp. 315–333).
- Darwin, C., & Darwin, F. (1880). *The Power of Movement in Plants*. John Murray.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91, 176–180.
- Edwards, M. G., Humphreys, G. W., & Castiello, U. (2003). Motor facilitation following action observation: A behavioural study in prehensile action. *Brain and Cognition*, 53(3), 495–502.

- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: A magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, 73(6), 2608–2611.
- 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.
- Gangitano, M., Mottaghy, F. M., & Pascual-Leone, A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *NeuroReport*, 12(7), 1489–1492.
- Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. Houghton Mifflin.
- Gradmann, H. (1922). Die Fünfphasenbewegung der Ranken. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, 61, 1–48.
- Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., D'Amico, E., Gómez, A., Massaccesi, S., Ceccarini, F., & Castiello, U. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific Reports*, 9(1), 16570.
- Guerra, S., Betti, S., Sartori, L., Zani, G., & Castiello, U. (2024a). Plant awareness in the hand. *Journal of Environmental Psychology*, 94, 102246.
- Guerra, S., Bruno, G., Spoto, A., Panzeri, A., Wang, Q., Bonato, B., Simonetti, V., & Castiello, U. (2024b). Ascent and attachment in pea plants: A matter of iteration. *Plants*, 13(10), 1389.
- Guerra, S., Bonato, B., Ravazzolo, L., Dadda, M., & Castiello, U. (2025). When two become one: perceptual completion in pea plants. *Plant Signaling & Behavior*, 20(1), 2473528.
- Heil, M., & Karban, R. (2010). Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(3), 137–144.
- Isnard, S., & Silk, W. K. (2009). Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. *American Journal of Botany*, 96(7), 1205–1221.
- Israelsson, D., & Johnsson, A. (1967). A theory for circumnutations in *Helianthus annuus*. *Physiologia Plantarum*, 20(4), 957–976.
- Karban, R., Yang, L. H., & Edwards, K. F. (2014). Volatile communication between plants that affects herbivory: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 17(1), 44–52.
- Kilner, J. M., Paulignan, Y., & Blakemore, S. J. (2003). An interference effect of observed biological movement on action. *Current Biology*, 13(6), 522–525.

- Levin, M. (2019). The computational boundary of a “self”: Developmental bioelectricity drives multicellularity and scale-free cognition. *Frontiers in Psychology*, 10, 2688.
- Lyon, P. (2006). The biogenic approach to cognition. *Cognitive Processing*, 7(1), 11–29.
- Lyon, P., Keijzer, F., Arendt, D., & Levin, M. (2021). Reframing cognition: Getting down to biological basics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376(1820), 20190750.
- Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward models for physiological motor control. *Neural Networks*, 9(8), 1265–1279.
- Simonetti, V., Bulgheroni, M., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Ceccarini, F., Bonato, B., Wang, Q., & Castiello, U. (2021). Can plants move like animals? A three-dimensional stereovision analysis of movement in plants. *Animals*, 11(7), 1854.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 169–192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3(2), 131–141.
- Sebanz, N., Bekkering, H., & Knoblich, G. (2006). Joint action: Bodies and minds moving together. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(2), 70–76.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269(5232), 1880–1882.
- Yokawa, K., Kagenishi, T., & Baluška, F. (2013). Root photomorphogenesis in laboratory-maintained *Arabidopsis* seedlings. *Trends in Plant Science*, 18(3), 117–119.