



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

Corso di Laurea Magistrale in Psicologia Cognitiva Applicata

Tesi di Laurea Magistrale

Evidenza di post error slowing nelle piante

Evidence of post error slowing in plants

Relatore:

Prof. Umberto Castiello

Correlatrice:

Dr. Silvia Guerra

Laureanda:

Denise Seppi

Matricola N. 2023724

Anno Accademico

2021-2022

INDICE

SINOSI.....	1
INTRODUZIONE	2
CAPITOLO 1	3
LA COGNIZIONE MOTORIA NELLE PIANTE.....	3
1.1. <i>Il potere del movimento delle piante (Darwin, & Darwin, 1880)</i>	4
1.2. <i>Il movimento nelle piante: il caso delle piante rampicanti</i>	8
1.3. <i>La cognizione motoria nelle piante rampicanti</i>	16
CAPITOLO 2	21
POST-ERROR SLOWING (PES).....	21
2.1. <i>Post error-slowng (PES)</i>	21
2.2. <i>Movimento di raggiungimento e prensione nel PES</i>	26
CAPITOLO 3	30
LA MIA RICERCA: IL <i>POST-ERROR SLOWING</i> NELLE PIANTE	30
3.1. <i>Materiali e Metodi</i>	31
3.1.1. <i>Soggetti</i>	31
3.1.2. <i>Stimoli sperimentali</i>	31
3.1.3. <i>Condizioni di germinazione e crescita delle piante</i>	32
3.2. <i>Registrazione video e analisi del movimento delle piante</i>	33
3.3. <i>Analisi statistica</i>	35
3.4. <i>Risultati</i>	36
3.4.1. <i>Risultati qualitativi</i>	36
3.4.2. <i>Risultati cinematici</i>	36
CAPITOLO 4	45
DISCUSSIONE E CONCLUSIONE.....	45
BIBLIOGRAFIA	50

SINOSI

Numerose evidenze hanno dimostrato che le piante sono in grado di percepire numerosi stimoli ambientali, di valutarli, analizzarli ed utilizzare le informazioni rilevanti per organizzare il proprio comportamento motorio e adattarsi all'ambiente altamente complesso. Per esempio, le piante rampicanti che crescono in ambienti complessi caratterizzati da molti alberi sono in grado di selezionare il supporto più adattato sui cui crescere, arrampicarsi e organizzare il proprio comportamento motorio al fine di raggiungere un proprio obiettivo (i.e., crescere in direzione della fonte di luce) e soddisfare un proprio bisogno. Inoltre, recenti evidenze scientifiche hanno dimostrato che le piante rampicanti sono in grado di percepire la presenza di potenziali supporti nell'ambiente e di modificare il proprio movimento di raggiungimento e prensione in termini di velocità e apertura dei propri cirri (i.e., foglie modificate che permettono alla pianta di ancorarsi ad un supporto) in base alle diverse proprietà dello stimolo, quali la dimensione e la difficoltà del compito. Quello che ad oggi non è stato ancora indagato è l'effetto degli errori compiuti dalla pianta nella organizzazione del movimento verso un potenziale supporto. La presente tesi ha lo scopo di indagare il ruolo dei palchi di foglie sviluppati precedentemente rispetto alla foglia che si aggrappa allo stimolo nella programmazione ed esecuzione di un movimento di raggiungimento e prensione verso un potenziale supporto. In altre parole, la presente tesi mira ad indagare come e in che misura il mancato aggrappo ad un potenziale supporto influenza il movimento successivo. Il movimento dei cirri in diversi palchi di foglie, ovvero nel palco di foglie che si aggrappa allo stimolo e nei due palchi di foglie precedenti, è stato analizzato mediante l'analisi cinematica tridimensionale (3D) del movimento. I risultati hanno evidenziato che il mancato aggrappo nei palchi di foglie sviluppati in precedenza ha comportato un effetto sulla cinematica del movimento di raggiungimento ed aggrappo verso un potenziale supporto nei cirri dell'ultimo palco di foglie, il cui movimento risulta essere più rapido e più accurato. In altre parole, il mancato aggrappo o l'errore nei palchi di foglie precedenti potrebbe permettere alla pianta di acquisire tutte le informazioni degli elementi presenti nell'ambiente e di selezionare solo quelle rilevanti e necessarie per l'esecuzione di un funzionale, rapido ed accurato comportamento motorio.

Nel primo capitolo della mia tesi verrà trattato il concetto di movimento nelle piante. Verranno descritti i vari tipi di movimenti osservati nelle piante partendo dalle prime osservazioni di Charles Darwin (1895) fino alle odierne ricerche. Inoltre, verranno descritti i vari tipi di movimento effettuati dalle piante rampicanti e la loro cognizione motoria. In quest'ultimo caso si vedrà ad esempio come la pianta abbia una certa intelligenza nel capire le caratteristiche del supporto al quale dovrà aggrapparsi. Il secondo capitolo tratterà del fenomeno del *post-error slowing* (PES), ovvero a come le risposte date da una persona in seguito a una risposta errata siano più lente. Verranno qui esposte le teorie sottostanti a tale processo, infine si prenderà in considerazione il movimento di raggiungimento e prensione nel PES, descrivendo alcune ricerche effettuate in tale ambito. Nel Capitolo 3 illustrerò la ricerca che mi ha visto coinvolta, che ha lo scopo di indagare, attraverso l'utilizzo dell'analisi cinematica tridimensionale (3D) del movimento, se i palchi di foglie precedenti al palco di foglie che si è aggrappato attuano una preparazione di raggiungimento e aggrappo del movimento, e l'effetto di un loro eventuale errore di aggrappo. Infine, nel Capitolo 4, verranno discussi i risultati alla luce della letteratura scientifica di riferimento. In conclusione, i risultati della presente tesi suggeriscono che le piante soddisfano i requisiti per un comportamento pianificato e controllato e forniscono un supporto empirico alla costruzione di una teoria della cognizione che includa anche organismi che non presentano un cervello.

CAPITOLO 1

LA COGNIZIONE MOTORIA NELLE PIANTE

Nonostante l'essere umano rappresenti solo lo 0.01% della biomassa terrestre rispetto al mondo vegetale che ne ricopre circa il 99%, le aree di studio riguardanti il comportamento e l'intelligenza sono limitate per lo più al mondo animale. Piante e animali, sebbene abbiano seguito due strade distinte nella loro evoluzione, mantengono ancora oggi un legame di parentela con gli animali condividendo ben tre miliardi di anni di storia comune come organismi unicellulari (Castiello & Guerra, 2020). Allo stesso tempo, l'idea comune è che le piante, non presentando un sistema nervoso centrale ovvero un cervello, siano organismi sessili privi di movimento, non in grado di interagire attivamente con l'ambiente circostante e quindi che i loro comportamenti siano semplici risposte automatiche ai vari stimoli ambientali (Vertosick, 2002).

Recenti evidenze hanno sfidato questa assunzione dimostrando come le piante, seppur senza un centro di comando centrale come il cervello, siano in grado di presentare comportamenti e capacità simili a quelle osservate negli esseri umani ed altre specie animali, che potrebbero essere definite come "cognitive". Come tutti gli organismi, le piante devono acquisire risorse utili per la loro crescita e devono trovare dei modi per affrontare i predatori al fine di poter accrescere le proprie possibilità di sopravvivenza. La sostanziale differenza fra gli animali e le piante risiede nella mancanza di locomozione, caratteristica principale e precisa della presenza di una mente (Trewavas, 2017). In altre parole, gli animali si spostano per cercare il cibo o per scappare da un possibile attacco di un predatore. Le piante, invece, essendo ancorate al terreno attraverso il sistema radicale devono adottare diverse strategie per poter identificare per esempio le risorse presenti nel terreno circostante. La mancanza di locomozione non implica però la mancanza di movimento. Infatti, le piante si muovono moltissimo e come si vedrà nel corso della presente tesi le piante presentano diverse varietà di movimenti, che sono caratterizzati dall'allungamento o accorciamento dei vari organi vegetali (e.g., stelo, foglie, ecc.) durante la fase di crescita. La difficoltà sostanziale nel percepire tali movimenti risiede nel fatto che essi sono molto lenti e impercipienti all'occhio umano, a meno che non vengano utilizzate delle tecniche di video registrazione velocizzate, ovvero

metodologie che permettono di indagare il comportamento delle piante, oggetto di indagine ancora inesplorato (Trewavas, 2017).

1.1. Il potere del movimento delle piante (Darwin, & Darwin, 1880)

È stato spesso vagamente asserito che le piante sono distinte dagli animali per non avere facoltà di movimento. Si dovrebbe piuttosto dire che le piante acquistano e dispiegano questa facoltà soltanto quando essa è loro vantaggiosa.

(Darwin, 1875)

Quando osserviamo le piante queste ci sembrano relativamente immobili, bloccate rigidamente al suolo, ma guardando con un occhio più attento, com'era quello di Darwin (1880), è piuttosto chiaro che le piante producono molti movimenti e comportamenti che possono ricordare quelli osservati anche negli animali (Silvertown e Gordon, 1989). Alcuni movimenti sono molto rapidi e possono essere percepiti in tempo reale come quelli presentati dalle piante insettivore (e.g., *Dionea muscipula* L.), altri sono più lenti come, per esempio, la germinazione di un seme o lo sbocciare di un fiore.

Darwin e suo figlio Francis (1880) furono i primi studiosi a porre una profonda attenzione al mondo delle piante e al loro potere di movimento, notando che le piante si muovono fin dall'origine della loro vita e che sono dotate di svariati tipi di movimento in risposta alle diverse stimolazioni ambientali. Per esempio, sono in grado di orientarsi verso la fonte luminosa del sole (i.e., fototropismo) o in base al vettore gravità (i.e., geotropismo).

Darwin classificò i movimenti delle piante in due macrocategorie: movimenti tropici (i.e., movimento in direzione della stimolazione ambientale) e nastici (i.e., movimento in risposta ad uno stimolo ambientale, la cui direzione però è indipendente rispetto alla direzione dello stimolo). Tali movimenti sono guidati da diversi meccanismi, che vengono classificati in meccanismi attivi e meccanismi passivi. Quelli attivi sono caratterizzati da un consumo di energia e ne fanno parte i movimenti di crescita e i movimenti di turgore. I primi avvengono grazie all'auxina (i.e., ormone dedicato alla crescita della pianta), che tramite differenti concentrazioni provoca nella pianta l'allungamento di un lato e poi dell'altro, alternando quindi il movimento. I secondi si

riguardano l'assorbimento dell'acqua a livello cellulare, che va ad influire sulla dimensione, sulla lunghezza della cellula e sulla velocità del movimento di circumnutazione (i.e., movimento rotatorio della pianta lungo il suo asse centrale durante la fase di crescita). I movimenti passivi sono contraddistinti da un'assenza di consumo di energia, quindi sfruttano l'energia ambientale. Sono esempi di meccanismo passivo l'igroscopia e il disseccamento, fenomeni di movimento che coinvolgono equilibri omeostatici della pianta con l'ambiente.

Darwin (1880) ipotizzò che le piante fossero in grado di ridirezionare i propri movimenti al fine di soddisfare i propri bisogni e raggiungere i propri obiettivi (Giaculli, 2019). Per esempio, Darwin (1880) sosteneva che l'apice radice era in grado sia di ricevere che di trasmettere informazioni, nonché di riconoscere gli oggetti con cui si relaziona. Infatti, Darwin (1880) ipotizzò che la radice, attraverso dei movimenti di avvicinamento in direzione di una determinata zona del terreno, fosse in grado di percepire ed evitare gli ostacoli presenti nel sottosuolo scegliendo il percorso più agevole e quindi più vantaggioso (Darwin, 1880). In particolare, Darwin (1880) osservò tale comportamento attraverso un esperimento in cui pose nei pressi di una radice un pezzo di cartoncino e uno di carta. La radice, una volta percepiti entrambi, si distanziava dal cartoncino, ritenendolo probabilmente un oggetto più difficile da superare. Lo studioso avanzò l'idea che le piante possano essere dotate di una sorta di "cognizione", che permette alle piante di comprendere il mondo esterno e gli elementi presenti in esso (ad esempio decidere in base agli ostacoli presenti nel terreno in quale direzione far crescere le radici) e di agire su di esso in modo attivo e autonomo (Giaculli, 2019).

Fra le incredibili scoperte di Charles Darwin, si annovera quella sulle piante insettivore, piante che integrano la loro "dieta" ingerendo insetti che una volta digeriti producono azoto, nutrimento utile per il fabbisogno della pianta (Darwin, 1880; Giaculli, 2019). La venere acchiappamosche, ovvero la *Dionea muscipula* L. (Figura 1), compie uno dei più spettacolari movimenti tigonastici, che hanno il risultato di invertire il ruolo predatore-preda con gli animali (Simons, 1992).



Figura 1. Foto di una foglia di *Dionaea muscipula*, all'interno della quale si possono notare dei piccoli peli, che una volta urtati fanno scattare la trappola.

Darwin (1893) sosteneva che tale pianta fosse “*una delle più incredibili al mondo*”. Le sue foglie bilobate munite di dentini (i.e., ciglia) a forma di ago ai margini della foglia, sono tenute aperte come un invito ai visitatori. Quando un insetto si avvicina alla facciata ventrale della foglia e urta i tre piccoli peli che vi sono all'interno, i quali fungono da sensori, vengono generati segnali elettrici intercellulari che hanno come risultato quello di intrappolare l'insetto (Burdon-Sanderson, 1873; Jacobs, 1954; Jacobson, 1965; Simons, 1981). Generalmente è richiesta più di una stimolazione dei tre peli perché la pianta elicit una risposta. Più piccoli sono gli insetti, forse perché la pianta non vuole sprecare energia per intrappolarli e digerirli, più essi sono liberi di scappare, ma più sono grandi e più fanno fatica a liberarsi (Darwin, 1893). L'agitazione dell'insetto e l'escrezione dei composti di nitrogeno, anche se non sempre necessari per la completa chiusura (Fagerberg & Allain, 1991), possono migliorare la successiva chiusura delle foglie attorno all'animale e le secrezioni di acidi ed enzimi digestivi che uccidono e digeriscono la preda (Robins & Juniper, 1980). Poiché queste piante carnivore vivono in terreni poveri di nutrienti, per ricavare l'azoto e il fosforo necessari, hanno sviluppato questo meccanismo di cattura e digestione degli insetti.

Un'ulteriore pianta insettivora esaminata nel dettaglio da Darwin (1893) è la *Drosera Rotundifolia* (Figura 2).



Figura 2. Foto di *Drosera Rotundifolia*, che è caratterizzata da foglie ricoperte di piccole gocce simili a rugiada, le quali sono appiccicose e fungono da trappole per gli insetti. Quando un insetto si attacca ai tentacoli, agisce come una stimolazione meccanica che fa arricciare la foglia verso e intorno alla preda.

Questa pianta insettivora è ricoperta di gocce simili a rugiada, ciascuna posata su una sorta di tentacolo. Gli insetti, attirati dalle goccioline, si appoggiano per dissetarsi, accorgendosi troppo tardi che esse sono in realtà costituite da un liquido viscoso, dal quale non possono liberarsi. I tentacoli della *Drosera* captano i movimenti dell'animale che cerca di liberarsi. In risposta, i tentacoli vicini si piegano verso quelli direttamente stimolati dalla presenza della preda. Insieme, i tentacoli possono generare una rientranza a forma di coppa che racchiude la preda all'interno. Successivamente, la pianta secreta una serie di enzimi per digerire la preda, assorbendo così le sostanze nutritive che non trova nel terreno povero della torbiera. Inoltre, le piante insettivore hanno una sensibilità selettiva, ossia distinguono i diversi elementi con cui entrano in contatto e sono in grado di discriminare fra i diversi insetti quelli che apportano più nutrimento alla loro dieta (Darwin, 1875).

Un ulteriore esempio di movimento molto rapido e visibile all'occhio umano nelle piante è dato dalla *Mimosa pudica* L. (Figura 3).



Figura 3. Foto di *Mimosa pudica* prima che avvenga una stimolazione tattile. Le sue foglie sono infatti ancora aperte.

Il semplice tocco delle foglie comporta il rapido ripiegamento delle piccole foglioline che compongono le foglie. Straordinariamente la risposta al tocco non è ristretta solo alla fogliolina stimolata, ma si può propagare a tutte le foglioline vicine elicitando il ripiegamento dei piccioli delle foglie più distanti (Simons, 1981; Malone, 1994). Il rapido ripiegamento delle foglioline potrebbe servire sia per spaventare i potenziali predatori, sia per esporre le sue spine e risultare quindi minacciosa (Eisner, 1981). Le piante di *Mimosa* mostrano movimenti tigonastici dovuti a cambiamenti di turgore; questi sono il risultato di movimenti causati dall'acqua e controllati dallo spostamento di ioni attraverso le membrane cellulari di particolari cellule appartenenti ad organi chiamati "pulvini". Questi sono strutture specializzate presenti alla base del picciolo fogliare, in posizione ventrale e dorsale. Lo spostamento di ioni potassio (K^+) e cloro (Cl^-), ma anche di protoni (H^+) e ioni calcio (Ca^{++}) si accompagna allo spostamento di acqua per cui, quando si tocca la foglia, i pulvini dorsali si rigonfiano d'acqua mentre si sgonfiano quelli ventrali. Viceversa, quando la foglia è in posizione aperta (Taiz, Zeiger, 2002).

1.2. Il movimento nelle piante: il caso delle piante rampicanti

Per primo Darwin (1880) notò, tracciando manualmente il movimento di spostamento nello spazio e nel tempo degli apici di numerose piante (Figura 4), che alla base di tutti i movimenti delle piante vi è la circumnutazione, movimento rotatorio di tutti gli organi vegetali delle piante attorno al loro asse centrale durante la fase di crescita.

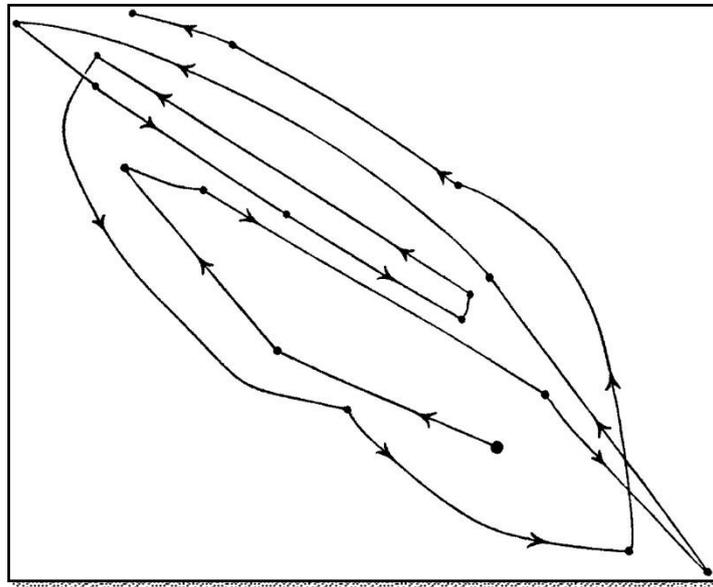


Figura 4. Rappresentazione grafica del movimento di circumnutazione del germoglio di una pianta di Brassica in un periodo di 10 ore e 45 minuti (Darwin & Darwin, 1880).

In particolare, Darwin (1880) riteneva che tale movimento fosse universale, quindi presente in tutte le piante, e che potesse essere modificato dalla pianta per raggiungere un proprio obiettivo e soddisfare un proprio bisogno. Per esempio, Darwin (1865) ipotizzò che le piante rampicanti siano in grado di utilizzare il movimento di circumnutazione per esplorare l'ambiente circostante allo scopo di ricercare un possibile supporto e una volta identificato di modificare la sua traiettoria per raggiungerlo ed afferrarlo. Le piante rampicanti, infatti, presentando uno stelo molto sottile, quindi hanno necessità di crescere su un supporto esterno per sostenersi e avere una maggiore esposizione alla luce, fonte di nutrimento utile per la loro sopravvivenza (Figura 5).



Figura 5. Viticcio di una pianta rampicante che si avvolge su un sostegno.

Le piante rampicanti possono allungarsi per afferrare oggetti robusti e quindi usarli come supporti avvolgendovisi attorno. I viticci sono foglie modificate altamente sensibili al tatto che permettono alla pianta di aggrapparsi ai supporti esterni (Jaffe & Galston, 1968). Darwin, ad esempio, ha documentato le risposte del viticcio a stimoli nell'intervallo di 1-5 mg (Darwin, 1906). Stimolato dal tocco il viticcio comincia ad avvolgersi rapidamente all'oggetto trovato, che diventa per la pianta un sostegno sicuro. Alcune specie hanno viticci tigmonastici, mentre altre sono tigmotropiche, a seconda che la direzione di avvolgimento sia determinata dalla struttura del viticcio o dalla direzione o dal punto di stimolazione tattile (Jaffe & Galston, 1968). La sensibilità al tocco dei viticci ha alcune affinità con la *Drosera* (Figura 2). L'applicazione di gocce d'acqua non provoca alcuna risposta di avvolgimento, pertanto, i viticci evitano l'avvolgimento (Jaffe & Galston, 1968). Inoltre, l'avvolgimento che si verifica in risposta a stimolazioni transitorie provoca un movimento inverso a quello di avvolgimento, quindi di srotolamento (Jaffe & Galston, 1968). Alcune specie sviluppano un meccanismo di avvolgimento doppio, uno attorno al supporto e uno attorno al corpo della pianta. Questo doppio meccanismo, chiamato avvolgimento libero (Jaffe & Galston, 1968), serve per avvicinare la pianta rampicante al suo supporto. Una volta verificatosi l'avvolgimento, i cambiamenti che avvengono alle pareti delle cellule vegetali, come la lignificazione, inducono le spire ad irrigidirsi per

impedirne lo srotolamento (Jaffe & Galston, 1968). L'avvolgimento dei viticci è il risultato di una crescita differenziale. Le prime risposte includono una contrazione delle cellule ventrali e un'espansione delle cellule dorsali. L'avvolgimento a un sostegno è quindi il risultato di un indice differenziale delle cellule in espansione attraverso le superfici dorsali e ventrali (Jaffe & Galston, 1968). I viticci delle piante rampicanti sono in grado di distinguere il materiale dei sostegni a loro vicini (Giaculli, 2019). A questo proposito Darwin descrisse un esperimento in cui i viticci, posti di fronte a un tubo di vetro nero e a una piastra di zinco annerita, indietreggiavano da questi sostegni per avvicinarsi e aderire a un palo da lui posizionato rivestito di corteccia ruvida. Il viticcio, dopo aver indagato i vari tipi di sostegno presenti nelle vicinanze, sembra essere capace di distinguere qual è quello a lui più congeniale. Mostrando tali capacità di valutazione e di scelta le piante mostrano, sempre tenendo in considerazione le varie differenze, delle similarità con il mondo animale (Gianoli, 2015). La capacità di arrampicarsi rappresenta una diversità di innovazioni biologiche per acquisire spazio fisico, nutrienti e soprattutto luce, con un investimento minimo di risorse da parte della pianta rampicante (Biernaskie 2011; Gianoli 2004, 2015a; Paul e Yavitt 2011; Rowe et al. 2004). Certamente, le strategie di efficienza delle risorse utilizzate tra le specie sono divergenti e possono essere illustrate da due esempi di come gli arrampicatori affrontano in modo unico lo stress biotico e abiotico. Il primo esempio è *Convolvulus chilensis* Pers. (Convolvulaceae), che ha sviluppato un'elegante strategia di difesa arrampicandosi su cactus e arbusti spinosi come difesa dagli erbivori (Atala e Gianoli 2008; Gonzales-Teuber e Gianoli 2008). Un secondo esempio è *Ipomoea purpurea* L., che utilizza l'attorcigliamento come risposta all'attacco delle lumache erbivore e alle condizioni di siccità (Atala et al. 2014).

La capacità di “tenuta” è un adattamento ovviamente importante in cui le piante hanno dimostrato di essere innovatrici. Le strategie utilizzate dalle piante rampicanti per l'ancoraggio sono diverse e in base ad esse ogni tipologia di pianta ha adeguate caratteristiche morfologiche e predilige un supporto differente. Charles Darwin (1865) classificò per la prima volta le piante rampicanti in base alle loro modalità di attaccamento: attorcigliamento tramite stelo, arrampicata attraverso l'utilizzo di uncini e foglie, arrampicata attraverso l'uso dei viticci e arrampicata tramite radici. Le piante fanno ricorso a diverse strategie di attaccamento utilizzando alberi, muri e ora i supporti creati dall'uomo. I rampicanti assumono un comportamento ecologico, poiché cercano di

ottimizzare l'acquisizione delle risorse minimizzando i costi del metabolismo (Gianoli et al. 2012).

Attorcigliamento tramite stelo (Twining plants)

Le piante che si attorcigliano utilizzano steli elicoidali per avvolgersi attorno alle strutture di supporto e generare una forza di compressione che impedisce lo scivolamento delle stesse lungo la struttura di supporto (Isnard et al., 2009). Esse riescono ad ancorarsi a supporti cilindrici di diametri proporzionali alla dimensione della pianta (Bell 1958). Dopo il contatto iniziale con il supporto, lo stelo continua ad espandersi partendo dall'apice e, in questo modo, viene formata un'elica uniforme (Silk and Hubbard 1991). Un meccanismo che usano i *twiners* sono le stipole (i.e., delle appendici) modificate alla base dei piccioli, come nel caso della *Dioscorea bulbifera* L. (Dioscoreaceae) e delle piante ad essa imparentate (Isnard et al. 2009). Le stipole mettono in tensione la porzione basale rigida del fusto e servono come punti di contatto tra il fusto e l'ospite o il substrato (Isnard et al. 2009). Sembra che altre specie che si attorcigliano, appartenenti a famiglie diverse, usino strutture che sono omologhe alle stipole della *Dioscorea*. Alcuni esempi sono le stipole in *Humulus lupulus* L. (luppolo) e la base ricurva del picciolo in *Phaseolus vulgaris* L. (i.e., fagiolo; Isnard e Silk 2009).

Aggrappo attraverso l'utilizzo di uncini e foglie (hook and leaf-bearing plants)

Le piante rampicanti *hook* e *leaf-bearing* utilizzano una strategia in cui strutture vegetative specializzate vengono utilizzate come punto di attacco. Nel caso dei rampicanti *hook*, vengono utilizzate spine ricurve, uncini o aculei per assistere passivamente la pianta nell'arrampicata. Questi uncini sono presenti sulla pianta durante tutte le fasi della crescita e, grazie alla gravità, aiutano la crescita della pianta su supporto agganciandosi al substrato senza attaccarvisi saldamente (Darwin 1865; Figura 6).



Figura 6. Foto di *Galium aparine*, nella quale è possibile notare i piccoli uncini presenti sulle foglie della pianta.

I rampicanti *leaf-bearers* si arrampicano per mezzo di strutture sensibili al tatto (“organi irritabili”; Hemsley 1893) presenti sulle foglie, che subiscono cambiamenti morfologici dopo il contatto con il substrato. Uno degli esempi meglio studiati di *hook climbers* sono le palme rampicanti, le quali utilizzano apici fogliari modificati (i.e., cirri) o infiorescenze (i.e., flagella) che hanno spine ricurve per ancorarsi alle piante ospiti circostanti e ad altri substrati (Corner 1966; Isnard e Silk 2009; Rowe e Isnard 2009). Le piante più grandi tendono ad avere ganci più grandi (Corner 1966; Dransfield 1978; Putz 1990). Gli uncini/ganci delle palme rampicanti sono orientati nella direzione di minor resistenza e sono capaci di disimpegno e reinnesto come lo scalatore viene sloggiato dal suo ospite (Putz, 1990). Mentre i ganci tendono ad essere durevoli con elevata resistenza meccanica (Putz, 1990), la senescenza degli organi con uncini può interrompere l’attaccamento (Isnard et al., 2009). A causa in gran parte della distribuzione delle palme rampicanti, le rampicanti uncinata sembrano essere particolarmente frequenti nelle fasce medio-latitudinali dei tropici (Durigon et al. 2014). I rampicanti *leaf-bearers* tendono ad avere una proliferazione di piccoli uncini sulle foglie, come la *Galium aparine*. Questa specie è costituita da tricomi modificati sia sulla superficie abassiale che adassiale delle foglie, i quali vengono utilizzati per aderire a superfici appropriate (Bowling et al. 2008; Bauer et al. 2011). Sulla superficie abassiale, i ganci/uncini sono curvi verso la base della foglia e sono situati lungo la nervatura centrale e i margini delle foglie con una struttura

cava lignificata (Bauer et al. 2011; Andrews e Badyal 2014). Sulla superficie adassiale, i ganci sono più piccoli, orientati verso la punta della foglia e distribuiti uniformemente sulla sua superficie. L'orientamento differente degli uncini tra la superficie abassiale e adassiale permette alla superficie abassiale di “afferrare” le foglie e i substrati che la circondano attraverso forze di attrito, mentre l'orientamento inverso sulla superficie adassiale riduce l'attrito tra le foglie circostanti. Ciò si traduce nella capacità delle foglie sia di orientare la superficie adassiale verso il cielo per massimizzare la fotosintesi, sia di attaccarsi a substrati adeguati con la superficie abassiale (Bowling et al. 2008; Bauer et al. 2011). In questo modo, la disposizione dei ganci permette sia la fotosintesi che l'arrampicata.



Figura 7. Foto di Boston ivy, i cui viticci hanno una sorta di effetto adesivo che permette alla pianta di rimanere ancorata anche ai muri.

Arrampicata tramite l'uso dei viticci (tendrils climbing)

I viticci sono organi filamentosi, lunghi e sottili, prendono origine da steli, foglie o peduncoli di fiori, e crescono in direzione degli stimoli di contatto (Jaffe e Galston 1968; Jaffe 1970°). I viticci forniscono flessibilità e resistenza ai venti forti e al carico di

peso che la pianta porta (Jaffe, 1970a). L'arrampicata tramite i viticci è stata identificata come il principale meccanismo di adattamento delle piante rampicanti sia nelle Americhe che nelle altre fasce latitudinali (Gallagher e Leishman 2012). La prevalenza dell'arrampicata tramite l'uso dei viticci nelle Americhe può essere attribuita alla parentela tra specie e ai tratti altamente conservati tra i taxa (o unità tassonomiche) rilevanti delle piante rampicanti (Gallagher e Leishman 2012). Inoltre, i rampicanti che utilizzano i viticci sembrano essere particolarmente diffusi negli ambienti di successione primaria (ovvero la colonizzazione di un territorio ancora vergine), ai margini delle foreste e in luoghi contenenti steli ospiti minuscoli, indicando così una potenziale limitazione di questa strategia (Gianoli, 2015a). I viticci si allungano cercando un substrato, dopodiché si verifica un "avvolgimento della punta" nel punto di contatto. In alcune specie, questo avvolgimento iniziale è seguito da un avvolgimento secondario chiamato "avvolgimento libero" ("*free coiling*"), durante il quale i viticci si contraggono a spirale, il che avvicina fisicamente la pianta rampicante al suo ospite (Jaffe 1970b). Un esempio di pianta rampicante in cui si presenta l'avvolgimento dei viticci è la *Luffa cylindrica* (L.) Roem. Cucurbitacee (i.e., zucca di spugna).

I viticci rappresentano estensioni terminali del germoglio, con i loro rami laterali che aumentano la superficie del viticcio (Wilson e Posluszny 2003). Nel caso in cui un viticcio venga a contatto con una superficie, il viticcio procede attraverso una serie di fasi di sviluppo che portano all'attaccamento permanente alla superficie e alla lignificazione della parete cellulare (Junker 1976; Bowling e Vaughn 2009; Kim 2014). Un altro esempio di climber tendrils caratterizzati da viticci con effetto adesivo sono i fiori della passione, che utilizzano viticci ramificati costituiti da ventose/cuscinetti di attacco per arrampicarsi (Bohn et al. 2015). Mentre la maggior parte dei fiori della passione utilizza l'attorcigliamento a spirale dei viticci per arrampicarsi, *Passiflora Discophora* si arrampica utilizzando viticci multi-ramificati che emergono dal germoglio e hanno cuscinetti adesivi all'estremità di ciascun viticcio (Bohn et al. 2015).

Arrampicata tramite radici (root climbing)

I *root climbers* usano radici avventizie che emergono dagli internodi per arrampicarsi su una varietà di substrati di vari diametri, architetture e tessitura. L'habitat che sembra favorire i root climbers sono le foreste molto umide (Durigon et al. 2013).

L'esempio di gran lunga più studiato di root climber è l'edera inglese (English ivy) (Melzer et al. 2012). È stato ipotizzato che l'attaccamento dell'edera inglese a substrati naturali e artificiali avvenga in un processo a quattro fasi: contatto fisico iniziale con il substrato, contatto profondo della radice con il substrato, adesione chimica e lignificazione con successiva formazione di uncini (Melzer et al. 2010) (Fig. 2). In ricerca è stato osservato che prima dell'attaccamento, le radici avventizie si allungano con le punte orientate in più direzioni (Melzer et al. 2012). Dopo il contatto, i peli della radice iniziano a crescere rapidamente posteriormente alla calotta radicolare e iniziano a secernere collante sulla superficie di fissaggio (Melzer et al. 2012; Lenaghan e Zhang 2012). Mentre ciò accade, la radice avventizia si orienta parallelamente al substrato, portando i peli della radice a più stretto contatto con il substrato e consentendo loro di penetrare e legarsi al substrato. Si ritiene che i peli della radice utilizzino il collante prodotto per formare un saldo legame iniziale con la superficie, che viene ulteriormente rafforzato quando i peli della radice si lignificano. Al momento della lignificazione, il pelo radicale subisce un drastico cambiamento morfologico, dove la struttura lineare precedentemente flessibile diventa un uncino rigido. Quando i peli della radice subiscono questo cambiamento, essi, non appena si inseriranno nelle piccole fessure createsi sulla superficie di attacco, porteranno la radice avventizia a creare un contatto ancora più stretto. Si ritiene che la combinazione di questo processo di fissaggio chimico e fisico contribuisca all'elevata resistenza dei root climbers avventizi su substrati ruvidi/porosi (Melzer et al. 2010). Questo meccanismo fisico-chimico può anche spiegare perché l'edera inglese ha una capacità limitata di attaccarsi efficacemente a superfici lisce, come vetro e alluminio, mentre l'edera di Boston non ha tale difficoltà (Steinbrecher et al. 2010; Melzer et al. 2012).

1.3. La cognizione motoria nelle piante rampicanti

Come descritto nelle pagine precedenti, le piante rampicanti adottano un sistema di “aggrappo” a un supporto per sviluppare al meglio la loro crescita in verticale per riuscire ad accedere al meglio a una fonte luminosa. La disponibilità dei supporti è il fattore che influenza la diversità fra piante rampicanti. È stato osservato che i rampicanti che sbagliano nel trovare i supporti riscontrano una crescita e/o una riproduzione minore (Garbin, 2012). Ciò è stato osservato in diversi ambienti, foreste (Putz, 1984), spazi aperti

(Gianoli, 2015) e ambienti controllati (Puntieri, 1993). La ricerca del supporto non solo influenza i livelli di “fitness” della pianta, ma anche il modo in cui la pianta sviluppa la sua crescita, l’allocazione della biomassa, la morfologia e la fisiologia (Puntieri, 1993; den Dobbelden, 1995; Gianoli, 2004; Jaffe, 1979; Jaffe, 1968). Trovare un supporto adatto sembra quindi essere un processo chiave nella storia della vita delle piante rampicanti.

Lo studio del comportamento delle piante rampicanti è iniziato con le osservazioni di Darwin, il quale chiamò “circumnutazione” il movimento elicoidale degli apici e delle radici che fa sì che il fusto assuma una forma a spirale. Altri studi hanno in seguito investigato i meccanismi di ricerca e attaccamento nelle piante rampicanti (Tronchet, 1945-1946; Gerbode, 2012; Putz, 1992; Stolarz, 2009; Bowling, 2009; Goriely, 2006), anche se, nonostante questo, si conosce ancora poco sul modo in cui le piante rampicanti decidono di ricercare e attaccarsi a un determinato supporto (Gianoli, 2015). Darwin (1875) condusse diversi esperimenti in laboratorio e notò che la pianta di vite non era solo capace di comprendere dove fosse il supporto e di avvolgersi attorno ad esso, ma, in alcune circostanze, aveva anche dei comportamenti di avversione nei confronti dello stesso. Questo effetto era stato descritto per la prima volta per quanto riguarda la pianta di *Bignonia capreolata* L. Nel momento in cui i viticci della pianta incontravano un supporto di legno si incurvavano e attorcigliavano attorno ad esso, ma, quando il supporto era percepito inadeguato in termini di spessore o quando la sua superficie era considerata troppo liscia, i viticci lo lasciavano andare. Un fenomeno simile era stato osservato quando le piante di vite incontravano un tronco molto spesso, quindi, piuttosto che avvolgersi attorno ad esso si avvolgevano su loro stesse. Darwin (1875) ha osservato che sarebbe stato disadattivo per le viti avvolgersi attorno a tronchi troppo spessi, poiché era improbabile che raggiungessero un’esposizione al sole favorevole entro la fine di una singola stagione di crescita. In base a quanto citato, si potrebbe quindi pensare che le piante rampicanti possano modificare i loro movimenti di circumnutazione in base alle caratteristiche del supporto e non in maniera casuale (Gianoli, 2004). Il diametro del supporto sembra influenzare la pianta, infatti è stato dimostrato che quando il diametro del supporto aumenta oltre un certo punto, le piante rampicanti non sono in grado di mantenere le forze di tensione e si staccano (Putz, 1992; Bowling et al., 2009). Darwin notò tale comportamento nella pianta di *Wisteria Sinensi* (Sims), sottolineando che essa

riscontrava qualche problema nell'avvolgersi attorno a un supporto con spessore di 15 cm (Darwin, 1875). Studi sul campo nelle foreste pluviali tropicali, subtropicali e temperate, hanno confermato che l'abbondanza di *twiners* (steli che si attorcigliano) diminuisce con l'incrementare del diametro degli alberi (Carsten, 2002; Putz, 1987). Recenti studi hanno chiarito gli effetti dello spessore di un supporto nei confronti delle piante rampicanti. Tali ricerche hanno utilizzato la pianta di pisello (*Pisum Sativum* L) e ne hanno analizzato i movimenti di avvicinamento ed aggrappo verso un potenziale supporto (Castiello, 2020; Ceccarini, 2020, 2021; Guerra, 2019, 2021; 2022). Guerra e colleghi (2019), ad esempio, hanno dimostrato che la pianta di pisello può percepire la presenza di un supporto e, a seconda del suo spessore, può modulare il suo movimento, che può essere più o meno veloce, e l'apertura dei viticci. I risultati mostrano che sia la velocità media che la velocità massima dei viticci sono più elevate per supporti più sottili rispetto a supporti più spessi (Guerra et al., 2019). È stato inoltre osservato che la distanza massima tra i viticci è significativamente maggiore per i supporti più sottili rispetto ai supporti più spessi (Ceccarini, 2020 a,b; Guerra, 2019; 2021; 2022). Questo fenomeno può essere spiegato dal fatto che raggiungere e afferrare supporti più spessi richiede più energia per le piante che afferrare supporti più sottili. In questo modo le piante rampicanti preservano l'energia per la fase di avvolgimento, cercando di ridurre al minimo il rischio di errore, quindi di facilitare i movimenti necessari per attaccarsi saldamente ad un supporto (Guerra et al. 2019). Inoltre, è stato osservato che le piante di pisello sono in grado di compiere una valutazione del grado di difficoltà del compito da eseguire e di modulare la velocità ed il tempo del loro movimento beneficiando di complessi meccanismi di accuratezza motoria che permettono loro di aggiustare la propria velocità di movimento in base alla difficoltà del compito da eseguire (e.g., afferrare uno stimolo grande o piccolo) al fine di eseguire un movimento più accurato evitando di compiere errori nella fase di aggrappo al supporto (Ceccarini et al., 2020 a,b). In particolare, recenti studi di Ceccarini e collaboratori (2020, b) hanno indagato se le piante di pisello fossero in grado di modulare la velocità e il tempo del movimento di raggiungimento e prensione a seconda del livello di accuratezza dettato dallo stimolo (Fitts, 1954, relativamente ad osservatori umani). I risultati hanno evidenziato che le piante sono in grado di modulare strategicamente la velocità, il tempo del proprio movimento e la produzione dei sottomovimenti in base alla difficoltà del compito in modo simile a quello osservato nell'essere umano (Beggs e Howarth, 1972;

Drury, 1975) e in diverse specie animali (Chittka, Skoruspki e Raine, 2009; Franks, Dornhaus, Fitzsimmons e Stevens, 2003; Heitz e Schall, 2012). Questi risultati supportano l'ipotesi che il movimento delle piante sia ben lontano dall'essere un semplice meccanismo di causa-effetto e che sia piuttosto opportunamente pianificato, controllato e infine corretto.

Nonostante siano stati fatti diversi studi sulla relazione fra il comportamento delle piante rampicanti e il loro avvolgimento a un supporto, il meccanismo di codifica e dell'elaborazione dello spessore rimangono ancora poco chiari (Ceccarini, 2020, 2021; Guerra, 2019, 2021). È stato ad esempio avanzata l'idea che la propriocezione può permettere alle piante rampicanti di percepire la posizione dei loro viticci, il che fornisce le informazioni di feedback necessarie per regolare la loro apertura in base allo spessore del supporto (Hamant, 2016; Okamoto, 2015). Inoltre, le piante possono disporre di alcuni sistemi tipicamente coinvolti nella ricezione della luce e nella capacità di costruire una rappresentazione dell'ambiente circostante (Baluška, 2016; Crepy, 2015). Continuando questa analisi, studi recenti riportano che le piante possono ottenere informazioni sull'ambiente circostante emettendo clic sonori (cioè facendo clic) e percependo gli echi di ritorno (Gagliano, 2012). Mentre la parte aerea delle piante rampicanti verifica le caratteristiche del supporto, anche le radici, o più nello specifico, le loro estremità (calotta radicale) possono essere coinvolte nel rilevamento dello spessore. Infatti, gli apici delle radici rispondono a numerosi segnali (ad es. gravità, tatto, umidità) e valutano e controllano dinamicamente la direzione della crescita delle radici (Hodge, 2009; Okada, 1990, Trewavas, 2009; Wilson, 1967). Gran parte del processo decisionale delle piante può essere ascritto al sistema dell'apice radicale (Baluška, 2009): si considerino le risposte altamente sofisticate delle radici, come il gravitropismo e il tigmotropismo (Braam, 2005; Darwin, 1880) di cui si è parlato nelle pagine precedenti. L'importanza fondamentale dell'apparato radicale per la codifica dello spessore del supporto è stata decisamente rivelata in un recente studio incentrato sulle piante di pisello (Guerra et al, 2021). Un esperimento ha studiato il movimento dei viticci mentre si avvicinavano e afferravano un supporto inserito nel substrato. In un altro esperimento, lo stesso supporto è stato sollevato dal terreno per impedire al sistema radicale di rilevarlo. I risultati hanno confermato che la cinematica dei viticci dipendeva dalle informazioni sullo spessore del supporto fornito dall'apparato radicale. Quando il supporto non veniva più inserito nel

terreno, le piante continuavano a circumnutrare ma alla fine cadevano a terra. Questi risultati suggeriscono che l'apparato radicale può percepire la presenza e lo spessore di un supporto. È importante sottolineare che le informazioni specifiche percepite dalle radici influenzano la pianificazione e l'esecuzione dei movimenti di avvicinamento alla presa delle piante rampicanti. Allo stesso modo suggeriscono che gli organi fuori terra della pianta non sono in grado di codificare lo spessore del supporto senza l'input sensoriale delle radici. Alla luce di tutte queste considerazioni, lo studio effettuato da Guerra et al. (2022) si è proposto di indagare ulteriormente il contributo dell'apparato radicale alla codifica delle informazioni sullo spessore del supporto, esplorando l'interattività tra l'apparato radicale e le parti aeree di una pianta rampicante (Turner, 1986). Sono stati quindi progettati esperimenti per studiare il movimento delle piante di pisello verso supporti le cui parti fuori terra e interrate avevano spessori diversi. È stato testato un gruppo di piante i cui supporti avevano una parte sotterranea sottile e una spessa fuori terra. È stato anche testato un altro gruppo con condizioni inverse, ovvero il supporto era spesso sottoterra e sottile fuori terra. Le prove sono state effettuate anche utilizzando supporti a spessore singolo (sottili o spessi). In questo studio si è visto che le radici trasmettono "informazioni" alla pianta, la quale, di conseguenza, regola la sua crescita e il suo comportamento. I risultati suggeriscono anche che vi sia una sorta di equilibrio funzionale tra le radici e gli organi vegetali aerei, il quale si esplica attraverso un sistema di interazione fra le due parti (Turner, 1986; Aiken, 1996; Brouwer, 1963). Altri studi hanno infatti riportato che i sistemi radicali hanno effetti indiretti su tratti e attributi funzionali tra cui, ad esempio, la dimensione delle foglie e la capacità di orientare le foglie. In definitiva, quindi, sembrerebbe che il sistema radicale influenzi la regolazione della crescita e dell'attività della pianta (Aiken, 1996). In conclusione, le piante sono in grado di percepire i diversi elementi dell'ambiente e di pianificare una risposta motoria funzionale al raggiungimento di un obiettivo.

CAPITOLO 2

POST-ERROR SLOWING (PES)

Commettere errori in moltissime situazioni può essere assai devastante, pensiamo ad esempio a un autista. Se preso da un attacco di sonno i suoi riflessi diventano meno lucidi, il che può portarlo a non accorgersi per tempo che la macchina davanti a lui ha frenato di colpo. Certo questo scenario non ammette un'immediata modificazione dell'errore commesso. In un altro scenario un autista un po' inesperto può essersi sbagliato a cambiare marcia, così nel giro di qualche secondo modifica l'errore e inserisce la marcia corretta. In molte situazioni gli errori possono essere assai istruttivi e possono essere modificati nell'immediato, essi infatti possono darci dei *feedback* negativi che ci portano ad esaminare ipotesi alternative o a mantenere accettabili i nostri livelli di performance.

2.1. *Post error-slowng* (PES)

La letteratura riporta tre tipologie di aggiustamento post-errore: (i) riduzione post-errore delle interferenze (*post-error reduction of interference*, PERI; Ridderinkhof et al., 2002; King et al., 2010), che viene osservata in compiti di congruenza come il compito flanker (Eriksen & Eriksen, 1974) dove i partecipanti devono rilevare un target presentato centralmente e fiancheggiato da stimoli che possono essere associati con la risposta corretta (condizione congruente) o con la risposta non corretta (condizione incongruente). In questi compiti, si osserva che l'effetto dell'interferenza, cioè le risposte più lente e meno precise nella condizione incongruente rispetto alla condizione congruente, si riduce dopo un errore (Ridderinkhof et al., 2002); (ii) miglioramento dell'accuratezza post-errore (*post-error improvements in accuracy* - PIA) ovvero, l'osservazione che gli errori sono seguiti da un aumento della precisione (Laming, 1968; Maier, Yeung, & Steinhauser, 2011; Marco-Pallares, Camara, Munte, & Rodriguez-Fornells, 2008); (iii) rallentamento post-errore (*post-error slowing*, PES), ovvero la constatazione che le persone rispondono più lentamente in seguito ad un errore che dopo una prova corretta (Rabbitt, 1966; Debener et al., 2005; Eichele et al., 2010). Alcune evidenze affermano che il PES è indipendente dalle altre due tipologie di aggiustamento post-errore, ma due o più aggiustamenti post-errore possono avvenire in parallelo. Il PES descrive il prolungamento dei tempi di reazione (RT) in prove dove viene commesso un errore piuttosto che in prove

eseguite correttamente (Rabbitt, 1966; Laming, 1968). Il significato funzionale del PES è tuttavia ancora oggetto di dibattito (Wessel 2018, Damaso et al. 2020, Kirschner et al. 2020). Poiché il rallentamento dopo un errore è talvolta associato a un aumento dell'accuratezza, il PES viene tradizionalmente attribuito ad aggiustamenti adattivi delle politiche decisionali, favorendo uno stile di risposta più cauto per migliorare le prestazioni nella prova successiva (Rabbitt e Vyas 1970, Smith e Brewer 1995, Cavanagh et al. 2014, Siegert et al. 2014, Purcell e Kiani 2016, Steinhauser e Andersen 2019, Beatty et al. 2020). Tuttavia, diversi studi recenti hanno rivelato che il PES può verificarsi anche in modo "disadattivo", in quanto il rallentamento non porta necessariamente a un miglioramento dell'accuratezza; infatti, il PES può addirittura comportare una diminuzione dell'accuratezza decisionale (Ceccarini et al. 2019, Eben et al. 2020b, Kirschner et al. 2020, Schroder et al. 2020, Smith et al. 2020, Compton et al. 2021). Questi risultati indicano che il significato funzionale del PES può variare a seconda del contesto in cui viene osservato.

È stato proposto che PES potrebbe essere relata con i processi di controllo cognitivo associati all'errore (Ridderinkhof et al., 2004), oppure con i processi di inibizione motoria (Marco-Pallares et al., 2008), o ancora con processi riguardanti l'orientamento (orienting account; Notebaert et al., 2009). Da un lato è stato visto che PES è relata a meccanismi di controllo cognitivo, i quali sono implementati dopo la commissione di un errore (Botvinick et al., 2001), dall'altro ci sono delle evidenze riguardo al fatto che PES riflette una risposta di orientamento che segue eventi non frequenti come gli errori (Notebaert et al., 2009). Inoltre, è stato visto come processi di inibizione sono relati a PES, tale idea è supportata da studi sull'anatomia funzionale e strutturale ed esperimenti che utilizzano l'EEG (Ridderinkhof, 2002b; Marco-Pallares et al., 2008). Il PES viene spiegato principalmente da tre teorie: teoria del controllo cognitivo, dell'orientamento e dell'inibizione. Secondo la teoria del controllo cognitivo il PES è inteso come un meccanismo di controllo compensatorio che serve per migliorare la performance (Gehring and Fencsik, 2001). Nello specifico è stato proposto che PES serve per acquisire tempo per facilitare l'uso di risposte più controllate (Ridderinkhof et al., 2004). In alternativa è stato proposto che il controllo cognitivo nelle prove post-errore porta al coinvolgimento di modulazioni attenzionali top-down (MacDonald et al., 2000). Secondo la teoria del monitoraggio dei conflitti (CMT; Botvinick et al., 2001), l'effetto

PES si verifica a causa di un conflitto nella risposta associato alla commissione di errori. In effetti, gli errori possono essere interpretati come una particolare forma di risposta altamente conflittuale che si verifica quando la tendenza a fornire una risposta errata non viene superata con successo (Botvinick et al., 2001). Il CMT sostiene che il controllo cognitivo è reclutato da un meccanismo che rileva tendenze incompatibili all'azione che coesistono nel nostro sistema cognitivo. Una volta rilevato il conflitto, il processo di monitoraggio del conflitto modula l'attività della corteccia prefrontale dorsale (dPFC), chiedendo un aumento della soglia di risposta, che produce prestazioni più lente e più accurate (Chevrier & Schachar, 2010; Garavan, Ross, Murphy, Roche e Stein, 2002; Kerns et al., 2004). Dall'altra parte, Notebaert et al. (2009) hanno suggerito che il PES rifletta una risposta di orientamento a un evento inaspettato. Poiché gli errori sono generalmente rari, essi rappresentano eventi imprevedibili e salienti, pertanto la PES è indipendente dai processi di controllo cognitivo. Sulla base di questa idea, Notebaert et al. (2009) hanno confrontato la reazione agli errori con la reazione a stimoli stravaganti, anch'essi associati a eventi rari. Di solito, il rallentamento della RT può essere osservato anche dopo eventi non frequenti. Ciò potrebbe essere dovuto a una risposta di orientamento che viene suscitata da questi stimoli. Una risposta di orientamento simile potrebbe essere elicitata dagli errori e può essere osservata come PES. Notebaert et al. (2009) hanno confrontato una condizione sperimentale in cui gli errori erano relativamente rari con un'altra condizione in cui gli errori venivano commessi frequentemente e le prove corrette erano rare. Nella condizione in cui gli errori erano rari, PES è stato osservato come previsto. Tuttavia, quando le prove corrette erano rare, è stato osservato un post-error slowing. Ciò indica che il PES non riflette necessariamente solo i processi di adattamento post-errore, ma dipende anche dalla frequenza relativa degli errori. Pertanto, PES potrebbe essere una risposta di orientamento a un evento inaspettato, piuttosto che un adeguamento del controllo cognitivo guidato dall'errore. È stato anche suggerito che il PES derivi da un mancato disimpegno dall'errore (Carp e Compton, 2009) o, più in generale, da un mancato disimpegno da problemi di prestazione incluso un aumento del conflitto di risposta (Compton et al., 2011). Di solito le persone si distaccano brevemente dal compito dopo le risposte corrette. Questo è stato osservato come aumento della potenza alfa (che indica uno stato più rilassato) dopo prove corrette rispetto ai periodi successivi dove il conflitto è alto. Una potenza alfa ridotta dopo risposte errate

può riflettere un'elevata attivazione (arousal) o risposte di orientamento, ecco quindi che "orienting account" può essere supportato. Gli studi che supportano tale idea di orientamento della PES sono quelli in cui PES avviene in condizioni dove vengono commessi pochi errori. Ne è un esempio lo studio di Ullsperger e Falkenstein (2004) nel quale è stato trovato PES solo in condizioni di accuratezza; quindi, quando i partecipanti commettevano pochi errori rispetto alla condizione velocità. Fiehler et al. (2005) divisero i loro soggetti in due gruppi: al primo veniva esplicitamente detto di correggere gli errori nell'immediato, mentre al secondo non veniva detto nulla. Il secondo gruppo commetteva meno errori rispetto al primo gruppo, e solo il secondo gruppo mostrava PES. Se la PES riflettesse i processi di controllo cognitivo, quindi se servisse a migliorare il comportamento, ci si aspetterebbe che i miglioramenti nelle prestazioni post-errore (PIA) si verificassero insieme a PES. In effetti, ci sono diversi studi che riportano sia PES che PIA (Laming, 1968, 1979; Marco-Pallares et al., 2008; Danielmeier et al., 2011), ma ci sono anche studi che riportano PES insieme a un decremento dell'accuratezza nelle prove post-errore (Rabbitt and Rodgers, 1977; Fiehler et al., 2005). Tuttavia, anche se PES e PIA vengono mostrati all'interno dello stesso esperimento, ciò non implica necessariamente una correlazione tra entrambi i fattori (Carp e Compton, 2009), ovvero i partecipanti con un grande effetto PES non sono necessariamente gli stessi partecipanti che mostrano un grande tasso di miglioramento post-errore. Il fatto che PES non vada necessariamente di pari passo con un successivo miglioramento delle prestazioni sembra scontrarsi con l'idea che PES abbia un ruolo diretto nel migliorare l'accuratezza. Inoltre, PERI, che si presume rifletta aggiustamenti strategici in risposta agli errori, risultato di processi di controllo cognitivo, non è correlato con PES (King et al., 2010). Una possibilità potrebbe essere che PES e processi di controllo cognitivo a volte si verificano insieme in un periodo di tempo simile, ma che questi processi siano più o meno indipendenti. Danielmeier e Ullsperger (2011) suggeriscono che PES potrebbe avere un effetto permissivo sulle modulazioni top-down. Tuttavia, se PES rappresentasse una generica risposta di orientamento in relazione ad eventi inaspettati, ci si dovrebbe aspettare una risposta simile anche dopo un errore e dopo un errato feedback inaspettato (es. segnalare a un soggetto un errore nonostante la risposta sia corretta), ma in tre studi è stato mostrato come i soggetti rallentano solo dopo errori autocommessi e non dopo errori indotti dall'esterno (De Bruijn et al., 2004b; Logan and Crump, 2010; Steinhauser

and Kiesel, 2011). Ciò suggerisce che, nonostante si verifichi un rallentamento in relazione a eventi inaspettati, un evento esterno inaspettato non è sempre sufficiente per evocare PES.

Secondo la teoria dell'inibizione quando si commette un errore i sistemi di controllo intervengono aumentando la soppressione selettiva nei trial successivi all'errore (Ridderinkhof, 2002). Il PES sarebbe quindi legato ad una inibizione motoria o equivalentemente ad un innalzamento della soglia della risposta (Marco-Pallares, Camara, Muñte, & Rodríguez-Fornells, 2008; Ridderinkhof, 2002). Di conseguenza, l'attivazione motoria raggiungerà la soglia di risposta più tardi, portando a RT più lunghi, ma anche a una maggiore precisione nelle prove a seguito di una risposta errata. Il CMT e l'account inibitorio condividono l'idea che il sistema motorio è influenzato (cioè inibito) dalla commissione di errore. È da notare che tale ipotesi è stata per lo più testata in contesti non ecologici, ovvero mediante compiti in cui era richiesto di premere dei pulsanti. Poiché la maggior parte dei movimenti eseguiti nella vita di tutti i giorni sono più lenti rispetto alle prove di laboratorio, Ceccarini e Castiello (2018a) hanno condotto delle ricerche su PES in contesti più ecologici, utilizzando ad esempio compiti di raggiungimento e prensione di oggetti (Jeannerod, 1981). La componente associata al raggiungimento si riferisce allo spostamento della mano verso il bersaglio, mentre la componente associata alla prensione consiste nella progressiva apertura della mano seguita da una graduale chiusura della stessa in modo da farla coincidere con le dimensioni dell'oggetto. Nello specifico, ai partecipanti è stato chiesto di allungare la mano e afferrare una palla d'acciaio, senza urtare il supporto su cui si trovava la palla. Per svolgere correttamente questo compito, i partecipanti hanno dovuto trasportare con cura la mano vicino al bersaglio e chiudere accuratamente le dita sulla palla. Oltre agli RT, è stata eseguita l'analisi cinematica per esplorare l'organizzazione del movimento dopo un errore. I risultati hanno mostrato che la reattività all'errore influenza considerevolmente la componente associata alla prensione, mentre il movimento di raggiungimento non sembrava essere influenzato da PES. Questi risultati hanno suggerito che la reattività all'errore è un processo flessibile i cui effetti sul comportamento dipendono anche dalle componenti motorie coinvolte in un'azione diretta a un obiettivo.

2.2. Movimento di raggiungimento e prensione nel PES

Il movimento di raggiungimento e prensione è caratterizzato da una componente di raggiungimento che riguarda il movimento della mano verso il bersaglio e da una componente di presa che consiste in una progressiva apertura della mano, seguita da una chiusura graduale dell'impugnatura fino a farla coincidere con le dimensioni dell'oggetto (Castiello, 2005; Grafton, 2010; Jeannerod, 1981). Nella vita quotidiana, tuttavia, l'esecuzione di un compito non sempre funziona senza intoppi e le persone possono anche non riuscire a eseguire un movimento di raggiungimento, il che pone la domanda: come e in che misura l'incapacità di afferrare un oggetto influenza il movimento successivo?

In questo recente studio di Ceccarini e Castiello (2018) sono state indagate le conseguenze degli errori generati dal soggetto in un contesto in cui le azioni sono dirette verso un obiettivo. Per fare ciò gli autori hanno studiato gli effetti di reattività all'errore sia sul movimento di raggiungimento che di prensione. La preparazione del movimento include i processi sensoriali e percettivi rilevanti che precedono l'inizio del movimento (Haith, Pakpoor e Krakauer, 2016) ed è stata valutata attraverso la misurazione di RT (Wong, Haith e Krakauer, 2015). Invece, l'esecuzione del movimento è stata valutata tramite l'analisi cinematica. Un ulteriore scopo del presente studio era quello di verificare se la reattività all'errore ha un impatto diverso sulle componenti di prensione e raggiungimento o se produce un rallentamento aspecifico dell'intera esecuzione del movimento (esperimento 2). Nel primo esperimento i partecipanti erano testati individualmente in una stanza ben illuminata, ed erano seduti su una sedia regolabile in altezza in modo che il torace premesse delicatamente contro il bordo anteriore del tavolo, mentre i piedi erano sostenuti. I movimenti della testa erano stati limitati dall'uso di un poggiatesta per mantenere la distanza dal bersaglio costante. L'oggetto bersaglio era costituito da una sfera d'acciaio posizionata su un supporto di legno. I partecipanti dovevano allungare la mano e afferrare la sfera d'acciaio con precisione, sollevarla e depositarla in un contenitore. L'obiettivo era quello di eseguire il movimento il più velocemente e accuratamente possibile. Nel secondo esperimento erano presenti due condizioni in cui i partecipanti dovevano attuare un movimento di raggiungimento e prensione e uno di solo raggiungimento. La prima condizione era uguale a quella del primo esperimento. Nella seconda invece era richiesto ai partecipanti di allungare la mano e toccare il supporto di legno con il pugno, senza rovesciarlo.

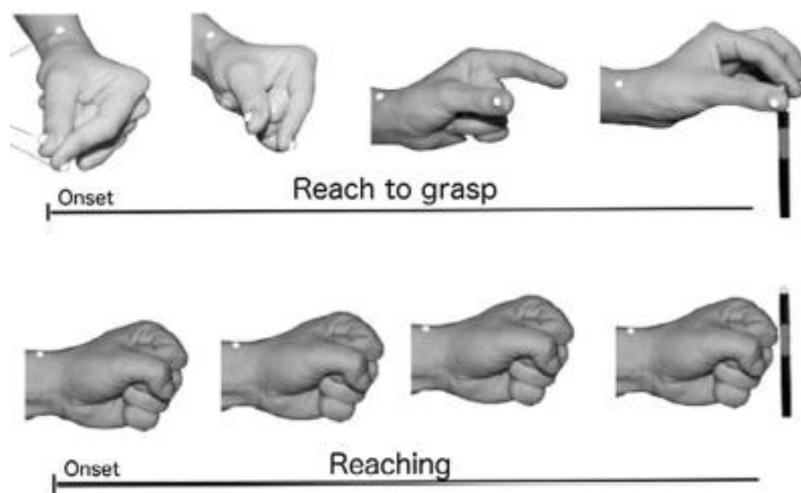


Figura 8: In alto all'immagine si può vedere il movimento di raggiungimento (allungamento) e prensione svolto dalla mano per afferrare una sfera d'acciaio posta su un'asticella di legno. In basso si vede il movimento di raggiungimento dell'asticella, senza la fase di prensione.

In questo esperimento, l'accuratezza della componente di raggiungimento non è stata studiata solo in termini di tassi di errore, ma anche in termini di organizzazione dei sottomovimenti e di variabilità dell'endpoint. Più il movimento primario era impreciso, più erano necessari sottomovimenti secondari per regolare il movimento di raggiungimento (e viceversa) (regolazione dell'accuratezza del movimento, ad esempio, Houk et al., 2007; Novak, Miller e Houk, 2002). La variabilità dell'endpoint nel movimento di raggiungimento, che misura la variabilità assunta dalla posizione del polso alla fine del movimento di raggiungimento (Eliasson, Rösblad, & Forssberg, 2004; Gordon, Ghilardi, Cooper, & Ghez, 1994), riflette la precisione nel raggiungimento degli estremi. In particolare, se i partecipanti avessero incrementato il range della distribuzione del movimento dell'endpoint, ciò sarebbe stato indice di una minor accuratezza dei loro movimenti. I risultati di tale studio hanno dimostrato che i processi di reattività all'errore sono rilevabili durante l'esecuzione motoria, ma non in modo generalizzato. Il raggiungimento sembra essere impermeabile agli effetti PES. Quando il compito è quello di raggiungere e afferrare il bersaglio, tuttavia, gli effetti del PES influenzano in modo mirato gli aspetti temporali della parametrizzazione cinematica della componente di prensione. È stato perciò osservato che un'azione viene eseguita più lentamente a seguito di un errore in un movimento precedente piuttosto che a seguito di un movimento eseguito

correttamente. Per i partecipanti, il rallentamento post-errore sembrava essere principalmente il risultato di un aumento nel controllo strategico nell'ordine di prevenire errori futuri. Tuttavia, gli autori non escludono una componente di distrazione attenzionale non funzionale risultante da una risposta di orientamento in risposta all'errore. Un altro aspetto importante che emerge dallo studio è che la componente di raggiungimento è immune agli aggiustamenti post errore.

In un altro studio di Ceccarini e collaboratori (2019) è stato indagato l'effetto degli errori nella preparazione ed esecuzione di un movimento di raggiungimento e prensione. Oltre ai tempi di reazione (RT), è stato misurato il potenziale motorio (MEP), per esplorare l'influenza degli errori sull'eccitabilità corticospinale (CS), ed è stata applicata l'analisi cinematica per esaminare la riorganizzazione sottostante il movimento a seguito di un errore. I risultati di tale studio hanno mostrato che i MEP tendono a ridursi dopo il mancato raggiungimento e prensione di un oggetto. Inoltre, oltre agli RT, è stato riscontrato che la reattività all'errore influenza strategicamente la componente di prensione nell'azione, mentre la componente di raggiungimento sembra essere impermeabile a PES. Questi risultati dimostrano che la reattività all'errore è un fenomeno empirico forte, che si diffonde nel sistema motorio sia a livello di preparazione che di esecuzione del movimento, anche quando sono utilizzati compiti validati ecologicamente.

Ad oggi, non vi sono prove della presenza del fenomeno PES nel regno vegetale. Come descritto nel Capitolo 1 della presente tesi, le piante rampicanti sono in grado di percepire la presenza di elementi nell'ambiente circostante (i.e., potenziale supporto) e di pianificare ed eseguire un movimento di raggiungimento e preprensione utile al soddisfacimento dei propri bisogni (Castiello, 2020; Ceccarini, 2020, 2021; Guerra, 2019, 2021; 2022). Inoltre, le piante rampicanti sono in grado di distinguere se il supporto è afferrabile o meno e, soprattutto, programmano una cinematica diversa a seconda dello spessore del supporto e della difficoltà del compito (Guerra et al., 2019). Questo aspetto è particolarmente importante perché significa che estraggono le proprietà "afferrabili" dello stimolo per determinare come impegnare i moduli motori per produrre output comportamentali adeguati. Inoltre, le piante beneficiano anche di complessi meccanismi di accuratezza motoria che permettono loro di aggiustare la propria velocità di movimento in base alla difficoltà del compito da eseguire (e.g., afferrare uno stimolo grande o piccolo) al fine di eseguire un movimento più accurato evitando di compiere errori nella

fase di aggrappo al supporto (Ceccarini et al., 2020 a;b). Dato che l'accuratezza del movimento ha un'importanza adattativa cruciale per le piante rampicanti e influenza le loro possibilità di sopravvivenza a lungo termine, la presente tesi ha lo scopo di indagare se le piante rampicanti presentano il fenomeno del PES, ovvero un aumento strategico della cautela nella risposta finalizzato a prevenire il verificarsi di nuovi errori.

CAPITOLO 3

LA MIA RICERCA: IL *POST-ERROR SLOWING* NELLE PIANTE

Recenti studi hanno dimostrato che le piante di pisello (*Pisum sativum* L.) sono in grado di percepire la presenza di stimoli ambientali (e.g., un potenziale supporto) e di modulare la cinematica del proprio movimento di raggiungimento ed aggrappo in termini di velocità e di apertura dei propri cirri in base alla grandezza dello stimolo percepito e alla difficoltà del compito (Ceccarini et al., 2020a;b; Guerra et al., 2019;2021;2022). In particolare, il movimento dei cirri delle piante di pisello (*Pisum sativum* L.) è più veloce e la loro massima apertura (i.e., la massima distanza fra le estremità dei citti) è maggiore per stimoli piccoli che per stimoli grandi. Infine, il picco di massima velocità e di massima apertura dei cirri viene raggiunto prima per stimoli grandi che per quelli più piccoli. Tali risultati hanno quindi evidenziato che le piante di pisello (*Pisum sativum* L.) sono in grado di percepire gli stimoli ambientali, le caratteristiche di questi ultimi e di modulare il proprio movimento in base alle diverse proprietà degli stimoli al fine di soddisfare un proprio bisogno. Inoltre, recenti studi hanno dimostrato che le piante beneficiano di complessi meccanismi di accuratezza motoria. Infatti, le piante sono in grado di elaborare le proprietà del supporto prima del contatto e, analogamente alle specie animali, modulano strategicamente la velocità di movimento e la produzione di movimenti secondari quando il compito richiede maggiore precisione ed accuratezza (Ceccarini et al., 2020, 2021). Questi risultati supportano l'idea che il movimento delle piante non sia una semplice risposta automatica ai vari stimoli ambientali, ma che sia invece pianificato e controllato. Tuttavia, quale è il ruolo e l'effetto dell'errore nella preparazione e esecuzione di un movimento nelle piante? In altre parole, il mancato aggrappo da parte dei palchi di foglie sviluppati prima del palco di foglie che si aggrappa a un potenziale supporto ha un effetto sulla cinematica del movimento dei cirri della foglia che si ancora al sostegno? Lo scopo della presente ricerca è quello di indagare l'effetto dell'errore (i.e., il mancato aggrappo allo stimolo) nella preparazione ed esecuzione del movimento di raggiungimento ed aggrappo ad un potenziale supporto nelle piante. A tal fine, il movimento dei cirri in diversi palchi di foglie, ovvero nel palco di foglie che si aggrappa

allo stimolo e nei due palchi di foglie precedenti, è stato analizzato mediante l'analisi cinematica tridimensionale (3D) del movimento.

3.1. Materiali e Metodi

3.1.1. Soggetti

Per l'esperimento sono state utilizzate 5 piante di pisello (*Pisum sativum* L. var. saccharatum cv Carouby de Maussane; tabella 1).

Tabella 1. Informazioni relative alle piante analizzate.

Stimolo	Stimolo piccolo
N°	5
Distanza	12 cm
Germogliazione	5 d (0.2 ± ; 4 - 7 Range)
Età	14 d (1.6 ±; 10 -16 Range)

Nota. La distanza dallo stimolo è stata misurata in centimetri, mentre la durata della germinazione e l'età del germoglio sono riportate in giorni.

3.1.2. Stimoli sperimentali

Lo stimolo sperimentale utilizzato era un supporto di legno di altezza 60 cm e diametro 1.22 cm. Lo stimolo sperimentale veniva posizionato davanti alla pianta ad una distanza di 12 cm dal primo palco di foglie (Figura 9).

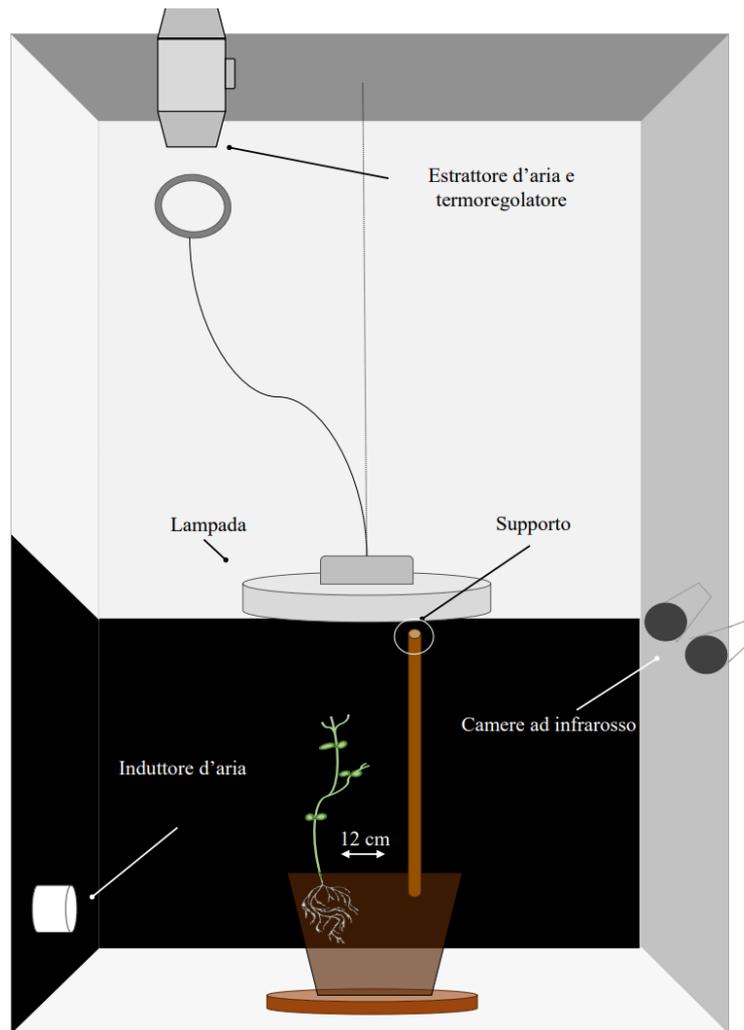


Figura 9. Rappresentazione grafica dell'assetto sperimentale. Rappresentazione grafica della condizione sperimentale in cui le piante di pisello sono germogliate e cresciute in presenza di un supporto di altezza 60 cm e di diametro 1.22 cm. Il supporto davanti alla pianta ad una distanza di 12 cm dal primo palco di foglie.

3.1.3. Condizioni di germinazione e crescita delle piante

I semi sono stati piantati in vasi cilindrici di 20 cm di diametro e 20 cm di altezza, riempiti con sabbia silicea di fiume (tipo 16SS, dimensione 0.8/1.2 mm, peso 1.4), fertilizzata con una soluzione nutritiva a mezza forza (soluzione di micronutrienti di sale basale Murashige e Skoog; 10x, liquido, coltura cellulare vegetale testata; SIGMA Life Science). Ogni vaso conteneva un solo seme, piantato alla distanza di 6 cm dal bordo del vaso e ad una profondità di 2.5 cm, ed era dotato di un sottovaso in cui venivano versati, a bisogno, fino a 500 ml di acqua tre volte a settimana. 37 Ciascun vaso è stato posto in una camera

di crescita (Cultibox SG combi 80x80x160 cm) per garantire che la germinazione e la crescita delle piante avvenissero in condizioni controllate. La temperatura interna alle camere di crescita è stata fissata a 26°C grazie ad un sistema di ventole, una estrattrice dotata di un termoregolatore (TT125; 125 mm-diametro; max 280 MC/H prese d'aria) ed una atta ad importare nuova aria all'interno della camera; la combinazione delle due ventole, che erano poste in modo da non interferire con il naturale movimento delle piante, permetteva una permanenza media dell'aria di 60 secondi all'interno della camera, creandone un costante riciclo. In ogni camera di crescita, inoltre, le piante erano sottoposte a un fotoperiodo di 11.25 ore (dalle 5.45 del mattino alle 5 di sera), grazie all'uso di una lampada a led di colore bianco freddo (illuminazione a LED innovativa V-TAC, VT-911-100W, Des Moines, IA, USA) posta esattamente sopra ad ogni seme, ad una distanza di 50 cm. La densità del flusso fotosintetico dei fotoni a 50 cm sotto la lampada, in corrispondenza del seme, era di 350 $\mu\text{molPh/m}^2\text{s}$ (sensore quantistico LI-190R, Lincoln, Nebraska USA). Il rivestimento interno delle camere di crescita (Reflective Mylar®), infine, permetteva una migliore e più uniforme distribuzione della luce.

3.2. Registrazione video e analisi del movimento delle piante

In ogni camera di crescita sono state poste due telecamere ad infrarossi (i.e., IP 2.1 Mpx varifocale da esterno IR 1080P), ad una distanza di 45 cm una dall'altra e a 110 cm da terra, al fine di registrare le immagini del movimento della pianta durante la crescita. Ogni telecamera era connessa, tramite cavo Ethernet, a un router wireless a 10 porte (i.e., D-link Dsr-250n), connesso via WI-FI ad un computer in cui l'acquisizione e il salvataggio delle immagini erano controllate dal software CamRecorder (Ab.Acus s.r.l., Milano, Italia). I parametri di distorsione intrinseci, estrinseci e della lente di ogni telecamera sono stati stimati utilizzando l'applicazione Camera Calibrator di Matlab. Per l'estrazione dei parametri relativi ad ogni singola telecamera è stata utilizzata una speciale griglia di calibrazione a scacchiera. 38 Nel protocollo sperimentale di questo esperimento, le due telecamere di ogni camera di crescita sono state impostate per scattare, in sincronia, una foto della pianta ogni 3 minuti (frequenza 0.0056 Hz). In seguito, un software (Ab.Acus s.r.l., Milano, Italia), costruito ad-hoc su Matlab, è stato utilizzato per posizionare nelle

foto ottenute dei marcatori in specifici punti anatomici della pianta (illustrati a breve), tracciarne la posizione foto dopo foto, e ricostruirne una traiettoria 3D.

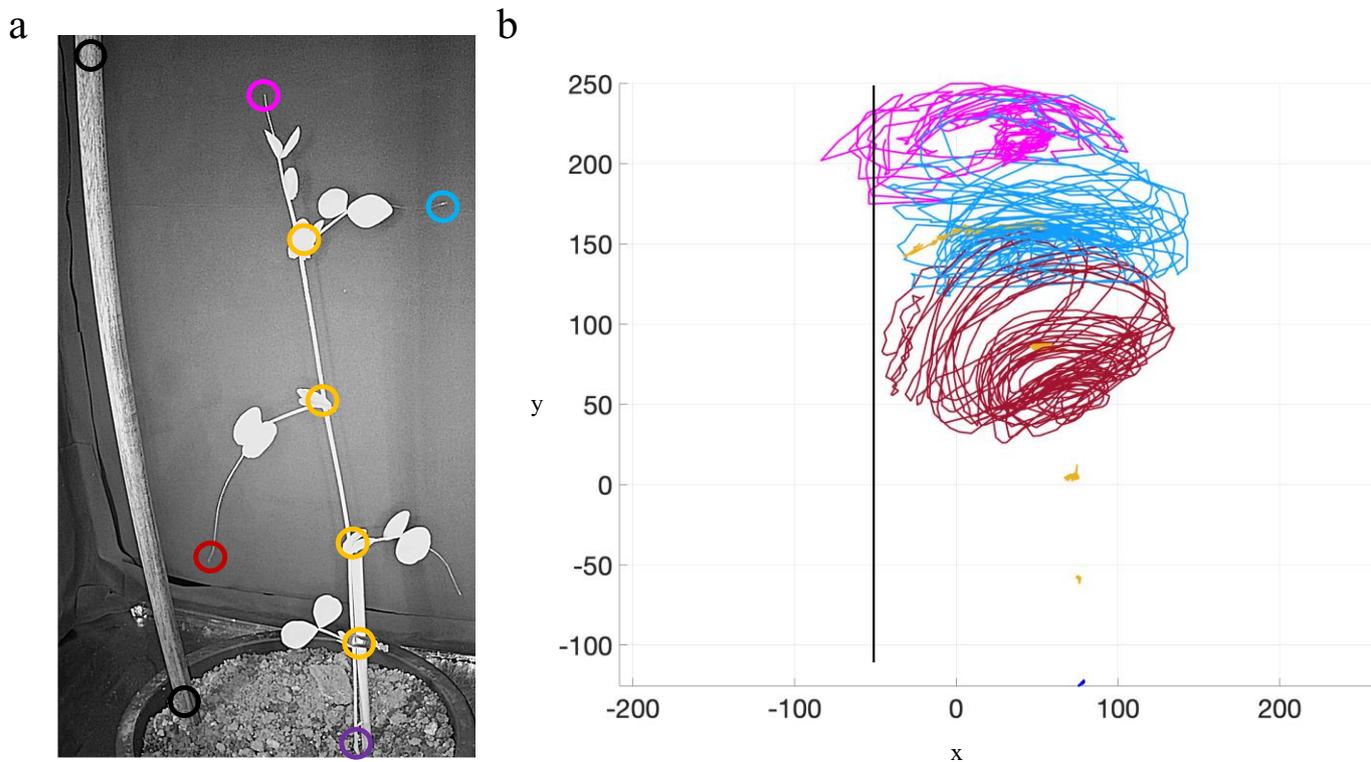


Figura 10. (a) Rappresentazione grafica del posizionamento dei marker sui punti di interesse della pianta i quali sono: lo stimolo (nero), il punto di origine della pianta (viola), il secondo palco di foglia e gli internodi (giallo) e la punta dei cirri (rosso, azzurro e fucsia). I colori dei markers corrispondono ai colori con cui vengono rappresentate nel pannello (b) le traiettorie di spostamento nello spazio e nel tempo dei vari punti considerati. **(b)** Rappresentazione grafica delle traiettorie dei vari punti considerati nella condizione in cui lo stimolo. Il movimento di circumnutazione è particolarmente nei cirri (linee rosse, azzurre e fucsia). L'asse x si riferisce all'asse sagittale in mm e l'asse y all'asse verticale in mm.

L'inizio del movimento è stato definito come il momento in cui i cirri della foglia analizzata erano sviluppati e chiaramente visibili all'osservatore, mentre la fine del movimento come il momento in cui i cirri raggiungevano e si aggrappavano allo stimolo sperimentale (i.e., foglia che si aggrappa – G). Per i palchi di foglie precedenti alla foglia che non si sono aggrappati allo stimolo (i.e., foglia che non si aggrappa – E1; E2) la fine del movimento è stata definita come il momento in cui i cirri smettevano di produrre il proprio movimento di circumnutazione. I punti anatomici in cui sono stati posti i marcatori erano i cirri. Per avere dei punti di riferimento, inoltre, altri marcatori sono stati posti nei punti fermi di ogni immagine, ossia agli estremi dello stimolo, alla base della

pianta e in corrispondenza della seconda foglia e l'internodo (i.e., il palco di foglie sottostante la foglia analizzata; Figura 10a). La procedura di tracking delle immagini acquisite da ogni telecamera è stata eseguita inizialmente in modo automatico seguendo la sequenza di movimento della pianta utilizzando l'algoritmo Kanade-Lucas-Tomasi (KLT). In seguito, lo sperimentatore ha riguardato la sequenza immagine dopo immagine, controllando la posizione dei marcatori e correggendo gli eventuali errori. La traiettoria 3D di ogni marcatore è infine stata calcolata triangolando le traiettorie 2D ottenute dalle due telecamere (figura 10,a,b).

3.3. Analisi statistica

Nella presente tesi sono stati indagati i pattern cinematici del profilo di velocità e circumnutazione dei cirri nelle piante di pisello in tre palchi di foglie, ovvero nel palco di foglie che si è aggrappato allo stimolo (i.e., G) e nei due palchi di foglie precedenti, che non si sono aggrappati allo stimolo (i.e., E1 e E2).

Le variabili dipendenti indagate per il profilo di velocità sono: (i) le traiettorie spaziali dei punti considerati, (ii) il tempo di movimento, (iii) la velocità media e (iv) massima dei cirri ed (v) il tempo in cui la massima velocità dei cirri veniva raggiunta. Per il profilo delle circumnutazioni: (vi) la massima durata delle circumnutazioni (min), (vii) la velocità massima delle circumnutazioni (mm/min), (viii) la massima velocità (mm/min) ed (ix) accelerazione (mm/min) nella parte finale del movimento, (x) il numero totale di cambiamenti nella direzione della circumnutazione e (xi) il numero totale di circumnutazioni.

L'assunzione di normalità della distribuzione campionaria è stata calcolata mediante il test di Shapiro-Wilk per ogni variabile considerata. Essendo i dati non distribuiti normalmente ($p < 0.05$) è stato usato il test di Kruskal-Wallis, un'alternativa non parametrica al test ANOVA a una via, per analizzare i dati. La grandezza dell'effetto (η^2) è stata calcolata mediante la seguente formula e $\eta^2 [H] = (H - k + 1)/(n - k)$; dove H è il valore ottenuto nel test di Kruskal-Wallis; k è il numero di gruppi; n è il numero totale di osservazioni (Tomczak e Tomczak, 2014). I valori di interpretazione sono: 0,01 - < 0,06 (effetto piccolo), 0,06 - < 0,14 (effetto moderato) e $\geq 0,14$ (effetto grande). In presenza di valori significativi al test di Kruskal-Wallis sono stati calcolati i confronti a coppie tra i livelli dei gruppi con correzioni per i test multipli e per identificare quali gruppi sono

diversi mediante il test di Wilcoxon. Il livello di significatività è stato fissato a $p < 0,05$. Le analisi statistiche, infine, sono state eseguite utilizzando il programma R (R Core Team, 2013).

3.4. Risultati

3.4.1. Risultati qualitativi

Tutti gli organi delle piante (i.e., l'apice, il nodo sottostante il palco di foglie analizzato e i cirri) hanno manifestato un movimento rotatorio di crescita, il quale inizialmente era diretto prevalentemente verso la fonte di luce. Inoltre, tale movimento rotatorio aveva lo scopo di ricercare nell'ambiente un potenziale supporto a cui potersi aggrappare. I risultati qualitativi hanno evidenziato che le piante di pisello sono in grado di percepire la presenza di uno stimolo nell'ambiente e una volta identificato e localizzato di modificare la propria traiettoria di movimento al fine di poterlo raggiungere ed afferrare.

3.4.2. Risultati cinematici

1) Profilo di velocità dei cirri

Tempo di movimento (min)

La differenza nella durata del movimento fra i tre palchi di foglie è risultata significativa [Mdn: E1=2598; E2=2793; G=1431; $H(2) = 29.6$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.657$; Figura 11].

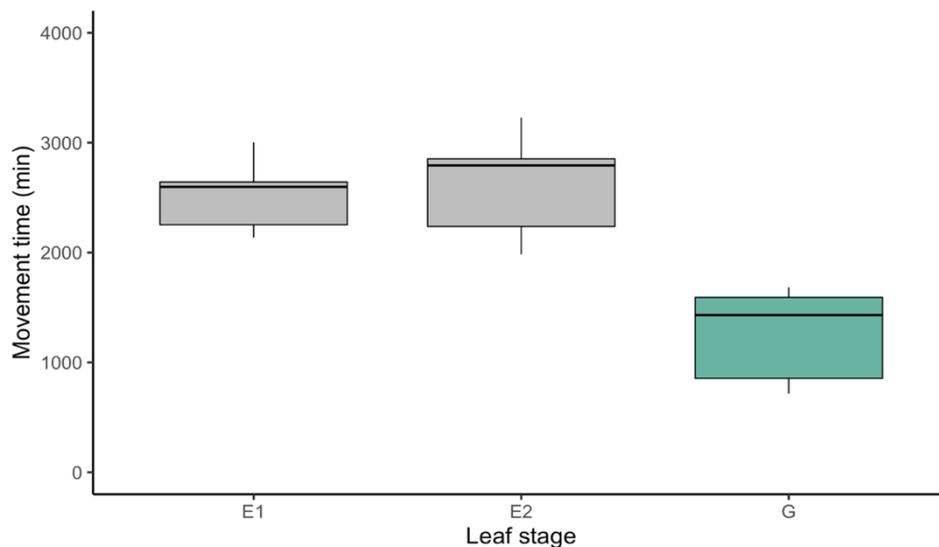


Figura 11. Rappresentazione grafica delle differenze nella durata del movimento dei cirri tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nella durata del movimento fra la foglia che si aggrappa e i due palchi di foglie precedenti che non si sono aggrappati (G-E1: $W=225$; $p < 0.001$; G-E2: $W=225$; $p < 0.001$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 99$; $p=1$).

Velocità massima dei cirri (mm/min)

La differenza nella velocità massima dei cirri fra i tre palchi di foglie è risultata significativa [*Mdn*: E1=8.18; E2=8.24; G=10.1; $H(2) = 7.01$; $p=0.030$; $\eta^2 = 0.119$; Figura 12].

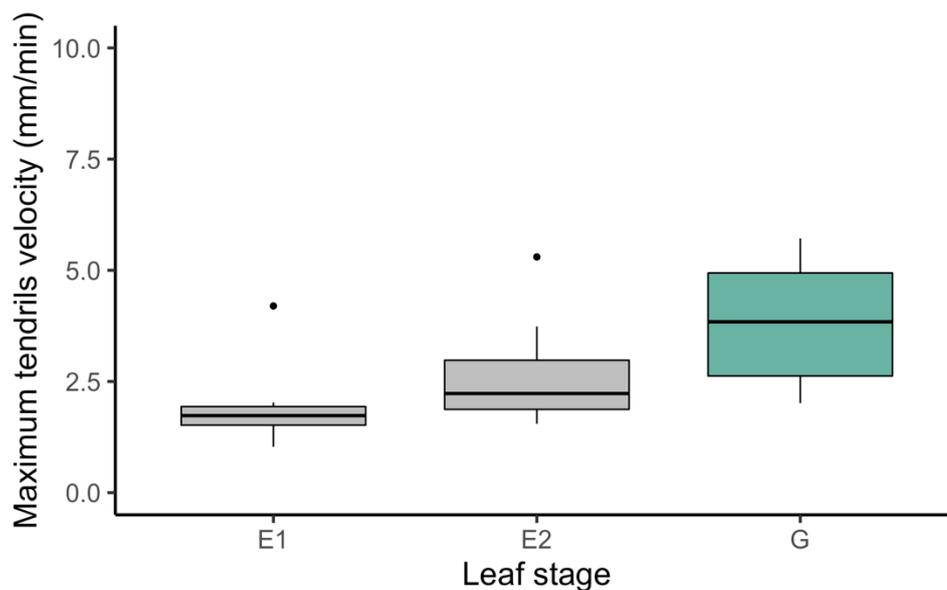


Figura 12. Rappresentazione grafica delle differenze nella velocità massima dei cirri tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nella velocità massima dei cirri fra la foglia che si aggrappa e i due palchi di foglie precedenti che non si sono aggrappati (G-E1: $W=17$; $p = 0.026$; G-E2: $W=26$; $p = 0.023$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 44$; $p=1$).

Velocità media dei cirri (mm/min)

La differenza nella velocità media dei cirri fra i tre palchi di foglie è significativa [*Mdn*: E1=1.73; E2=2.23; G=3.84; $H(2) = 11.1$; $p=0.003$; $\eta^2 = 0.217$; Figura 13].

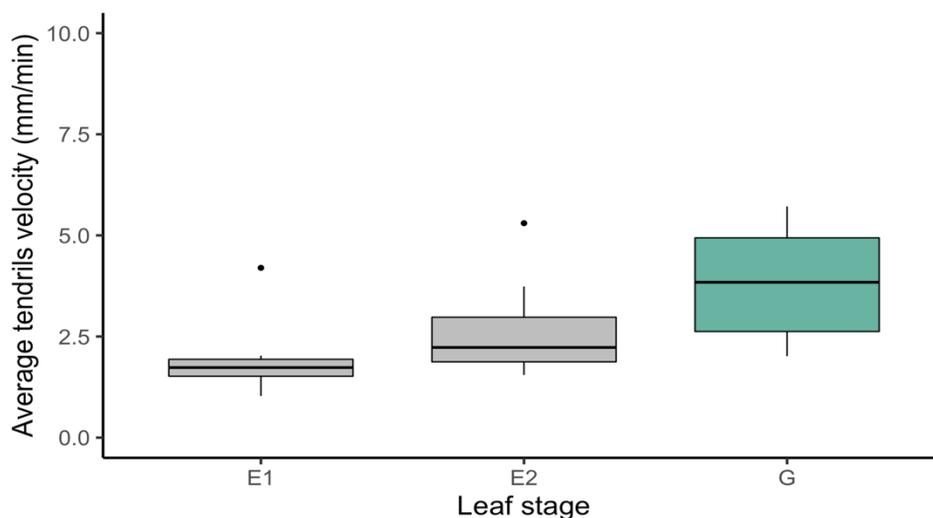


Figura 13. Rappresentazione grafica delle differenze nella velocità media dei cirri tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nella velocità media dei cirri fra la foglia che si aggrappa e il primo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E1: $W=7$; $p < 0.004$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 25$; $p=0.387$) e fra la foglia aggrappata e il secondo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E2: $W=25$; $p = 0.387$).

Picco di massima velocità dei cirri (%)

La differenza nel picco di massima velocità dei cirri fra i tre palchi di foglie non è risultata significativa [*Mdn*: E1=61; E2=72.3; G=79.9; $H(2) = 5.98$; $p= 0.05$; $\eta^2 = 0.09$; Figura 14].

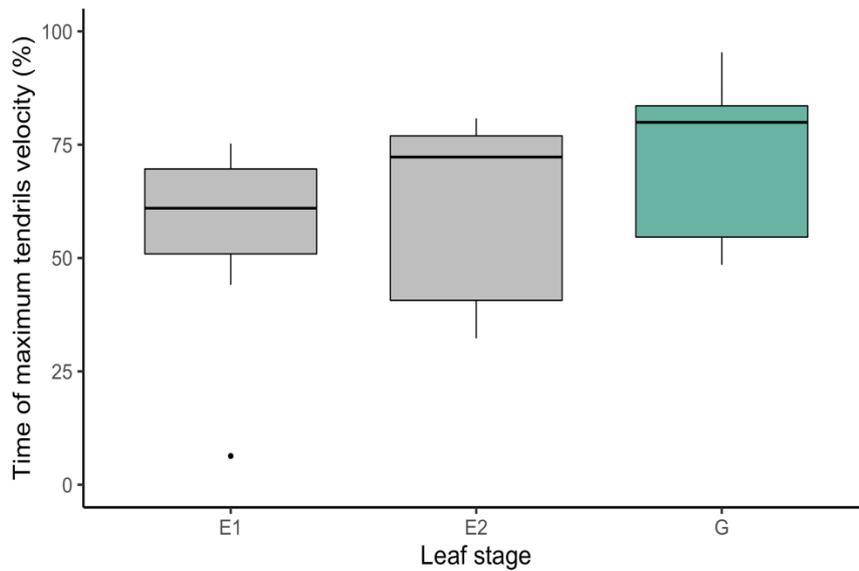


Figura 14. Rappresentazione grafica delle differenze nel picco di massima velocità dei cirri tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

2) Profilo di circumnutazione dei cirri

Durata massima della circumnutazione (min)

La differenza nella durata massima del movimento delle circumnutazioni fra i tre palchi di foglie è risultata significativa [$Mdn: E1=118; E2=129; G=97.5; H(2) = 7.48; p= 0.0237; \eta^2 = 0.130$; Figure 15].

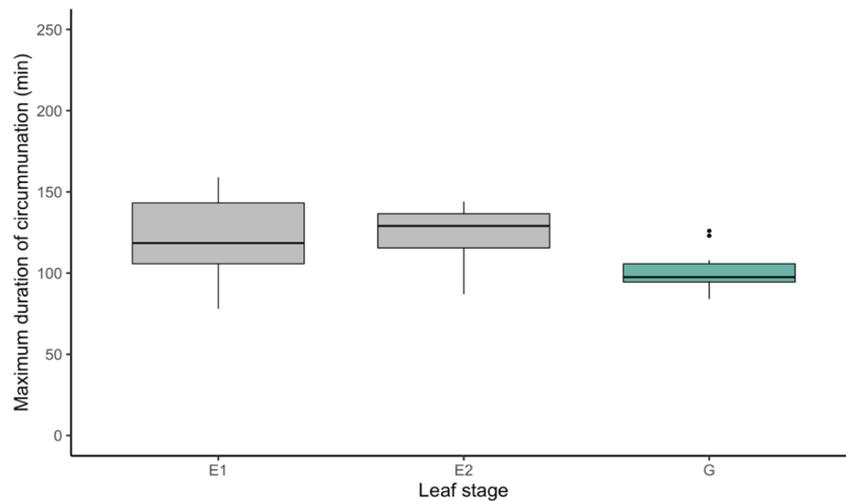


Figura 15. Rappresentazione grafica delle differenze nella durata massima delle circumnutazioni tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nella durata massima delle circumnutazioni fra la foglia che si aggrappa ed il secondo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E2: $W=108$; $p < 0.031$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W=42.5$; $p=1$) e fra il primo palco di foglie e la foglia che si è aggrappata (G-E1: $W=73$; $p=0.173$).

Velocità massima della circumnutazione (mm/min)

La differenza nella massima velocità del movimento delle circumnutazioni fra i tre palchi di foglie non è risultata significativa [Mdn : E1=3.22; E2=3.54; G=3.87; $H(2) = 2.06$; $p=0.356$; $\eta^2 = 0.001$; Figura 16].

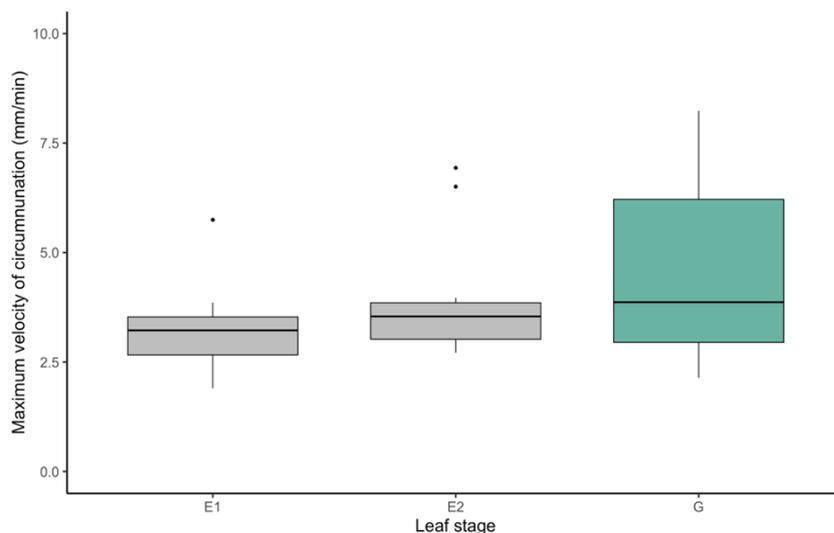


Figura 16. Rappresentazione grafica delle differenze nella massima velocità delle circumnutazioni tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

Massima velocità di circumnutazione alla fine del movimento (mm/min)

La differenza nella massima velocità di circumnutazione alla fine del movimento fra i tre palchi di foglie è significativa [Mdn : E1=6; E2=16; G=2.5; $H(2) = 10.3$; $p=0.006$; $\eta^2 = 0.199$; Figura 17].

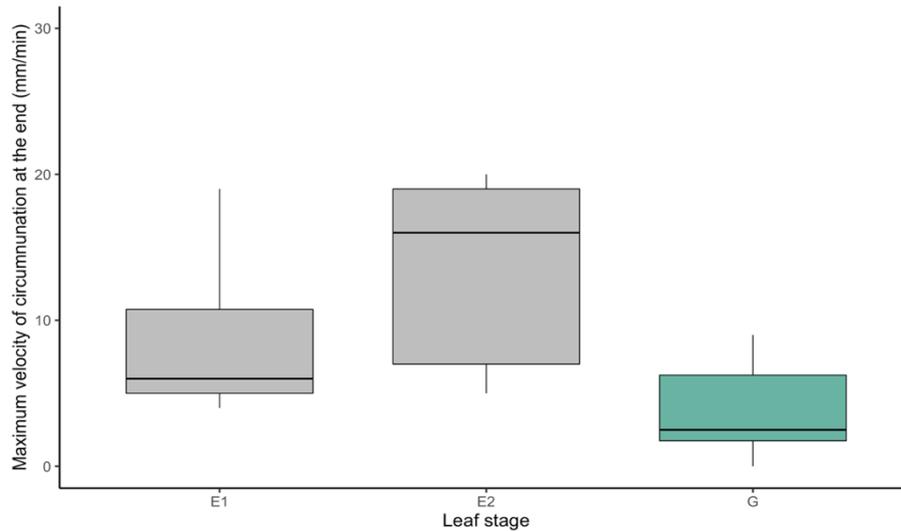


Figura 17. Rappresentazione grafica delle differenze nella massima velocità delle circumnutazioni al termine del movimento tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nella massima velocità delle circumnutazioni alla fine del movimento fra la foglia che si aggrappa ed il secondo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E2: $W=116$; $p = 0.007$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 28$; $p= 0.582$) e fra il primo palco di foglie e la foglia che si è aggrappata (G-E1: $W= 71$; $p= 0.242$).

Massima accelerazione di circumnutazione alla fine del movimento (mm/min)

La differenza nella massima accelerazione delle circumnutazioni alla fine del movimento fra i tre palchi di foglie è significativa [Mdn : E1=11; E2=10; G=2.5; $H(2) = 10.6$; $p= 0.005$; $\eta^2 = 0.206$; Figura 18].

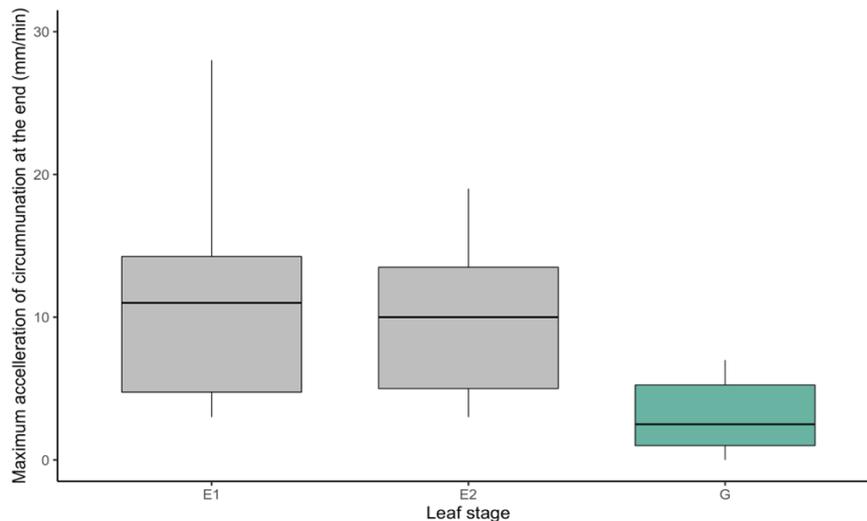


Figura 18. Rappresentazione grafica delle differenze nella massima accelerazione delle circumnutazioni alla fine del movimento tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nella massima accelerazione delle circumnutazioni alla fine del movimento fra la foglia che si aggrappa ed il primo palco di foglie (G-E1: $W= 81.5$; $p= 0.032$) ed il secondo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E2: $W=112$; $p < 0.013$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 44$; $p= 1$)

Numero totale di circumnutazioni

La differenza nel numero totale di circumnutazioni fra i tre palchi di foglie è significativa [Mdn : E1=32; E2=34; G=13.5; $H(2) = 20.7$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.44$; Figura 19].

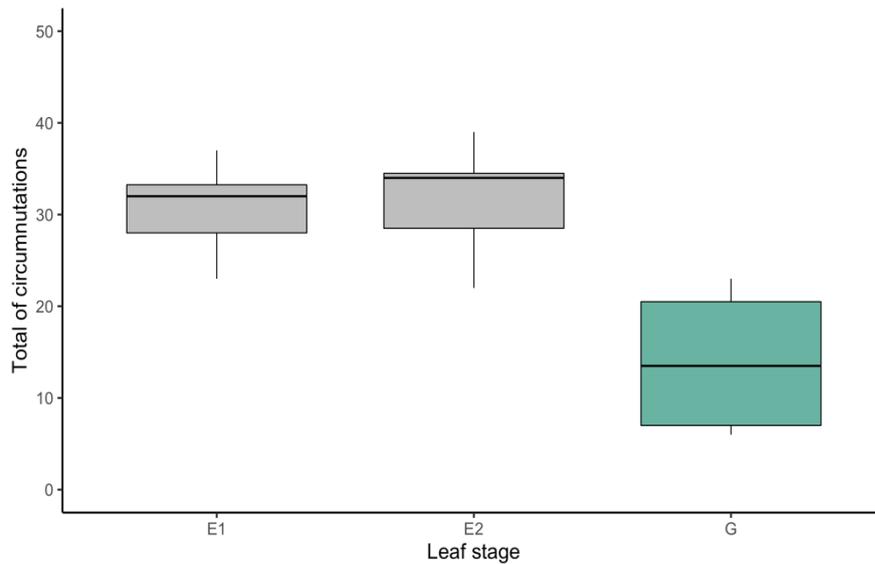


Figura 19. Rappresentazione grafica delle differenze nel numero totale di circumnutazioni tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nel numero totale di circumnutazioni fra la foglia che si aggrappa ed il primo palco di foglie (G-E1: $W= 95.5$; $p<0.001$) ed il secondo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E2: $W=130$; $p < 0.001$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 33$; $p= 1$)

Numero totale di cambiamenti nella direzione della circumnutazione

La differenza nel numero totale di cambiamenti nella direzione delle circumnutazioni fra i tre palchi di foglie è significativa [Mdn : E1=9; E2=5 G=4; $H(2) = 8.58$; $p= 0.013$ $\eta^2 = 0.157$; Figura 20].

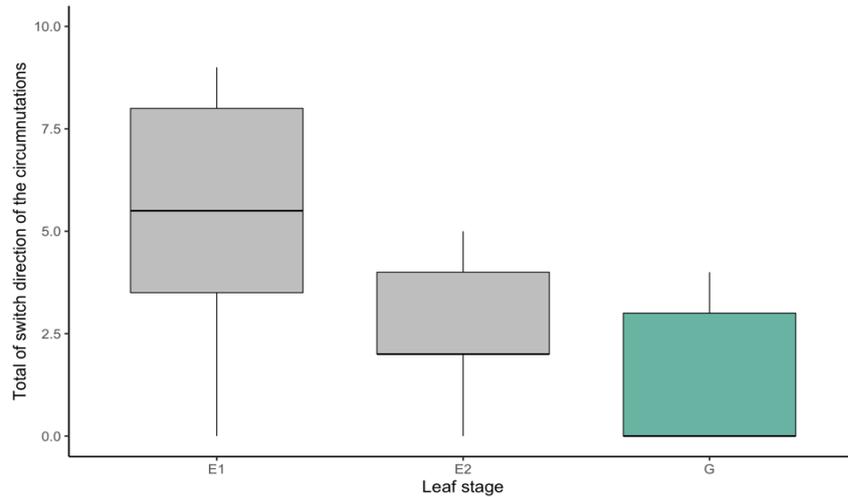


Figura 20. Rappresentazione grafica delle differenze nel numero totale di cambiamenti nella direzione delle circumnutazioni tra i palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1, E2) e quello che si è aggrappato (G).

I confronti a coppie hanno evidenziato che vi è una differenza significativa nel numero totale di cambiamenti nella direzione delle circumnutazioni fra la foglia che si aggrappa ed il primo palco di foglie che non si è aggrappato (G-E1: $W=81$; $p = 0.028$). Nessuna differenza significativa è emersa nel confronto fra i due palchi di foglie che non si sono aggrappati (E1-E2: $W= 65$; $p= 0.251$) e fra il secondo palco di foglie e la foglia che si è aggrappata (G-E2: $W= 94$; $p= 0.24$).

CAPITOLO 4

DISCUSSIONE E CONCLUSIONE

Studi recenti hanno dimostrato come le piante di pisello siano in grado di percepire gli stimoli presenti nell'ambiente e di pianificare un movimento in base alle diverse proprietà di questi ultimi come, per esempio, la dimensione e le difficoltà del compito (Ceccarini et al., 2020 a,b; Guerra et al., 2019; Guerra et al., 2021; 2022). In particolare, tali studi hanno dimostrato che la velocità del movimento dei cirri è più veloce e la loro massima apertura (i.e., la distanza massima fra l'estremità dei cirri) è maggiore per supporti più sottili rispetto a supporti più spesso (Ceccarini et al., 2020 a, b; Guerra et al., 2019; Guerra et al., 2021; 2022). Infine, il picco di massima velocità e di massima apertura dei cirri viene raggiunto prima per stimoli grandi rispetto a quelli più piccoli. Inoltre, Ceccarini e collaboratori (2020 a, b) hanno dimostrato che le piante presentano meccanismi di accuratezza motoria che permettono alle piante di correggere il loro movimento di raggiungimento e aggrappo prima di toccare lo stimolo. In particolare, è stato osservato che le piante di pisello modulano strategicamente la velocità del proprio movimento di raggiungimento ed aggrappo e la produzione dei sottomovimenti in base alla difficoltà del compito (i.e., grandezza dello stimolo). Dato che l'accuratezza del movimento ha un'importanza adattativa cruciale per le piante rampicanti e influenza le loro possibilità di sopravvivenza a lungo termine, la correzione in volo del loro movimento permette alle piante di compiere una ferma e precisa presa sul potenziale supporto, evitando quindi errori ed aumentando le loro possibilità di sopravvivenza.

È importante sottolineare che il pattern motorio delle piante è esattamente l'opposto di quello mostrato dagli animali. Nelle specie animali (es. primati umani e non umani) la velocità di apertura della mano e l'apertura massima della mano è inferiore per stimoli più sottili che per stimoli più spessi (Castiello, 2019). Tale effetto viene attribuito alle condizioni di accuratezza dettate dallo stimolo sottile. Per quanto concerne il movimento delle piante è stata avanzata l'idea che esse considerano supporti più spessi come compiti più faticosi per l'aggrappo rispetto a supporti più sottili (Gianoli, 2015). Questo perché con supporti più spessi i viticci non sono in grado di esperire l'energia necessaria per mantenere le forze tensionali, con il risultato che l'attaccamento al supporto diviene meno saldo (Putz et al., 1991; Goriely et al., 2006; Gianoli, 2015; Putz,

1984; Gianoli e Carrasco-Urra, 2014). Nel momento in cui la superficie dello stimolo è più spessa, potrebbe essere necessaria più energia per far sì che l'attaccamento riesca. Pertanto, la pianta potrebbe applicare una strategia di risparmio energetico rallentando la circumnutazione e contenendo l'apertura dei viticci per proteggere le condizioni di crescita future. Per lo stesso motivo le piante anticipano il momento in cui si verifica la massima apertura dei viticci in modo da rallentare la fase di chiusura, risparmiare energia e massimizzare le procedure di attacco. Queste procedure devono essere eseguite in modo efficiente e accurato perché i movimenti legati alla crescita sono irreversibili (Guerra et al., 2019). Tutti questi risultati supportano l'ipotesi che il movimento delle piante non sia un meccanismo di causa-effetto, ma un'operazione opportunamente pianificata, controllata e, se necessario, corretta. Nel complesso, questi risultati sono importanti perché dimostrano che le piante mostrano forme di intenzione motoria simili a quelle di una varietà di specie animali (Castiello et al., 2005; Castiello et al., 2019; Klein, 1985; Sustaita et al., 2013; Whishaw, 1996). Essi contraddicono anche il consenso scientifico secondo cui il movimento delle piante è guidato esclusivamente da meccanismi di causa-effetto e riflessi rigidi inflessibili (Guerra et al., 2019).

Quello che non è stato ancora indagato ad oggi è l'effetto dell'errore nella preparazione ed esecuzione del movimento di raggiungimento ed aggrappo nelle piante. In altre parole, non è ancora chiaro il ruolo che rivestono i palchi di foglie sottostanti la foglia che si aggrappa allo stimolo nel processo di codifica dello stimolo e delle sue proprietà. La presente tesi ha indagato se e come l'effetto del mancato aggrappato (i.e., errore) al supporto da parte dei palchi di foglie delle piante potesse influenzare la cinematica del movimento nel palco di foglie che si aggrappa al supporto. A tal fine è stato analizzato mediante l'analisi cinematica tridimensionale (3D) del movimento, il comportamento motorio dei cirri in diversi palchi di foglie, ovvero nel palco di foglie che si aggrappa allo stimolo di piccola dimensione (altezza 60 cm; diametro 1.22 cm) e nei due palchi di foglie precedenti. Questo ha permesso di indagare nelle piante di pisello (*Pisum sativum* L.) se il mancato aggrappo da parte dei palchi di foglie sviluppati in precedenza ha un effetto sulla cinematica del movimento della foglia che si aggrappa al potenziale supporto in termini di velocità e del pattern di circumnutazione dei cirri durante il movimento di avvicinamento ed aggrappo verso un potenziale supporto. È stato perciò indagato se vi sia un aumento strategico della cautela nel movimento di raggiungimento

ed aggrappo nell'ultimo palco di foglie, finalizzato a prevenire il verificarsi di nuovi errori.

A partire dall'analisi cinematica dei risultati sono stati indagati due profili diversi: profilo di velocità dei cirri e profilo di circumnutazione. Per quanto riguarda il primo profilo, tre variabili sono risultate statisticamente significative: il tempo di movimento, la velocità media e massima dei cirri. Mentre per il profilo di circumnutazione dei cirri sono risultati significativi: (i) la durata massima della circumnutazione, (ii) la massima velocità e (iii) accelerazione di circumnutazione alla fine del movimento, (iv) il numero totale di circumnutazioni e (v) di cambiamenti nella direzione della circumnutazione. Più nello specifico, i risultati hanno indicato che i cirri del palco di foglie che si è aggrappato allo stimolo presentano un tempo di movimento minore e una velocità massima e media maggiore rispetto ai cirri dei palchi di foglie sviluppati in precedenza – ovvero quello che non si sono aggrappati allo stimolo. Inoltre, i cirri del palco di foglie che si aggrappa allo stimolo presentano una durata minore della circumnutazione, un minore numero di rotazioni, un minor numero di cambiamenti nella direzione della circumnutazione e una massima velocità ed accelerazione nella fase finale del movimento (ovvero nella fase precedente al contatto con lo stimolo) più lenta rispetto ai cirri dei palchi di foglie sviluppati in precedenza. Tali risultati suggeriscono che il mancato aggrappo nei palchi di foglie sviluppati in precedenza comporta un effetto sulla cinematica del movimento di raggiungimento ed aggrappo verso un potenziale supporto nei cirri dell'ultimo palco di foglie, il cui movimento risulta essere più rapido e più accurato.

È importante notare che il modello esibito dalle piante è esattamente l'opposto di quello mostrato dagli esseri umani e da altre specie animali come già riportato in precedenti studi (Ceccarini et al., 2020a;b; Guerra et al., 2019;2021;2022). Infatti, negli esseri umani ed in altre specie animali, nel momento in cui ci si rende conto di aver commesso un errore, spesso si ferma il movimento appena messo in atto per un breve momento oppure viene rallentato (Danielmeier, 2011). Ciò potrebbe aiutare a concentrarsi di nuovo sul compito, vale a dire a prestare maggiore attenzione agli aspetti rilevanti del compito e ignorare le informazioni irrilevanti o per capire perché è stato commesso un errore o quale fosse esattamente l'errore. In alternativa, si rallenta il movimento per la sorpresa causata dall'evento inaspettato. A volte le prestazioni migliorano dopo la commissione di un errore. Tuttavia, le circostanze in cui la

performance migliora sono ancora sconosciute (Danielmeier, 2011). Generalmente gli errori e le loro conseguenze sono tipicamente studiati analizzando i cambiamenti nella velocità e nell'accuratezza delle decisioni nelle prove successive all'errore, comunemente chiamate "aggiustamenti post-errore" (Laming, 1968; Maier, Yeung, & Steinhauser, 2011; Marco-Pallares, Camara, Munte, & Rodriguez-Fornells, 2008). Molti studi hanno riportato che i soggetti rallentano dopo un errore, un fenomeno chiamato "rallentamento post-errore" (PES; Rabbitt, 1966; Debener et al., 2005; Eichele et al., 2010). I risultati della presente tesi invece indicano che i cirri dei palchi di foglie che si aggrappano allo stimolo sono più veloci e producono meno circumnutazioni ed in meno tempo rispetto ai cirri dei palchi di foglie precedenti, ovvero dopo un errore. Tali risultati suggeriscono che il mancato aggrappo o l'errore nei palchi di foglie precedenti permettere alla pianta di acquisire tutte le informazioni degli elementi presenti nell'ambiente e di selezionare solo quelle rilevanti e necessarie per l'esecuzione di un funzionale, rapido ed accurato comportamento motorio. In altre parole, i palchi di foglie che non si sono aggrappati allo stimolo potrebbero essere in grado di percepire, processare e mantenere in "memoria" le informazioni dello stimolo (e.g., distanza, grandezza, ecc.). Queste informazioni sensoriali potrebbero essere utilizzate in un secondo momento dalla pianta per crearsi una sorta di rappresentazione finale dello stimolo e per la pianificazione ed esecuzione di un movimento di prensione più preciso, accurato e funzionale al raggiungimento di un proprio obiettivo.

In conclusione, i presenti risultati hanno indicato che le piante presentano aggiustamenti del proprio comportamento motorio in seguito ad errori, che permettono alla pianta di pianificare ed eseguire movimenti funzionali e precisi utili al soddisfacimento dei propri bisogni. Ulteriori studi sono necessari per indagare più in dettaglio il fenomeno dell'aggiustamento post-errore nelle piante e per individuare la modalità sensoriale coinvolta nel controllo del movimento delle piante. Tuttavia, i risultati della presente tesi hanno confermato che le piante, seppur in assenza di un sistema nervoso centrale, presentano un movimento flessibile, opportunamente pianificato e controllato per migliorare le loro possibilità di sopravvivenza (Ceccarini et al., 2020 a;b; Guerra et al., 2019; 2021; 2022). Inoltre, i presenti risultati suggeriscono che le piante soddisfano i requisiti per un comportamento cognitivamente guidato e forniscono un

supporto empirico alla costruzione di una teoria della cognizione motoria che includa anche organismi che non presentano un sistema nervoso centrale, come appunto le piante.

BIBLIOGRAFIA

- Aron, A. R., Behrens, T. E., Smith, S., Frank, M. J., & Poldrack, R. A. (2007). Triangulating a cognitive control network using diffusion-weighted magnetic resonance imaging (MRI) and functional MRI. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 27(14), 3743–3752. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0519-07.2007>
- Aiken, R. M., & Smucker, A. J. (1996). Root system regulation of whole plant growth. *Annual review of phytopathology*, 34, 325–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.34.1.325>
- Andrews, H.G., & Badyal, J.P.S. (2014). Bioinspired hook surfaces based upon a ubiquitous weed (*Galium aparine*) for dry adhesion, *Journal of Adhesion Science and Technology*, 28:13, 1243-1255, DOI: 10.1080/01694243.2014.891435
- Atala, C., Gianoli, E. (2008). Induced twining in Convolvulaceae climbing plants in response to leaf damage. *Botany*, 86,595–602. <https://doi.org/10.1139/B08-037>
- Atala, C., Quilodràn, M., Molina-Montenegro, M. (2014). Induced twining in *Ipomoea purpurea* (L.) Roth.: response threshold and induction by volatiles and snail damage. *Gayana. Botánica*, 71(2), 181-187. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432014000200001>
- Awada, H., Mezzasalma, L., Blanc, S., Flahaut, D., Dagrón-Lartigau, C., Lyskawa, J., Woisel, P., Bousquet, A., Billon, L. (2015). Biomimetic mussel adhesive inspired anchor to design ZnO@poly (3-hexylthiophene) hybrid core@corona nanoparticles. *Macromolecular Rapid Communications*, 36,1486–1491. 10.1002/marc.201500184
- Baillaud, L. (1962). Les mouvements d'exploration et d'enroulement des plantes volubiles. In: , *et al.* Physiology of Movements / Physiologie der Bewegungen. Encyclopedia of Plant Physiology / Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol 17/2. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-94852-7_18
- Baluska, F., Mancuso, S., Volkmann, D., & Barlow, P. W. (2009). The 'root-brain' hypothesis of Charles and Francis Darwin: Revival after more than 125 years. *Plant signaling & behavior*, 4(12), 1121–1127. <https://doi.org/10.4161/psb.4.12.10574>
- 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>
- Bauer, G., Klein, M. C., Gorb, S. N., Speck, T., Voigt, D., & Gallenmüller, F. (2011). Always on the bright side: the climbing mechanism of *Galium aparine*. *Proceedings. Biological sciences*, 278(1715), 2233–2239. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2038>

- Bell, P. (1958). Twining of the hop (*Humulus lupulus* L.). *Nature*, *181*, 1009–1010
<https://doi.org/10.1038/1811009a0>
- Biernaskie, J. M. (2011). Evidence for competition and cooperation among climbing plants. *Proceedings. Biological sciences*, *278*(1714), 1989–1996. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1771>
- Björn, L. O., & Li, S. (2013). Teaching about photosynthesis with simple equipment: analysis of light-induced changes in fluorescence and reflectance of plant leaves. *Photosynthesis research*, *116*(2-3), 349–353.
<https://doi.org/10.1007/s11120-013-9858-6>
- Bohn, H.F., Günther, F., Fink, S., Speck, T. (2015). A passionate free climber: structural development and functional morphology of the adhesive tendrils in *Passiflora discophora*. *International Journal Plant Science*, *176*, 294–305. <https://doi.org/10.1086/680231>
- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., and Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychology Review*, *108*, 624–652.
- Bowling, A. J., & Vaughn, K. C. (2009). Gelatinous fibers are widespread in coiling tendrils and twining vines. *American journal of botany*, *96*(4), 719–727. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800373>
- Bowling, A. J., & Vaughn, K. C. (2008). Structural and immunocytochemical characterization of the adhesive tendril of Virginia creeper (*Parthenocissus quinquefolia* [L.] Planch.). *Protoplasma*, *232*(3-4), 153–163.
<https://doi.org/10.1007/s00709-008-0287-x>
- Braam, J. (2005). In touch: plant responses to mechanical stimuli. *The New phytologist*, *165*(2), 373–389.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01263.x>
- Briggs, W. R., & Christie, J. M. (2002). Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends in plant science*, *7*(5), 204–210. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02245-8](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02245-8)
- Brouwer, R. (1963). Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen Wageningen Jaarb.*, 31–39.
- Burdon-Sanderson, J. S. (1873). Note on the electrical phenomena which accompany stimulation of leaf of *Dionaea muscipula*. *Proceedings of the Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *21*, 495–496.
<http://doi.org/10.1098/rspl.1872.0092>
- Burns, K. C. (2010). Is crypsis a common defensive strategy in plants? Speculation on signal deception in the New Zealand flora. *Plant signaling & behavior*, *5*(1), 9–13. <https://doi.org/10.4161/psb.5.1.10236>
- Carp, J., & Compton, R. J. (2009). Alpha power is influenced by performance errors. *Psychophysiology*, *46*(2), 336–343. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00773.x>
- Carsten, L., Juola, F., Male, T., & Cherry, S. (2002). Host associations of lianas in a south-east Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, *18*(1), 107–120. doi:10.1017/S0266467402002067

- Castiello, U. (2005). The neuroscience of grasping. *Nature reviews. Neuroscience*, 6(9), 726–736. <https://doi.org/10.1038/nrn1744>
- 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, Rivista trimestrale*, 683-708. doi: 10.1421/100053
- Castiello, U. (2019). *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), 127–141. <https://doi.org/10.1037/com0000239>
- Cavanagh, J. F., Cohen, M. X., and Allen, J. J. (2009). Prelude to and resolution of an error: EEG phase synchrony reveals cognitive control dynamics during action monitoring. *Journal Neuroscienc*, 29, 98–105.
- Ceccarini, F., & Castiello, U. (2018). The grasping side of post-error slowing. *Cognition*, 179, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.05.026>
- Ceccarini, F., S. Guerra, S. Betti, A. Vergazzini, L. Sartori and U. Castiello (2019). Changes in corticospinal excitability associated with post-error slowing. *Cortex*, 120, 92-100. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2019.05.015>
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2020). Speed-accuracy trade-off in plants. *Psychonomic bulletin & review*, 27(5), 966–973. <https://doi.org/10.3758/s13423-020-01753-4>
- Ceccarini, F.; Guerra, S.; Peressotti, A.; Peressotti, F.; Bulgheroni, M.; Baccinelli, W.; Bonato, B.; Castiello, U. (2021). On-line control of movement in plants. *Biochemical Biophysical Research Communications*, 564, 86–91. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2020.06.160>
- Chevrier, A., & Schachar, R. J. (2010). Error detection in the stop signal task. *NeuroImage*, 53(2), 664–673. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.06.056>
- 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>
- Christie, J. M. (2007). Phototropin blue-light receptors. *Annual review of plant biology*, 58, 21–45. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103951>
- Christie, J. M., Reymond, P., Powell, G. K., Bernasconi, P., Raibekas, A. A., Liscum, E., & Briggs, W. R. (1998). Arabidopsis NPH1: a flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science*, 282(5394), 1698–1701. <https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1698>

- Compton, R. J., Arnstein, D., Freedman, G., Dainer-Best, J., & Liss, A. (2011). Cognitive control in the intertrial interval: Evidence from EEG alpha power. *Psychophysiology*, 48(5), 583–590. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01124.x>
- Corner, E.J.H. (1966). *The Natural History of Palms*. University of California Press, Berkeley, p 393
- Crepy, M. A., & Casal, J. J. (2015). Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *The New phytologist*, 205(1), 329–338. <https://doi.org/10.1111/nph.13040>
- Danielmeier, C., Eichele, T., Forstmann, B.U., Tittgemeyer, M., Ullsperger, M. (2011). Posterior Medial Frontal Cortex Activity Predicts Post-Error Adaptations in Task-Related Visual and Motor Areas. *Journal of Neuroscience*, 31 (5) 1780-1789; DOI: <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4299-10.2011>
- Darwin, C. (1893). *Insectivorous Plants*. London: John Murray
- Darwin, C. (1865). On the movements and habits of climbing plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 9(33-34), 1–118, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1865.tb00011.x>
- Darwin, C. (1875), *I movimenti e le abitudini delle piante rampicanti*, Torino, UTET, 1878. G. Canestrini e P. A. Saccardo
- Darwin, C. (1906). *The Movements and Habits of Climbing Plants*. London: John Murray
- Darwin, C., Darwin, F. (1880). *Il potere di movimento nelle piante*, Torino, UTET, 1884. G. e R. Canestrini
- De Bruijn, E. R. A., Mars, R. B., and Hulstijn, W. (2004b). “It wasn’t me...or was it? How false feedback affects performance,” in *Errors, Conflicts, and the Brain*. Current Opinions on Performance Monitoring, eds M. Ullsperger and M. Falkenstein. (Leipzig: MPI for Human Cognitive and Brain Sciences), 118–124
- den Dubbelden, K. C., & Oosterbeek, B. (1995). The Availability of External Support Affects Allocation Patterns and Morphology of Herbaceous Climbing Plants. *Functional Ecology*, 9(4), 628–634. <https://doi.org/10.2307/2390154>
- Debener, S., Ullsperger, M., Siegel, M., Fiehler, K., Von Cramon, D. Y., and Engel, A. K. (2005). Trial-by-trial coupling of concurrent electroencephalogram and functional magnetic resonance imaging identifies the dynamics of performance monitoring. *Journal Neuroscience*. 25, 11730–11737.
- Dransfield, J. (1978). *Growth forms of rain forest palms*, pp 247–268 in Tomlinson PB, Zimmermann MH (eds). *Tropical trees as living systems* Cambridge University Press, Cambridge
- Durigon, J., Miotto, ST., Gianoli, E. (2014). Distribution and traits of climbing plants in subtropical and temperate South America. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1484–1492. <https://doi.org/10.1111/jvs.12197>
- Durigon, J., Durán, SM., Gianoli, E. (2013). Global distribution of root climbers is positively associated with precipitation and negatively associated with seasonality. *Journal of tropical ecology*, 29,357–360

- Eichele, H., Juvodden, H. T., Ullsperger, M., and Eichele, T. (2010). Maladaptation of event-related EEG responses preceding performance errors. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4,65. doi: 10.3389/fnhum.2010.00065
- Eisner, T. (1981). Leaf folding in a sensitive plant: A defensive thorn-exposure mechanism?. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78(1), 402–404. <https://doi.org/10.1073/pnas.78.1.402>
- Eliasson, A. C., Rösblad, B., & Forssberg, H. (2004). Disturbances in programming goal-directed arm movements in children with ADHD. *Developmental medicine and child neurology*, 46(1), 19–27. <https://doi.org/10.1017/s0012162204000040>
- Eriksen, B.A., and Eriksen, C.W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception and Psychophysics*, 16, 143–149. <https://doi.org/10.3758/BF03203267>
- Fagerberg, W. R., & Allain, D. (1991). A Quantitative Study of Tissue Dynamics During Closure in the Traps of Venus's Flytrap *Dionaea muscipula* Ellis. *American Journal of Botany*, 78(5), 647–657. <https://doi.org/10.2307/2445086>
- Fiehler, K., Ullsperger, M., & Von Cramon, D. Y. (2005). Electrophysiological correlates of error correction. *Psychophysiology*, 42(1), 72–82. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2005.00265.x>
- Folta, K. M., & Spalding, E. P. (2001). Unexpected roles for cryptochrome 2 and phototropin revealed by high-resolution analysis of blue light-mediated hypocotyl growth inhibition. *The Plant journal: for cell and molecular biology*, 26(5), 471–478. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01038.x>
- Gagliano, M., Renton, M., Depczynski, M., & Mancuso, S. (2014). Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 175(1), 63–72. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7>
- Gagliano, M., Mancuso, S., & Robert, D. (2012). Towards understanding plant bioacoustics. *Trends in plant science*, 17(6), 323–325. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.002>
- Gallagher, R. V., & Leishman, M. R. (2012). A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants. *Journal of Biogeography*, 39(10), 1757–1771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02773.x>
- Garbin, M.L.; Carrijo, T.T.; Sansevero, J.B.B.; Sánchez-Tapia, A.; Scarano, F.R. (2012). Subordinate, not dominant, woody species promote the diversity of climbing plants. *Perspect. Plant Ecology Evolution System.*, 14, 257–265. doi10.1016/j.ppees.2012.03.001
- Garavan, H., Ross, T. J., Murphy, K., Roche, R. A., & Stein, E. A. (2002). Dissociable executive functions in the dynamic control of behavior: inhibition, error detection, and correction. *NeuroImage*, 17(4), 1820–1829. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1326>
- Garzón, F. C. (2007). The quest for cognition in plant neurobiology. *Plant signaling & behavior*, 2(4), 208–211. <https://doi.org/10.4161/psb.2.4.4470>

- Gehring, W. J., & Fencsik, D. E. (2001). Functions of the medial frontal cortex in the processing of conflict and errors. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 21(23), 9430–9437. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.21-23-09430.2001>
- Gentilucci, M., Castiello, U., Corradini, M. L., Scarpa, M., Umiltà, C., & Rizzolatti, G. (1991). Influence of different types of grasping on the transport component of prehension movements. *Neuropsychologia*, 29(5), 361–378. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(91\)90025-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(91)90025-4)
- Gerbode, S. J., Puzey, J. R., McCormick, A. G., & Mahadevan, L. (2012). How the cucumber tendril coils and overwinds. *Science (New York, N.Y.)*, 337(6098), 1087–1091. <https://doi.org/10.1126/science.1223304>
- Giaculli, F. (2019). Interpretare e raffigurare la natura. Charles Darwin e la vita delle piante. *Filosofia*, (64), 79-92. <https://doi.org/10.13135/2704-8195/4061>
- Gianoli, E., Saldaña, A., & Jiménez-Castillo, M. (2012). Ecophysiological traits may explain the abundance of climbing plant species across the light gradient in a temperate rainforest. *PloS one*, 7(6), e38831. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038831>
- Gianoli, E. (2004). Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proceedings. Biological sciences*, 271(1552), 2011–2015. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2827>
- Gianoli, E. (2015). The behavioural ecology of climbing plants. *AoB PLANTS* 7: plv013; doi:10.1093/aobpla/plv013
- Gianoli, E., & Carrasco-Urra, F. (2014). Leaf mimicry in a climbing plant protects against herbivory. *Current biology: CB*, 24(9), 984–987. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.010>
- Gianoli, E., & Molina-Montenegro, M. A. (2005). Leaf damage induces twining in a climbing plant. *The New phytologist*, 167(2), 385–389. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01484.x>
- Gibson, P. (2016, Dicembre 6). Pavlov's plants: new study shows plants can learn from experience. *The conversation*. <https://theconversation.com/pavlovs-plants-new-study-shows-plants-can-learn-from-experience-69794>
- Gillies, A.G., Kwak, J., Fearing, R.S. (2013). Controllable particle adhesion with a magnetically actuated synthetic gecko adhesive. *Advanced Functional Materials*, 23,3256–326, <https://doi.org/10.1002/adfm.201370127>
- González-Teuber, M., & Gianoli, E. (2008). Damage and Shade Enhance Climbing and Promote Associational Resistance in a Climbing Plant. *Journal of Ecology*, 96(1), 122–126. <http://www.jstor.org/stable/20143446>
- Gordon, J., Ghilardi, M. F., & Ghez, C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Experimental brain research*, 99(1), 97–111. <https://doi.org/10.1007/BF00241415>
- Goriely, A., & Neukirch, S. (2006). Mechanics of climbing and attachment in twining plants. *Physical review letters*, 97(18), 184302. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.97.184302>

- Grafton S. T. (2010). The cognitive neuroscience of prehension: recent developments. *Experimental brain research*, 204(4), 475–491. <https://doi.org/10.1007/s00221-010-2315-2>
- 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, 16570.
- Guerra, S., Bonato, B., Wang, Q., Ceccarini, F., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2021). The coding of object thickness in plants: When roots matter. *Journal of Comparative Psychology*, 135(4), 495–504. <https://doi.org/10.1037/com0000289>
- Guerra, S.; Bonato, B.; Wang, Q.; Peressotti, A.; Peressotti, F.; Baccinelli, W.; Bulgheroni, M.; Castiello, U. (2022). Kinematic Evidence of Root-to-Shoot Signaling for the Coding of Support Thickness in Pea Plants. *Biology*, 11, 405. <https://doi.org/10.3390/biology11030405>
- Haith, A. M., Pakpoor, J., & Krakauer, J. W. (2016). Independence of Movement Preparation and Movement Initiation. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 36(10), 3007–3015. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3245-15.2016>
- Hamant, O.; Moullia, B. (2016). How do plants read their own shapes? *New Phytologist*, 212, 333–337. <https://doi.org/10.1111/nph.14143>
- Harper, J.L. (1981). The concept of population in modular organisms. In *Theoretical Ecology*, May R.M. Sinauer Press; 57-77
- Hodge, A. (2009). Root decisions. *Plant Cell Environment*, 32, 628–640 <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01891.x>
- Houk, J. C., Bastianen, C., Fansler, D., Fishbach, A., Fraser, D., Reber, P. J., Roy, S. A., & Simo, L. S. (2007). Action selection and refinement in subcortical loops through basal ganglia and cerebellum. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 362(1485), 1573–1583. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2063>
- 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. <http://www.jstor.org/stable/27733454>
- Isnard, S., Cobb, A. R., Holbrook, N. M., Zwieniecki, M., & Dumais, J. (2009). Tensioning the helix: a mechanism for force generation in twining plants. *Proceedings. Biological sciences*, 276(1667), 2643–2650. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0380>
- Jacobs, M.R. (1954). The effect of wind sway on the form and development of *Pinus radiata* D. Don. *Australian Journal of Botany*, 2, 35-51. <https://doi.org/10.1071/BT9540035>
- Jacobson, S. L. (1965). Receptor response in Venus's fly-trap. *The Journal of general physiology*, 49(1), 117–129. <https://doi.org/10.1085/jgp.49.1.117>

- Jaffe, M.J. (1970a). Physiological studies on pea tendrils. VI. The characteristics of sensory perception and transduction. *Plant Physiology*, *45*,756–760
- Jaffe, M.J. (1970b). Reversible force transduction in tendrils of *Passiflora coerulea*. *Plant and Cell Physiology*, *11*,47–53
- Jaffe, M.J. (1980). On the Mechanism of Contact Coiling of Tendrils. In: Skoog, F. (eds) *Plant Growth Substances 1979. Proceedings in Life Sciences*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-67720-5_49
- Jaffe, M.J.; Galston, A.W. (1968). The physiology of tendrils. *Annual Review of Plant Physiology*, *19*,417–434. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.19.060168.002221>
- Jakobson, L. S., & Goodale, M. A. (1991). Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Experimental brain research*, *86*(1), 199–208. <https://doi.org/10.1007/BF00231054>
- Jax, S. A., & Rosenbaum, D. A. (2007). Hand path priming in manual obstacle avoidance: Evidence that the dorsal stream does not only control visually guided actions in real time. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *33*(2), 425–441. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.2.425>
- Jeannerod, M. (1981). Specialized channels for cognitive responses. *Cognition*, *10*(1-3), 135–137. [https://doi.org/10.1016/0010-0277\(81\)90036-6](https://doi.org/10.1016/0010-0277(81)90036-6)
- Jentzsch, I., & Dudschig, C. (2009). Why do we slow down after an error? Mechanisms underlying the effects of posterror slowing. *Quarterly journal of experimental psychology (2006)*, *62*(2), 209–218. <https://doi.org/10.1080/17470210802240655>
- Junker, S. (1976). A scanning electron microscopic study on the development of tendrils of *Parthenocissus tricuspidata* sieb. & zucc. *New Phytologist*, *77*,741–746. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1976.tb04669.x>
- Kagawa, T., Sakai, T., Suetsugu, N., Oikawa, K., Ishiguro, S., Kato, T., Tabata, S., Okada, K., & Wada, M. (2001). Arabidopsis NPL1: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science(New York, N.Y.)*, *291*(5511), 2138–2141. <https://doi.org/10.1126/science.291.5511.2138>
- Kalouche, S., Wiltsie, N., Su, H-J., Parness, A. (2014). Inchworm style gecko adhesive climbing robot, pp 2319–2324 *IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*. DOI: 10.1109/IROS20755.2014
- Kelso, J. A. S., Buchanan, J. J., & Murata, T. (1994). Multifunctionality and switching in the coordination dynamics of reaching and grasping. *Human Movement Science*, *13*(1), 63–94. [https://doi.org/10.1016/0167-9457\(94\)90029-9](https://doi.org/10.1016/0167-9457(94)90029-9)

- Kent, S. W., Wilson, A. D., Plumb, M. S., Williams, J. H. G., & Mon-Williams, M. (2009). Immediate movement history influences reach-to-grasp action selection in children and adults. *Journal of Motor Behavior*, *41*(1), 10–15. <https://doi.org/10.1080/00222895.2009.10125921>
- Kerns, J. G., Cohen, J. D., MacDonald, A. W., 3rd, Cho, R. Y., Stenger, V. A., & Carter, C. S. (2004). Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control. *Science (New York, N.Y.)*, *303*(5660), 1023–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1089910>
- Kim, I. (2014). Structural changes of adhesive discs during attachment of Boston Ivy. *Applied Microscopy*, *14*, 111–116. <https://doi.org/10.9729/AM.2014.44.4.111>
- King, J. A., Korb, F. M., von Cramon, D. Y., & Ullsperger, M. (2010). Post-error behavioral adjustments are facilitated by activation and suppression of task-relevant and task-irrelevant information processing. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, *30*(38), 12759–12769. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3274-10.2010>
- Kinoshita, T., Doi, M., Suetsugu, N., Kagawa, T., Wada, M., & Shimazaki, K. (2001). Phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature*, *414*(6864), 656–660. <https://doi.org/10.1038/414656a>
- Klein, B. G., Deich, J. D., & Zeigler, H. P. (1985). Grasping in the pigeon (*Columba livia*): Final common path mechanisms. *Behavioural Brain Research*, *18*(3), 201–213. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(85\)90028-2](https://doi.org/10.1016/0166-4328(85)90028-2)
- Krämer, U. M., Cunillera, T., Càmarà, E., Marco-Pallarés, J., Cucurell, D., Nager, W., Bauer, P., Schüle, R., Schöls, L., Rodríguez-Fornells, A., & Münte, T. F. (2007). The impact of catechol-O-methyltransferase and dopamine D4 receptor genotypes on neurophysiological markers of performance monitoring. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, *27*(51), 14190–14198. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4229-07.2007>
- Kühn, A. A., Williams, D., Kupsch, A., Limousin, P., Hariz, M., Schneider, G. H., Yarrow, K., & Brown, P. (2004). Event-related beta desynchronization in human subthalamic nucleus correlates with motor performance. *Brain: a journal of neurology*, *127*(Pt 4), 735–746. <https://doi.org/10.1093/brain/awh106>
- Lazart, T. (2003). Taiz, L. and Zeiger, E. Plant physiology. 3rd edn. *Annals of Botany*, *91*(6), 750–751. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg079>
- Laming, D. (1968). *Information Theory of Choice-Reaction Times*. New York: Academic Press.
- Laming, D. (1979). Choice reaction performance following an error. *Acta Psychologica (Amst.)*, *43*, 199–224. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(79\)90026-X](https://doi.org/10.1016/0001-6918(79)90026-X)
- Lenaghan, S. C., & Zhang, M. (2012). Real-time observation of the secretion of a nanocomposite adhesive from English ivy (*Hedera helix*). *Plant science: an international journal of experimental plant biology*, *183*, 206–211. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.08.013>

- Logan, G. D., & Crump, M. J. (2010). Cognitive illusions of authorship reveal hierarchical error detection in skilled typists. *Science (New York, N.Y.)*, 330(6004), 683–686. <https://doi.org/10.1126/science.1190483>
- Maier, M. E., Yeung, N., and Steinhauser, M. (2011). Error-related brain activity and adjustments of selective attention following errors. *Neuroimage*, 56, 2339–2347. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.03.083>
- Malone, M. (1994). Wound-Induced Hydraulic Signals and Stimulus Transmission in *Mimosa pudica* L. *The New Phytologist*, 128(1), 49–56. <http://www.jstor.org/stable/2557830>
- Marco-Pallarés, J., Camara, E., Münte, F.T., Rodríguez-Fornells, A. (2008). Neural Mechanisms Underlying Adaptive Actions after Slips. *Journal Cognitive Neuroscience*; 20 (9), 1595–1610. doi: <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20117>
- MacDonald, A. W., 3rd, Cohen, J. D., Stenger, V. A., & Carter, C. S. (2000). Dissociating the role of the dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex in cognitive control. *Science (New York, N.Y.)*, 288(5472), 1835–1838. <https://doi.org/10.1126/science.288.5472.1835>
- Melzer, B., Seidel, R., Steinbrecher, T., & Speck, T. (2012). Structure, attachment properties, and ecological importance of the attachment system of English ivy (*Hedera helix*). *Journal of experimental botany*, 63(1), 191–201. <https://doi.org/10.1093/jxb/err260>
- Melzer, B., Steinbrecher, T., Seidel, R., Kraft, O., Schwaiger, R., & Speck, T. (2010). The attachment strategy of English ivy: a complex mechanism acting on several hierarchical levels. *Journal of the Royal Society, Interface*, 7(50), 1383–1389. <https://doi.org/10.1098/rsif.2010.0140>
- Meyer, D. E., Abrams, R. A., Kornblum, S., Wright, C. E., & Smith, J. E. (1988). Optimality in human motor performance: ideal control of rapid aimed movements. *Psychological review*, 95(3), 340–370. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.95.3.340>
- Montanari, L. (2016). Le piante ci vedono, hanno 'sensori' sulle foglie, *La Repubblica*. https://firenze.repubblica.it/cronaca/2016/09/26/news/firenze_lo_studio_le_piante_ci_guardano_-148519208/
- Müller, L. M., & Harrison, M. J. (2019). Phytohormones, miRNAs, and peptide signals integrate plant phosphorus status with arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current opinion in plant biology*, 50, 132–139. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.05.004>
- Niklas, K. J. (2011). Climbing plants: attachment and the ascent for light. *Current biology : CB*, 21(5), R199–R201. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.01.034>
- Neubert, F. X., Mars, R. B., Buch, E. R., Olivier, E., & Rushworth, M. F. (2010). Cortical and subcortical interactions during action reprogramming and their related white matter pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(30), 13240–13245. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000674107>

- Notebaert, W., Houtman, F., Opstal, F. V., Gevers, W., Fias, W., & Verguts, T. (2009). Post-error slowing: an orienting account. *Cognition*, *111*(2), 275–279. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.02.002>
- 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>
- Núñez Castellar, E., Kühn, S., Fias, W., & Notebaert, W. (2010). Outcome expectancy and not accuracy determines posterror slowing: ERP support. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, *10*(2), 270–278. <https://doi.org/10.3758/CABN.10.2.270>
- Okada, K., & Shimura, Y. (1990). Reversible root tip rotation in Arabidopsis seedlings induced by obstacle-touching stimulus. *Science (New York, N.Y.)*, *250*(4978), 274–276. <https://doi.org/10.1126/science.250.4978.274>
- Okamoto, K., Ueda, H., Shimada, T., Tamura, K., Kato, T., Tasaka, M., Morita, M. T., & Hara-Nishimura, I. (2015). Regulation of organ straightening and plant posture by an actin-myosin XI cytoskeleton. *Nature plants*, *1*(4), 15031. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.31>
- Palmer LR, Diller ED, Quinn RD (2009) Design of a wall-climbing hexapod for advanced maneuvers, pp. 625–630, In: 2009 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems 10.1109/IROS.2009.5354753
- Parise, A. G., Gagliano, M., & Souza, G. M. (2020). Extended cognition in plants: is it possible? *Plant signaling & behavior*, *15*(2), 1710661. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1710661>
- Paul G, Yavitt J (2011) Tropical vine growth and the effects on forest succession: a review of the ecology and management of tropical climbing plants. *Botany Review*, *77*,11–30. DOI 10.1007/s12229-010-9059-3
- Puntieri, J. G., & Pyšek, P. (1993). The Effects of Physical Support and Density on Biomass Production and Size Hierarchies of Galium aparine Populations. *Oikos*, *67*(2), 279–284. <https://doi.org/10.2307/3545472>
- Putz, F. E., & Chai, P. (1987). Ecological Studies of Lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology*, *75*(2), 523–531. <https://doi.org/10.2307/2260431>
- Putz F (1990) Growth habits and trellis requirements of climbing palms (Calamus spp) in north-eastern Queensland. *Australian Journal of Botany*, *38*,603–608. <https://doi.org/10.1071/BT9900603>
- Putz, F.E. and Holbrook, N.M. (1991) Biomechanical Studies in Vines. In: Putz, F.E. and Mooney, H.A., Eds., The Biology of Vines, Cambridge University Press, Cambridge, 73-97.
- Putz, F. E. (1984). The Natural History of Lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, *65*(6), 1713–1724. <https://doi.org/10.2307/1937767>
- Rabbitt, P. M. (1966). Errors and error correction in choice-response tasks. *Journal of Experimental Psychology*, *71*(2), 264–272. <https://doi.org/10.1037/h0022853>

- Rabbitt, P.M., & Rodgers, B. (1977). What does a Man do after he Makes an Error? An Analysis of Response Programming. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 29, 727 - 743. DOI:10.1080/14640747708400645
- Ridderinkhof, K. R. (2002). Micro- and macro-adjustments of task set: activation and suppression in conflict tasks. *Psychological research*, 66(4), 312–323. <https://doi.org/10.1007/s00426-002-0104-7>
- Ridderinkhof, K. R., Van Den Wildenberg, W. P. M., Wijnen, J., and Burle, B. (2004). “Response inhibition in conflict tasks is revealed in delta plots,” in *Cognitive Neuroscience of Attention*, ed. M. I. Posner (New York: Guilford Press), 369–377.
- Robins, R. J., & Juniper, B. E. (1980). The Secretary Cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The Fine Structure and the Effect of Stimulation on the Fine Structure of the Digestive Gland Cells. *The New Phytologist*, 86(3), 279–296. <http://www.jstor.org/stable/2432044>
- Rowe, N., & Isnard, S. (2009). Biomechanics of climbing palms and how they climb. *Plant signaling & behavior*, 4(9), 875–877. <https://doi.org/10.4161/psb.4.9.9426>
- Rowe, N., Isnard, S., & Speck, T. (2004). Diversity of mechanical architectures in climbing plants: An evolutionary perspective. *Journal of plant growth regulation*, 23, 108-128. doi: 10.1007/s00344-004-0044-0
- Sachs, J. (1874). *Traité de botanique conforme à l'état présent de la science*. Paris, F. Savy.
- Sakai, T., Kagawa, T., Kasahara, M., Swartz, T. E., Christie, J. M., Briggs, W. R., Wada, M., & Okada, K. (2001). Arabidopsis *nph1* and *nph11*: blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(12), 6969–6974. <https://doi.org/10.1073/pnas.101137598>
- Santos, D., Heyneman, B., Sangbae, K., Esparza, N., Cutkosky, M.R. (2008). Gecko-inspired climbing behaviors on vertical and overhanging surfaces, pp 1125–1131, In: 2008 IEEE *International Conference on Robotics and Automation*. DOI: 10.1109/ROBOT.2008.4543355
- Satter, R.L., Gorton, H.L., Vogelmann, T.C. (1990). *The pulvinus: Motor organ for leaf movement*. *Current Topics in Plant Physiology*. Rockville, MD, USA: American Society of Plant Physiologists.
- Schaefer, H. M., & Ruxton, G. D. (2009). Deception in plants: mimicry or perceptual exploitation? *Trends in ecology & evolution*, 24(12), 676–685. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.006>
- Scorza, L. C.; Dornelas, M. C. (2011). Plants on the move: towards common mechanisms governing mechanically-induced plant movements. *Plant Signaling Behav.* 6 (12), 1979– 86, DOI: 10.4161/psb.6.12.18192
- Seo, S., Das, S., Zalicki, P. J., Mirshafian, R., Eisenbach, C. D., Israelachvili, J. N., Waite, J. H., & Ahn, B. K. (2015). Microphase Behavior and Enhanced Wet-Cohesion of Synthetic Copolyampholytes Inspired by a Mussel Foot Protein. *Journal of the American Chemical Society*, 137(29), 9214–9217. <https://doi.org/10.1021/jacs.5b03827>

- Silk, W. K., & Hubbard, M. (1991). Axial forces and normal distributed loads in twining stems of morning glory. *Journal of biomechanics*, 24(7), 599–606. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(91\)90292-u](https://doi.org/10.1016/0021-9290(91)90292-u)
- Silvertown, J. & Gordon, D.M. (1989). A framework for plant behavior. *Annual Review Ecology Systematics*, 20, 349–366.
- Simard, S.W. (2018). Mycorrhizal Networks Facilitate Tree Communication, Learning, and Memory. In: Baluska, F., Gagliano, M., Witzany, G. (eds) *Memory and Learning in Plants. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75596-0_10
- Simard, S.W., Perry, D.A., Jones, M.D., Myrold, D.D., Durall, D.M., and Molina, R. (1997). Net transfer of carbon between tree species with shared ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 388, 579–582. <https://doi.org/10.1038/41557>
- Simard, S.W. (2017). *The mother tree*. K. Verlag and the Haus der Kulturen der Welt, Berlin Edited by Anna-Sophie Springer & Etienne Turpin. *The Word for World is Still Forest*. ISBN 978-3-9818635-0-5.
- Simons, Paul. (1992). *The action plant: movement and nervous behaviour in plants*. Oxford, UK; Cambridge, Mass., USA: Blackwell
- Simons, P.J. (1981). The role of electricity in plant movements. *New Phytologist*, 87, 11–37. DOI:10.1111/J.1469-8137.1981.TB01687.X
- Steinbrecher, T., Danninger, E., Harder, D., Speck, T., Kraft, O., & Schwaiger, R. (2010). Quantifying the attachment strength of climbing plants: a new approach. *Acta biomaterialia*, 6(4), 1497–1504. <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2009.10.003>
- Steinhauser, M., & Kiesel, A. (2011). Performance monitoring and the causal attribution of errors. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, 11(3), 309–320. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0033-2>
- 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>
- Swann, N., Tandon, N., Canolty, R., Ellmore, T. M., McEvoy, L. K., Dreyer, S., DiSano, M., & Aron, A. R. (2009). Intracranial EEG reveals a time- and frequency-specific role for the right inferior frontal gyrus and primary motor cortex in stopping initiated responses. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 29(40), 12675–12685. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3359-09.2009>
- Takemiya, A., Inoue, S., Doi, M., Kinoshita, T., & Shimazaki, K. (2005). Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments. *The Plant cell*, 17(4), 1120–1127. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.030049>
- Trewavas, A. (2017). The foundations of plant intelligence. *Interface focus*, 7(3), 20160098. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0098>

- Trewavas, A. (2009). What is plant behaviour? *Plant Cell Environment*, 32, 606–616 <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01929.x>
- Tronchet, A. (1945). Le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bulletin de la Société Botanique de la France* 92, 147–152.
- Tronchet, A. (1946). Suite de nos observations sur le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bull. SBF*, 93, 13–18.
- Turner, N. C. (1986). Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal Plant Physiology*, 13(1), 175–190
- Ullsperger, M., & Falkenstein, M. (2004). *Errors, conflicts, and the brain: current opinions on performance monitoring*; proceedings of the conference held in Dortmund, Germany, on July 3 - 5, 200.
- Vertosick, F. T. (2002). *The genius within: Discovering the intelligence of every living thing*. New York: Harcourt.
- Vidoni, R., Mimmo, T., Pandolfi, C. (2015). Tendril-based climbing plants to model, simulate and create bio-inspired robotic systems. *Journal of Bionic Engineering*, 12, 250–262, [https://doi.org/10.1016/S1672-6529\(14\)60117-7](https://doi.org/10.1016/S1672-6529(14)60117-7)
- Wilson, T., Posluszny, U. (2003). Complex tendril branching in two species of *Parthenocissus*: Implications for the vitaceous shoot architecture. *Canadian Journal of Botany*, 81, 587–597
- Wilson, B.F. (1967). Root growth around barriers. *Botanical Gazette.*, 128, 79–82. <https://doi.org/10.1086/336383>
- Whishaw I. Q. (1996). An endpoint, descriptive, and kinematic comparison of skilled reaching in mice (*Mus musculus*) with rats (*Rattus norvegicus*). *Behavioural brain research*, 78(2), 101–111. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(95\)00236-7](https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00236-7)
- Wong, A. L., Haith, A. M., & Krakauer, J. W. (2015). Motor Planning. *The Neuroscientist: a review journal bringing neurobiology, neurology and psychiatry*, 21(4), 385–398. <https://doi.org/10.1177/1073858414541484>
- Woodworth, R. S. (1899). Accuracy of voluntary movement. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, 3(3), i–114. <https://doi.org/10.1037/h0092992>