



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia dello Sviluppo e della Socializzazione (DPSS)

Corso di laurea triennale in Scienze e tecniche psicologiche (L-24)

Tesi di laurea triennale

La competizione nelle piante: uno studio cinematografico

Competition in plants: a kinematic study

Relatore: Prof. Umberto Castiello

Correlatrice: Dott.ssa Bianca Bonato

**Laureanda: Marta Riva
Matricola: 1221535**

Anno Accademico 2021/2022

INDICE

INTRODUZIONE.....	1
CAPITOLO 1: LA COGNIZIONE VEGETALE.....	3
1.1. Percezione	4
1.1.1 <i>La visione</i>	4
1.1.2 <i>Il tatto</i>	5
1.1.3 <i>L'udito</i>	7
1.1.4 <i>L'olfatto</i>	7
1.2. Cognizione sociale.....	8
1.2.1 <i>La comunicazione</i>	8
1.2.2 <i>Riconoscimento parentale</i>	10
1.2.3 <i>Cooperazione e competizione</i>	10
1.3. Movimento	13
1.3.1 <i>I tropismi</i>	13
1.3.2 <i>Le nastie e la circumnutazione</i>	15
1.3.3 <i>I movimenti di reach-to-grasp e l'analisi cinematica</i>	16
CAPITOLO 2: LO STUDIO SPERIMENTALE.....	17
2.1 Le ipotesi sperimentali.....	17
2.2 Il metodo	17
2.2.1 <i>Soggetti e condizioni sperimentali</i>	17
2.2.2 <i>Apparato sperimentale e procedura</i>	18
2.2.3 <i>Videoregistrazione e raccolta dati</i>	20
2.3 I risultati.....	21
CAPITOLO 3: DISCUSSIONE.....	23
CAPITOLO 4: CONCLUSIONE.....	25
BIBLIOGRAFIA	26

INTRODUZIONE

In molte filosofie culturali (prevalentemente euroasiatiche) animali, piante ed altri esseri viventi sono stati per secoli considerati privi di molteplici capacità, attribuite solo al genere umano. Grazie al progresso scientifico, quello che Freud (1920) definì il narcisismo umano, venne scosso dalle tre grandi umiliazioni, tra cui l'umiliazione biologica, che toglie la superiorità umana sul regno animale e vegetale grazie alle osservazioni di Charles Darwin (1881), i cui studi pionieristici suggerirono che anche gli organismi vegetali sono altrettanto sofisticati ed evoluti. Tuttavia, ancora oggi, parlando delle innumerevoli capacità delle piante, siamo costretti dalla restrittività del nostro vocabolario ad utilizzare termini che fanno riferimento alle nostre modalità sensoriali e percettive: infatti, le piante hanno processi analoghi, che però non possono essere equiparati ai nostri. La distanza fisiologica tra regno animale e vegetale e l'assenza (presunta) di movimento delle piante, ha fatto sì che quest'ultime venissero considerate passive, sprovviste di intelligenza e di intenzionalità.

Il presente studio, parte di un filone di ricerche volte allo studio della cognizione nelle piante, si pone l'obiettivo di indagare, attraverso l'analisi cinematica, il comportamento di piante del pisello (*Pisum sativum*) in una condizione sociale competitiva, confrontata anche con una condizione individuale, analizzando il loro movimento di prensione. Due piante sono state fatte crescere in uno stesso vaso, al cui centro è posto un singolo supporto di legno a cui una pianta può aggrapparsi per continuare la crescita. Il vaso era all'interno di camere di cultura in cui era posta una coppia di telecamere a infrarossi per riprendere e successivamente analizzare i movimenti. In questa tesi verrà specificatamente presa in considerazione la condizione che mette a confronto il comportamento motorio della pianta vincitrice, che riesce ad aggrapparsi allo stimolo di legno, con il comportamento della pianta perdente, che non riesce ad aggrapparsi, essendo noto da studi effettuati su umani (Georgiou et al, 2007; Becchio et al., 2008), che anche le caratteristiche del contesto influenzano la cinematica dei movimenti, laddove in contesti competitivi, la velocità aumenta. Lo scopo di questa tesi è dunque lo studio e l'analisi degli aspetti caratterizzanti il movimento di prensione delle piante in un contesto sociale competitivo.

CAPITOLO 1

LA COGNIZIONE VEGETALE

La cognizione racchiude tutte quelle funzioni che controllano attività e funzioni specifiche, integrando diverse informazioni attraverso, ad esempio, processi attentivi, mnemonici e l'intelligenza. Tuttavia, il costrutto di intelligenza rimane non chiaramente definibile e non condiviso in modo unanime nelle diverse tradizioni scientifiche. Generalmente, l'intelligenza può essere definita come una serie di procedimenti volti a cogliere ed elaborare elementi rilevanti per il raggiungimento di un fine specifico (Spinnler, 1996). Per intelligenza si intende anche la capacità che un individuo ha di adattarsi all'ambiente per sopravvivere (Darwin, 1859) e questa abilità comprende al suo interno altri processi altrettanto fondamentali quali la percezione sensoriale, l'apprendimento e la memoria, la capacità di scelta, la capacità di riconoscere e distinguere sé stessi dagli altri individui e le capacità predittive (Trewavas, 2005).

Negli ultimi anni, si è fatta strada l'idea che questa concezione di intelligenza potesse appartenere anche al regno vegetale, e quindi alle piante (Trewavas, 2003; Baluska e Mancuso, 2009) nonostante esse siano sprovviste di cervello e sistema nervoso (Segundo-Ortin e Calvo, 2019), attribuendo alle piante la capacità di elaborare ed utilizzare informazioni ambientali. Tuttavia, le differenze biologiche del regno vegetale rispetto a quello animale, hanno costituito un ostacolo al riconoscimento delle abilità cognitive presenti nelle piante, che hanno esperienze sensoriali qualitativamente diverse da quelle animali. Nonostante le peculiarità insite nella morfologia delle piante però, esse hanno trovato vie evolutive alternative per adattarsi all'ambiente. Le differenze biologiche dovute alle linee evolutive diverse seguite dal mondo animale e vegetale, si riflettono inevitabilmente sul modo in cui le piante percepiscono, elaborano, agiscono e fronteggiano le sfide di tutti i giorni per aumentare le loro possibilità di sopravvivenza. Essendo organismi sessili, che di fronte a situazioni di stress non possono mettere in atto la risposta di fuga, le piante sono state sottoposte ad una pressione evolutiva che ha premiato lo sviluppo di una elevata tolleranza (modificazione adattiva agli stressors) e resilienza (capacità di adattamento agli stressors) attraverso una plasticità fenotipica stupefacente (Bonato & Castiello, 2020; Huey et al., 2002).

Lo studio delle piante come modello di cognizione aneurale, non sostituisce in alcun modo il modello animale, ma ci consente di ottenere una visione più completa dell'evoluzione dei processi cognitivi e delle pressioni e scelte evolutive nei diversi regni.

1.1. Percezione

La percezione comprende le modalità tramite cui gli organismi elaborano e organizzano le informazioni sensoriali grezze al fine di formarsi una rappresentazione coerente del mondo (Atkinson et al., 2017). Nelle piante si possono osservare degli equivalenti dei cinque sensi.

1.1.1 La visione

La capacità visiva nelle piante è data dai fotorecettori (Castiello, 2019), ovvero molecole fotosensibili da cui è possibile discernere vari spettri della luce, tra i quali quelli della luce blu/ultravioletto-A (dai 320 ai 500nm) (Koornnef e Van der Veen, 1980) e della luce rossa (600-750nm) che sono fondamentali per la crescita delle piante. Inoltre, studi recenti mostrano come sulla superficie fogliare siano presenti delle strutture molto simili ad un occhio umano primordiale: gli ocelloidi (Gavelis et al., 2015). Il concetto di occhi vegetali è stato elaborato da Gottlieb Haberlandt (1905), secondo il quale le cellule epidermiche di molte foglie sono formate come lenti convesse, in grado di portare la convergenza dei raggi luminosi sulle cellule fotosensibili (Fig.1). Oltre alla luce, riescono anche a vedere altre piante, riconoscendone forma e caratteristiche (Baluská e Mancuso, 2016), dandone prova nella mimetizzazione della *Boquila trifoliolata* (Gianoli e Carrasco-Urra, 2014) che imita perfettamente i colori, le forme, le dimensioni, gli orientamenti e la lunghezza dei piccioli delle foglie di una pianta ospitante. Queste capacità percettive sono state riscontrate già anche nei semi nel caso dell'*Arabidopsis thaliana*, che distingue piante limitrofe con cui ha un legame di parentela tramite dei fotorecettori specializzati per la luce blu e rossa, riconoscendone le forme corporee (Crepy e Casal, 2015). Questa abilità di “vedere” sembra quindi avere un ruolo nel riconoscimento parentale e nella messa in atto di comportamenti cooperativi e competitivi (Crepy & Casal, 2015).

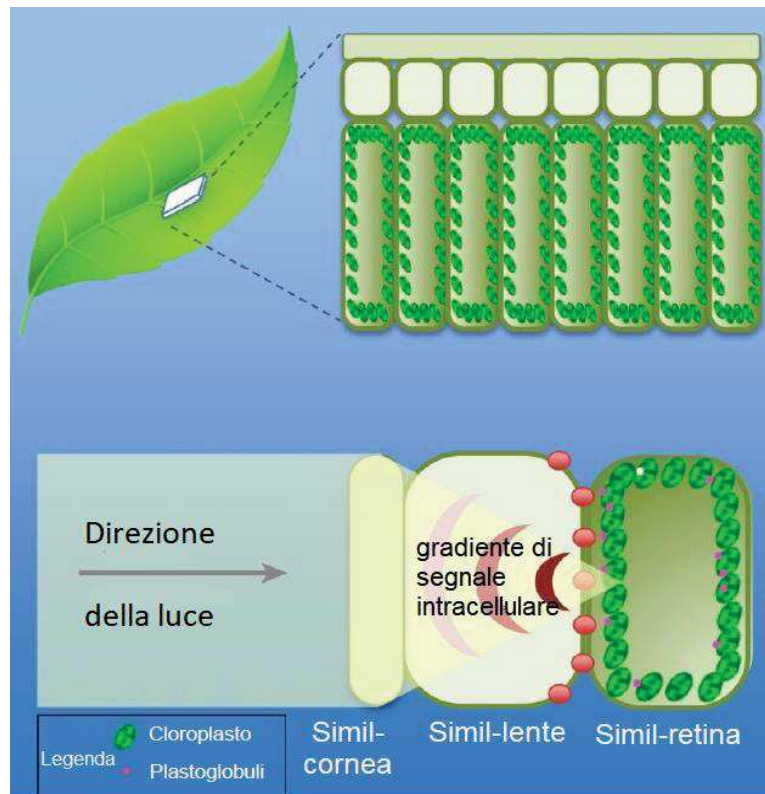


Figura 1. Rappresentazione schematica del funzionamento visivo delle cellule epidermiche fogliari, in cui si osserva come la parte superiore della foglia e quella sub-epidermide comprendono cellule adatte a fungere da ocelli in grado di percepire e decodificare input visivi (Baluská & Mancuso, 2016)

1.1.2 Il tatto

Un'altra modalità sensoriale che coinvolge l'intera pianta è il tatto. Le piante, data la loro natura sessile, non sono in grado di spostarsi da un luogo a un altro qualora le condizioni dell'ambiente siano sfavorevoli. Questo inevitabilmente richiede di interpretare anche gli stimoli tattili, distinguendo cosa può costituire una minaccia (ad esempio, dei parassiti) e cosa no. Una pianta visibilmente responsiva al tatto è la *Mimosa pudica*, che, in risposta a stimoli tattili come il tocco, ritrae le sue foglie (Figura 2). Questo meccanismo è un'ottima strategia di difesa sia contro i predatori, che contro il vento, dimostrando inoltre di essere in grado di capire e discernere situazioni in cui la minaccia è concreta, e quindi richiede il dispendio di energie per ritrarsi, da quelle in cui invece non è necessario difendersi (Gagliano et al., 2014). Inoltre, ulteriori studi effettuati con la medesima pianta (Abramson & Chicas-Mosier, 2016) oltre a stabilire la sensibilità tattile, evidenziano come questo comportamento sia strettamente legato ad una capacità mnemonica: la *Mimosa pudica* riconosce e generalizza uno stimolo appreso anche in diversi contesti, ricordando

(ovvero, riconoscendo uno stimolo già incontrato in passato) e quindi rispondendo in modo appropriato alla sollecitazione (Gagliano et al., 2014; Abramson e Chicas-Mosier, 2016). Il tatto si rivela utile per le piante rampicanti come la *Sicyos angulatus*, che sono in grado di percepire la presenza di uno spago con un peso di soli 0,25 grammi, a cui la pianta si avvolge (Chamovitz, 2012). Ma anche per le piante carnivore. Studi effettuati sulla *Dionea muscipula* Ellis, conosciuta come Venere acchiappamosche, hanno rilevato come il tatto sia legato anche al movimento. Le parti superiori della *Dionea* sono costituite da una coppia di lobi al cui centro sono contenuti tre o più peli sensibili al tatto, con un pigmento che attira gli insetti, mentre il bordo dei lobi è rivestito da protuberanze simili a ciglia: quando i peli vengono toccati da un insetto, dei meccanosensori generano un segnale elettrico che agisce come un potenziale d'azione, che attiva le cellule motorie (Volkov, Adesina e Jovanov, 2007). È possibile dunque rilevare una relazione tra i segnali elettrici e il movimento delle foglie. (Chamovitz, 2012).

Sebbene la percezione animale risulti diversa a quella vegetale, a livello cellulare si possono osservare delle somiglianze: sottoponendo una cellula vegetale ad uno stimolo meccanico, analogamente alla stimolazione di un nervo, viene generata l'emissione di un segnale elettrico (Castiello, 2019).

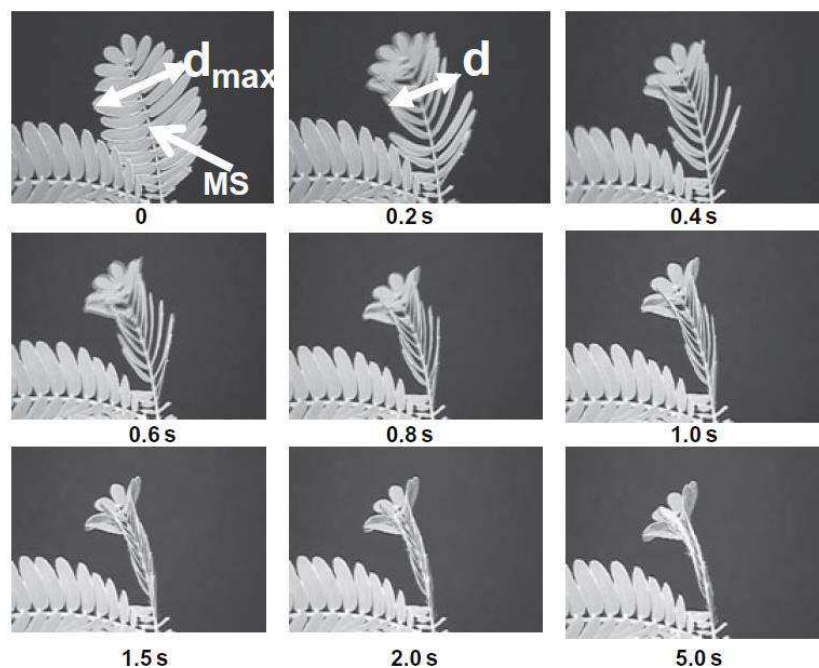


Figura 2. Cinetica della chiusura delle foglie (pinnule) di una *Mimosa pudica* stimolata meccanicamente (MS) da un tocco sulla nervatura centrale. Nella prima foto è possibile vedere come la distanza (d) delle pinnule sia massima, andando a ridursi nelle successive foto come reazione al tocco. (Volkov et al., 2010).

1.1.3 L'udito

I vegetali, considerata la loro natura, non necessitano di una comunicazione che consenta loro una rapida fuga, come potrebbe analogamente essere la capacità di rilevare stimoli acustici negli animali (Chamovitz, 2012). Anche se non sono ancora stati rilevati dei recettori uditivi nelle piante, vi sono svariate ipotesi sulle capacità uditive delle piante e sulle eventuali conseguenze fisiologiche all'esposizione di suoni (Castiello, 2019). Una delle ipotesi è che la percezione di stimoli acustici possa avvenire attraverso dei canali ionici mecano-sensibili, ovvero degli organi situati in modo omogeneo nel corpo della pianta (Haswell et al., 2008) di cui ne esistono un'ampia diversità, anche se attualmente non sono ancora stati identificati a livello molecolare (Monshausen e Gilroy, 2009). Secondo Gagliano (2013) le piante fanno uso di segnali acustici nell'ambiente, inclusi i suoni e le vibrazioni prodotte da altre piante. Esempi di risposte a questi stimoli includono geni sensibili al suono, che potrebbero consentire l'uso dei suoni per regolare l'espressione genica in colture transgeniche di riso (Jeong et al., 2008) e la crescita direzionale verso una fonte di vibrazioni del suolo in giovani radici di mais (Gagliano et al., 2012).

1.1.4 L'olfatto

Gli stimoli elaborati dall'olfatto sono rappresentati da particelle microscopiche disperse nell'aria, nell'uomo rilevate tramite centinaia di diversi recettori (Chamovitz, 2012). Nelle piante l'abilità di rispondere a stimolazioni olfattive è data dalla capacità di reagire ai VOCs (*Volatile Organic Compounds*), ovvero delle molecole chimiche volatili, recepite tramite cellule presenti su tutti i tessuti della pianta (Castiello, 2019). Le piante sentono i propri odori e quelli emessi da piante a loro vicine: ne è un esempio il comportamento della *Cuscuta pentagona* che, per sopravvivere, essendo sprovvista di clorofilla, attacca altre piante succhiandone le sostanze nutritive (Chamovitz, 2012). La *Cuscuta* si serve dell'olfatto per scegliere chi attaccare, dando prova di preferire l'odore di una pianta di pomodoro rispetto a una di grano (Runyon, Mescher e De Moraes, 2006). Nelle radici l'olfatto sembra coinvolto nel riconoscimento di sé e degli altri: Mahall e Callaway (1991, 1996) hanno scoperto che le radici di *Ambrosia dumosa* riducono l'allungamento delle proprie radici quando incontrano quelle di altre piante della stessa specie, evitando l'autocompetizione. Questo avviene anche nelle piante di pisello (*Pisum sativum* L.) che, diversamente dalle condizioni in cui hanno altre specie come vicine, riducono lo sviluppo radicale quando sono vicine a piante della stessa specie (Falik et al. 2003).

1.2. Cognizione sociale

La capacità di percepire e reagire all'ambiente circostante si estende inevitabilmente alla capacità di riconoscere, comunicare e influenzare le altre specie presenti nell'ambiente in cui la pianta vive.

1.2.1 La comunicazione

Per apprendere, interagire con l'ambiente e modulare il proprio comportamento, anche le piante hanno bisogno di comunicare tra loro e con altri organismi (Bianchi, 2021). Una delle modalità attraverso cui le piante comunicano tra loro sono i sopracitati VOCs, molecole volatili che si disperdono facilmente nell'aria (Castiello, 2019). Questi composti chimici, che vengono prodotti continuamente, saranno successivamente ricevuti e decodificati da altre piante, sia della stessa specie, sia di altre specie (Baldwin e Schultz, 1983). Le piante, ad esempio, possono rilasciare i VOCs in risposta ad un attacco da parte di erbivori, allo scopo di attrarre predatori di un'altra specie che predano i loro aggressori, ma verranno anche percepiti dalle piante a loro vicine, che a loro volta regoleranno il loro fenotipo difensivo in base al rischio di attacco (Heil e Bueno, 2007). Tra gli obiettivi della comunicazione tra piante della stessa specie, vi è l'intento di aumentare le probabilità di sopravvivenza dei membri (Bianchi, 2021). Tuttavia, la comunicazione tra piante non è limitata a brevi distanze: i VOCs, a seconda delle loro proprietà chimiche, possono arrivare a distanze di due metri (Heil e Bueno, 2007). Sebbene i VOCs rappresentino un linguaggio privilegiato per le piante, esistono anche modalità di comunicazione legate ad altri sensi, come il tatto, analogamente a nostre modalità comunicative non-verbali (Mancuso e Viola, 2013). Ad esempio, alcune famiglie di alberi sono in grado di percepire la loro reciproca presenza e vicinanza, tendendo ad evitare il contatto tra le loro chiome, in un fenomeno definito "timidezza delle chiome" (Figura 3), dove i pini lasciano uno spazio libero tra le loro chiome per evitare il contatto (Hallé, 2013). Inoltre, vi sono anche altri canali di comunicazione nel sottosuolo. La comunicazione sotterranea avviene tra le radici delle piante e le reti miceli. Il micelio è formato dalle ife dei funghi, ovvero una fitta rete di filamenti intrecciati di cellule molto sottili e da questa associazione simbiotica nasce la micorrizza, in cui c'è un interscambio di nutrienti tra i funghi e le piante (Castiello, 2019). Ma questa grande rete, chiamata *Wood Wide Web*, svolge anche altri ruoli: tramite gli scambi di varie sostanze utili per la sopravvivenza delle piante, vi è la segnalazione di

informazioni circa la disponibilità o assenza di risorse, anche tra piante lontane tra loro, oltre a condividere le informazioni con i microbi e altri animali presenti nel suolo (Barto et al. 2012). Anche se una comunicazione può essere interna, laddove ricevitore e trasmettitore coincidono nel medesimo individuo, una comunicazione verso l'esterno invece richiede di saper distinguere sé stessi dagli altri, oltre ad un messaggio ed un canale comune. La micorrizza è coinvolta anche in questa capacità da parte di una pianta di riconoscere sé stessa dalle altre (Giovannetti et al., 2006). I funghi micorrizici, che vivono nelle radici di un'altissima percentuale di specie vegetali terrestri, interconnettono diverse piante attraverso le ife (Smith e Read, 1997). Tali ife si estendono da un apparato radicale ad un altro, le quali possono fondersi a causa dell'anastomosi (i.e., fusione di ramificazioni di ife), la cui formazione dipende da un meccanismo di auto-riconoscimento (Giovannetti et al., 2006). Infatti, le anastomosi che hanno successo si verificano tra ife appartenenti allo stesso individuo ed altri dello stesso isolato (Giovannetti et al., 1999). Al contrario, le ife di individui appartenenti ad altre specie, o persino isolati geografici di individui della stessa specie, non sono in grado di fondersi e mostrano risposte di rifiuto, sia prima che dopo il contatto, rivelando così la capacità delle ife micorriziche di discriminare anche gli individui diversi da sé (Giovannetti et al., 2003). Il concetto di discriminazione sé/non sé è stato originariamente elaborato da Burnet (1971) per descrivere le risposte immunitarie nei vegetali, non analoghe a quelle dei vertebrati. Nel regno vegetale, ad esempio, si sono evoluti sofisticati sistemi di auto-riconoscimento che consentono alle piante ermafrodite di evitare la consanguineità tramite barriere intraspecifiche che consentono l'auto-incompatibilità, che inibisce lo sviluppo del tubo pollinico auto-correlato, interrompendo il processo riproduttivo (Nasrallah, 2002).



Figura 3. Un gruppo di alberi di canfora (*Dryobalanops aromatica*) in Malesia che mostra timidezza delle chiome. (Wikimedia Commons, 2020).

1.2.2 Riconoscimento parentale

Proprio come altre specie animali, anche le piante hanno sviluppato nel corso dell'evoluzione mezzi per riconoscere e interagire con gli altri membri della loro specie. Oltre alla capacità di distinguere sé stessi dagli altri, saper identificare gli individui con cui si hanno forti somiglianze genetiche apporta notevoli vantaggi, come una migliore gestione del territorio (non dovendo combattere contro i familiari) e traendo indirettamente beneficio dal successo di individui con un simile patrimonio genetico (Mancuso e Viola, 2013). Il riconoscimento parentale può essere descritto come la capacità di differenziare i membri imparentati della propria specie da membri non imparentati, indipendentemente dal meccanismo o dalla funzione evolutiva (Penn e Frommen, 2010). Per indagare questa capacità nelle piante, Biedrzycki et al. (2010) hanno esaminato il riconoscimento parentale nell'*Arabidopsis thaliana*. Gli sperimentatori hanno trasferito ogni giorno, per circa 10 minuti, le piante in un terreno di coltura all'interno del quale erano state in precedenza coltivate piante della stessa famiglia oppure estranee, osservando che le piante di *A. thaliana*, quando esposte alle secrezioni estranee, hanno prodotto più radici laterali rispetto a quanto non avvenga invece nelle piante esposte a secrezioni di loro parenti (Biedrzycki et al., 2010). Questo cambiamento nella crescita delle radici supporta la teoria secondo cui, almeno alcune piante, sono effettivamente in grado di identificare altre piante della stessa specie in base alla parentela. Ed è proprio attraverso le radici che la pianta è in grado di distinguere gli estranei dai parenti (Dudley e File, 2007), così come riesce a distinguere piante che possono essere “nemiche” da quelle che possono invece essere “amiche” (Mancuso e Viola, 2013). Tuttavia, non è stato ancora stabilito se la differenza nella crescita delle radici tra piante coltivate con parenti o coltivate con estranei è dovuta ad una forma di altruismo tra parenti o a una maggiore competizione tra estranei (Dudley e File, 2007; Callaway e Mahall, 2007). Il riconoscimento dei parenti è quindi legato sia a comportamenti di tipo cooperativo che a comportamenti di tipo competitivo.

1.2.3 Cooperazione e competizione

Nei rapporti tra diverse piante, un esempio di interazione positiva è il sopracitato rilascio di VOCs per avvertire altre piante dei pericoli presenti, come avviene nel mais (*Zea mays*), che emette VOCs in risposta a danni fogliari, informando le piante circostanti al fine di prepararsi a prevenire un attacco erbivoro, mostrando come queste interazioni

interspecifiche determinino la crescita o la produzione chimica in un'altra pianta (Ruther and Kleier, 2005; Heil and Bueno, 2007). La cooperazione, intesa come l'azione condivisa di più agenti per il raggiungimento di uno scopo, può avvenire anche tra specie vegetali diverse, laddove, all'interno di un ecosistema, almeno una delle specie trae beneficio dal crescere insieme ad un'altra (Harley e Bertness, 1996; McIntire e Fajardo, 2011; Dudley 2015). Le interazioni cooperative avvengono sia a livello sotterraneo, attraverso la simbiosi tra radici e funghi del terreno, sia a livello aereo, attraverso organismi che vivono all'interno della pianta (Castiello, 2019). La cooperazione è più evidente nelle piante che vivono in ambienti con scarse risorse e temperature basse, che rendono più difficile la crescita e sopravvivenza della pianta (Callaway 2007; He, Bertness & Altieri 2013). In questo contesto, l'impatto delle specie resistenti allo stress migliora le condizioni microambientali per altre specie attraverso il miglioramento di elementi come le condizioni del suolo nel quale le piante crescono (Schöb et al. 2012). Ad esempio, l'*Arenaria tetraquetra* migliora le condizioni di crescita in habitat ghiaiosi alpini altamente friabili, fornendo un ambiente stabile e con fluttuazioni di temperatura ridotte (Reid, Lamarque & Lortie 2010) e la sua crescita compatta permette l'accumulo di materiale organico che funge da riserva di nutrienti e da riserva d'acqua (Körner 2003). L'impatto locale di queste piante sull'ambiente crea condizioni adatte per una serie di specie altrimenti incapaci di crescere nel suolo adiacente, ma a sua volta può invece escludere altre specie (Schöb et al. 2012) costituendo un mosaico di assemblaggi vegetali, aumentando così la diversità vegetale su scala comunitaria (Cavieres & Badano 2009; Butterfield et al. 2013).

L'allelapatia, invece, può essere un esempio di interazione negativa. L'allelapatia è riconosciuta come la capacità di un organismo di produrre e rilasciare composti chimici in grado di influenzare (direttamente o indirettamente) lo sviluppo di un'altra specie, spesso ostacolando (Cipollini, Rigsby e Barto, 2012). Uno studio esemplare è quello effettuato sugli effetti chimici dell'*Alliaria petiolata*, una pianta invasiva del sottobosco nordamericano, che mostra come questa pianta secerna l'isotiocianato di benzile, una sostanza che inibisce la crescita dei funghi micorrizici che supportano altri alberi (Stinson et al., 2006; Wolfe et al., 2008). Non è infrequente che le piante competano tra di loro e questo avviene più facilmente negli ambienti altamente popolati da altre piante, dove le risorse tendono a scarseggiare o essere meno accessibili (Castiello, 2019). Sebbene la luce sia essenziale per la crescita delle piante, lo sono altrettanto l'acqua e risorse minerali: di conseguenza, le piante possono competere sia nella parte aerea sia sottoterra, laddove le

interazioni a livello radicale possono essere più limitanti rispetto agli effetti dell'ombreggiatura (Wilson, 1988). Di primaria importanza nella competizione sotterranea è l'occupazione dello spazio nel suolo (Casper e Jackson, 1997). Ad esempio, in uno studio di Aerts et al (1991) è emerso come, in una coltivazione in cui erano presenti due arbusti sempreverdi e un'erba perenne, l'erba *Molina caerulea* si è mostrata competitivamente superiore, sviluppando radici tre volte più estese rispetto agli altri arbusti ed espandendosi nel suolo delle altre piante. Tuttavia, non sempre è possibile delineare una linea definita tra cooperazione e competizione. Broz et al. (2010) hanno mostrato che piante di *Centaurea stoebe*, un'erbaccia invasiva, possono modulare la loro strategia difensiva in risposta a diverse piante vicine. Nelle colture conspecifiche, le piante di *C. stoebe* hanno sovraregolato la loro risposta di difesa rispetto alle colture con vicini eterospecifici, suggerendo che una singola pianta di *C. stoebe* può cambiare la sua strategia difensiva in base all'identità delle piante vicine, con importanti conseguenze per il successo individuale e della comunità. Le evidenze attuali sulle interazioni reciproche, inclusa la cooperazione, inoltre suggeriscono per lo più effetti negativi dei "beneficiari" sui "benefattori" a causa della concorrenza delle risorse (Callaway 2007). Ad esempio, ci sono prove di una diminuita riproduzione delle piante benefattrici, mostrando un costo in termini di *fitness* (intesa come successo riproduttivo) per essere cooperative. (Flores-Martínez, Ezcurra & Sánchez-Colón 1994; Holzapfel & Mahall 1999). I risultati di tutti questi studi suggeriscono che alcune specie vegetali hanno sviluppato meccanismi per controllare le piante vicine nel tentativo di monopolizzare il territorio e i nutrienti disponibili. Dai numerosi esempi di comunicazione e interazione tra piante, è chiaro che quest'ultime partecipino attivamente alla formazione delle loro comunità.

1.3. Movimento

Le considerazioni e gli studi finora discussi portano a concludere che le piante siano capaci nella codifica, elaborazione e utilizzo delle informazioni ricavate dall'ambiente tramite specifiche modalità sensoriali, che tra le altre funzioni, direzionano anche il movimento della pianta in base a differenti esigenze.

1.3.1 I tropismi

I movimenti determinati dall'azione di uno stimolo esterno nelle piante sono definiti *tropismi* e se ne distinguono alcuni in base ai tipi di stimoli, tra quali vi sono la luce, la gravità, l'acqua e il tatto. I primi studiosi ad occuparsi del tropismo furono Darwin e Darwin (1880), che si interrogarono sui movimenti delle piante osservando come esse si muovano in direzione della luce. Nel loro esperimento, i due studiosi dimostrarono come la flessione verso la luce (i.e., *fototropismo*) non era data dalla fotosintesi, ma dalla capacità di percepire gli stimoli luminosi. Lo fecero ponendo alcune piante di *Phalaris canariensis* L. in una stanza totalmente buia, che veniva poi illuminata da una piccola lampada a gas posta a distanza di 4 metri dal vaso in modo che la luce risultasse molto bassa. Le piante si inclinarono verso questa lieve luce dopo soltanto tre ore e curvandosi sempre allo stesso modo e nello stesso punto del corpo della pianta, all'altezza di 3 centimetri dalla sua estremità superiore. Questo dato li portò a ripetere lo stesso esperimento, ma con un'ulteriore manipolazione sperimentale, per controllare in che modo e tramite quali parti anatomiche della pianta avvenisse il fototropismo. Vi erano cinque condizioni: una prima pianta non veniva sottoposta a nessun trattamento e lasciata crescere liberamente (Figura 4a), a una seconda veniva recisa l'estremità superiore (Figura 4b), nella terza l'estremità veniva coperta con un cappuccio che non lasciava passare la luce (Figura 4c), la quarta invece veniva coperta con un cappuccio di vetro che quindi lasciava passare la luce e l'ultima pianta veniva coperta da un tubo nella parte centrale, lasciando invece libera l'estremità superiore (Figura 4e). La pianta non trattata, quella con il cappuccio trasparente e quella coperta solo nella parte centrale, si piegavano verso la luce; mentre ciò non avveniva nella piantina coperta dal cappuccio a prova di luce e in quella con l'estremità tagliata, mostrando quindi come questo particolare tropismo sia la conseguenza della percezione della luce da parte del germoglio superiore della pianta, che direziona il corpo centrale in direzione della fonte luminosa.

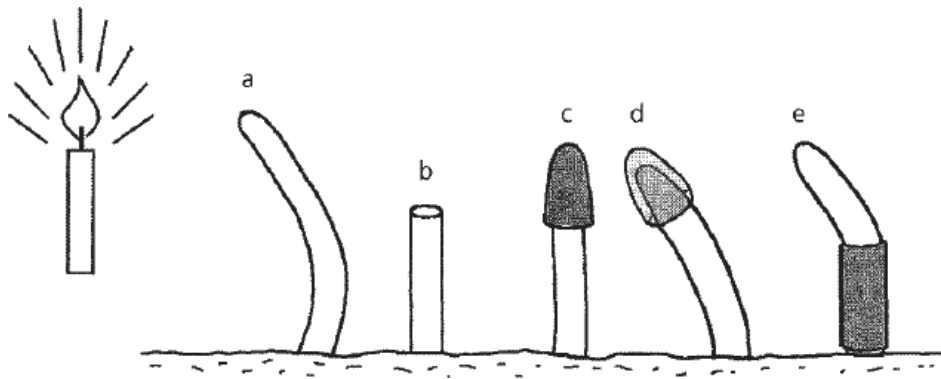


Figura 4. Illustrazione schematica delle cinque condizioni sperimentali effettuate sulle piante di *Phalaris canariensis* L. nell'esperimento di Darwin e Darwin (1880) (Chamotivz, 2012)

Un tipo di fototropismo, tipicamente presente negli steli e nei fiori, è l'*eliotropismo*, come avviene ad esempio nelle piante di girasole (*Helianthus annuus*). I girasoli non ancora maturi seguono il movimento del sole, inclinandosi da est verso ovest con l'avanzare del giorno, e riorientandosi verso est durante la notte; mentre una volta che il fiore è giunto a completa maturazione, stabilisce un orientamento stabile rivolto verso est per aumentare la temperatura del fiore, rendendolo più attraente per gli insetti impollinatori (Atamian et al., 2016).

Il *gravitropismo* descrive la crescita della pianta in risposta alla forza di gravità. In generale, le radici delle piante crescono in direzione dell'attrazione della gravità, verso il basso (*gravitropismo positivo*), mentre i germogli crescono nella direzione opposta, verso l'alto (*gravitropismo negativo*), mentre il *gravitropismo trasversale* è quello che si osserva in rami e radici secondari, che tendono a svilupparsi orizzontalmente (Knight, 1806). Poiché la direzione e l'entità della gravità sono approssimativamente costanti sulla superficie terrestre, il gravitropismo può essere considerato come una forma di controllo della postura, attivato dal rilevamento dell'inclinazione degli organi dell'intera pianta rispetto alla direzione della gravità (Morita, 2010). Per cui, se rovesciassimo lateralmente un vaso contenente una pianta, dopo un certo lasso temporale quest'ultima tenderà a riallineare il proprio corpo in modo da svilupparsi verticalmente (Castiello, 2019).

Il *tigmotropismo* invece fa riferimento alla crescita della pianta in risposta a stimoli tattili o al contatto. Un esempio di questo tropismo è il comportamento delle piante rampicanti, dove i viticci, cioè delle appendici filiformi, si avvolgono spiralmente intorno ad un oggetto con cui sono entrate in contatto, al fine di trovare un sostegno per la loro crescita (Castiello, 2019). Jaffe e Galston (1968) hanno descritto tre diverse tipologie di

movimento dei viticci. La prima, la circumnutazione, avviene durante il normale sviluppo del viticcio, e svolge una funzione esplorativa dell'ambiente alla ricerca di un sostegno adeguato a cui avvolgersi. La seconda, l'avvolgimento per contatto (*contact coiling*), avviene quando il viticcio entra in contatto con il supporto e prolunga la sua estremità per avvolgerlo. L'ultima è l'avvolgimento libero, che avviene quando il viticcio non riesce ad entrare in contatto con l'oggetto e ruota sul suo stesso asse, assumendo una forma a spirale.

1.3.2 Le nastie e la circumnutazione

Oltre ai tropismi, vi è una seconda categoria di movimenti, ovvero le *nastie*. Le nastie sono dei movimenti di crescita in risposta a uno stimolo esterno, ma la direzione e la tipologia della risposta non sono orientate dallo stimolo, piuttosto, dipendono dalla struttura dell'organismo vegetale. Anche in questo caso, a seconda del tipo di stimolo, vi sono varie nastie, come ad esempio le variazioni di luce (*nictinastia*), le variazioni di temperatura (*termonastie*) e il contatto (*tigmonastia*). Un tipo di *tigmonastia* è la chiusura delle foglie della *Mimosa pudica* descritto nel capitolo 1.1.2, mentre un esempio di *nictinastia* è la chiusura dei fiori durante la notte (Prokop e Fedor, 2016). Alla base dei movimenti delle piante, secondo Darwin e Darwin (1881) vi sarebbe la *circumnutazione*. La circumnutazione è un movimento elicoidale, in cui la pianta ruota attorno ad un asse centrale durante la crescita. Dipende da alcuni parametri, come la luce, la temperatura, sostanze chimiche e può dipendere anche dalla morfologia della pianta (Stolarz, 2009), ed è anche regolata dall'orologio circadiano e mostra ritmi giornalieri e infradiani (Buda et al., 2003). Anche in questo caso, vi è un'ampia variabilità, come ad esempio la direzione in senso orario o antiorario a seconda della specie (Millet et al., 1996). A causa del loro carattere endogeno, le circumnutazioni possono essere modificate da fattori interni ed esterni e possono fungere da indicatori del comportamento delle piante (Stolarz, 2009). Laddove negli animali l'attività motoria è il parametro che definisce il comportamento, le circumnutazioni possono essere considerate come un analogo vegetale e, quindi, una manifestazione del comportamento delle piante (Stolarz, 2009).

1.3.3 I movimenti di reach-to-grasp e l'analisi cinematica

Gli studi fin qui esposti suggeriscono una capacità da parte delle piante di direzionare dei movimenti verso stimoli esterni con la finalità di soddisfare dei bisogni (come la ricerca di un sostegno a cui aggrapparsi). Questo porta a ipotizzare che la pianta possa pianificare questi movimenti di raggiungimento e prensione (*reach-to-grasp*), così come avviene negli uomini e in altri animali.

L'analisi cinematica misura movimenti complessi all'interno di uno schema di riferimento spaziale, in cui la coordinata *y* esprime la componente verticale, la coordinata *x* la componente laterale-mediale e la coordinata *z* la componente anteriore-posteriore. Questo tipo di analisi riesce a rivelare come specifici parametri del movimento si modulino rispetto alle proprietà di un oggetto. In un recente studio (Guerra et al., 2019), è stato rilevato che la pianta di *Pisum sativum* L., oltre a percepire il supporto a cui aggrapparsi, ridimensiona il movimento in base alle sue caratteristiche strutturali. I cirri si muovono specificatamente in direzione di questo supporto, dimostrando una grande sofisticatezza dei movimenti in funzione dell'obiettivo specifico da raggiungere, adeguando la velocità di picco e l'apertura massima dei cirri in base allo spessore dello stimolo: velocità ed estensione dell'apertura dei cirri sono anticipate per gli stimoli più spessi rispetto a quelli più sottili (Guerra et al., 2019). In questo senso è possibile notare una similitudine con i movimenti delle nostre mani che, mentre si spostano in direzione di un oggetto, anticipano la loro configurazione prima dell'effettivo contatto con un oggetto (Marteniuk et al., 1990). Per di più, le piante rampicanti hanno sviluppato un meccanismo di accuratezza motoria per migliorare la precisione del loro movimento, in grado di apportare correzioni man mano che il movimento avviene, per mezzo di sotto-movimenti di tipo secondario (Ceccarini et al., 2021). La produzione di questi sotto-movimenti, inoltre, aumenta quando il compito richiede maggiore precisione (Ceccarini et al., 2021).

I risultati di questi esperimenti indicano che, proprio come gli animali, le piante rampicanti sembrano fare affidamento su meccanismi sensoriali per raggiungere uno stimolo (Guerra et al., 2021). Il movimento delle piante sembra dunque lontano dall'essere un semplice meccanismo causa-effetto, ma piuttosto sembra essere opportunamente pianificato, controllato ed eventualmente corretto (Ceccarini et al., 2021).

CAPITOLO 2 LO STUDIO SPERIMENTALE

2.1 Le ipotesi sperimentali

Come è già noto da studi effettuati con umani e animali, non sono le caratteristiche dello stimolo a variare la cinematica, ma anche le caratteristiche del contesto hanno un ruolo: ad esempio, sono state trovate differenze tra un contesto competitivo e uno cooperativo (Georgiou et al, 2007). Negli umani è stato dimostrato che in un contesto competitivo aumenta la velocità (Becchio et al., 2008). In questo studio è stato quindi installato un set sociale, dove erano presenti due piante nello stesso vaso. Scopo del presente studio è l'analisi sistematica degli aspetti caratterizzanti il movimento di prensione in un contesto sociale di tipo competitivo. Le variabili dipendenti per testare l'ipotesi sperimentale sulla base di precedenti studi cinematici (Simonetti et al., 2021) circa il movimento di prensione nelle piante di *Pisum sativum* sono: (i) le traiettorie spaziali dei punti di riferimento considerati; (ii) durata del movimento; (iii) la velocità massima dei viticci; (iv) la percentuale di tempo in cui la velocità massima dei viticci è stata raggiunta durante la circumnutazione; (v) la durata media delle circumnutazioni, (vi) rotazione in senso orario o antiorario, (vii) la distanza del centro della circumnutazione dallo stimolo. All'interno della condizione sociale sono state anche considerate le potenziali differenze cinematiche tra la pianta "vincitrice" e quella "perdente", in particolare quella che per prima ha colto lo stimolo e quella che ha rinunciato, rispettivamente.

2.2 Il metodo

2.2.1 Soggetti e condizioni sperimentali

Per questo studio, sedici piante di pisello (*Pisum sativum* var. *saccharatum* cv Carouby de Maussane) sono state scelte come soggetti sperimentali (Tabella 1). I piselli sono piante annuali facenti parte della famiglia delle Fabaceae, che presentano dei filamenti, detti viticci, che la pianta utilizza per ancorarsi ad un supporto. Le piante sono state assegnate casualmente alle diverse condizioni sperimentali considerate.

Tabella 1. *Descrizione dei soggetti.*

Condizioni sperimentali	
N°	16
Periodo di germinazione	6 gg
Età	15.5 gg (± 3.5 ; 12 – 23)

Nota. Il periodo di germinazione e l'età sono espressi in giorni. I valori si riferiscono alla mediana. La deviazione mediana assoluta è indicata tra parentesi.

2.2.2 *Apparato sperimentale e procedura*

Come stimolo (i.e., il supporto), si è fatto uso di un palo di legno di 60 cm di altezza e 1,2 cm di diametro (Figura 1). La porzione di stimolo interrata era di 7 cm, mentre la porzione fuori dalla terra era di 53 cm. Il palo è stato posizionato a una distanza di 12 cm dalla prima foglia unifogliata della pianta. Sono state considerate due condizioni sperimentali (Figura 1): (i) condizione individuale, in cui la pianta cresceva individualmente, senza altri esemplari; e (ii) condizione sociale, in cui due piante crescevano insieme, all'interno di uno stesso vaso. I trattamenti sono stati replicati otto volte, assegnando i vasi in modo casuale alle otto camere di crescita (Cultibox SG combi 80x80x160 cm), in cui la crescita delle piante avveniva in modo controllato. La temperatura interna delle camere di crescita era mantenuta costante a 26° tramite l'utilizzo di un estrattore d'aria termoregolatore (i.e., TT125; Ø 125 mm; max 280 MC/H) insieme a un ventilatore di induzione d'aria (i.e., Blauberg Tubo 100 - 102m³/h). La combinazione di queste due ventole consentiva una circolazione dell'aria costante all'interno dei box, con un tempo di permanenza medio dell'aria di 60 secondi. Le ventole sono state posizionate in modo tale che la circolazione dell'aria non interferisse con i movimenti naturali delle piante. L'illuminazione veniva fornita da lampade a LED (i.e., 100W LED-lighting VT-911 V-TAC) poste a una distanza di 50 cm sopra i vasi. Al fine di riprodurre il ciclo luce-buio giornaliero, un timer (i.e., Relay timer 5-ways Green power Nutriculture) gestiva l'accensione (h 5:45 di mattina) e lo spegnimento (h 17:00 della sera). La pellicola riflettente in Mylar® delle pareti della camera ha consentito una migliore uniformità nella distribuzione della luce.

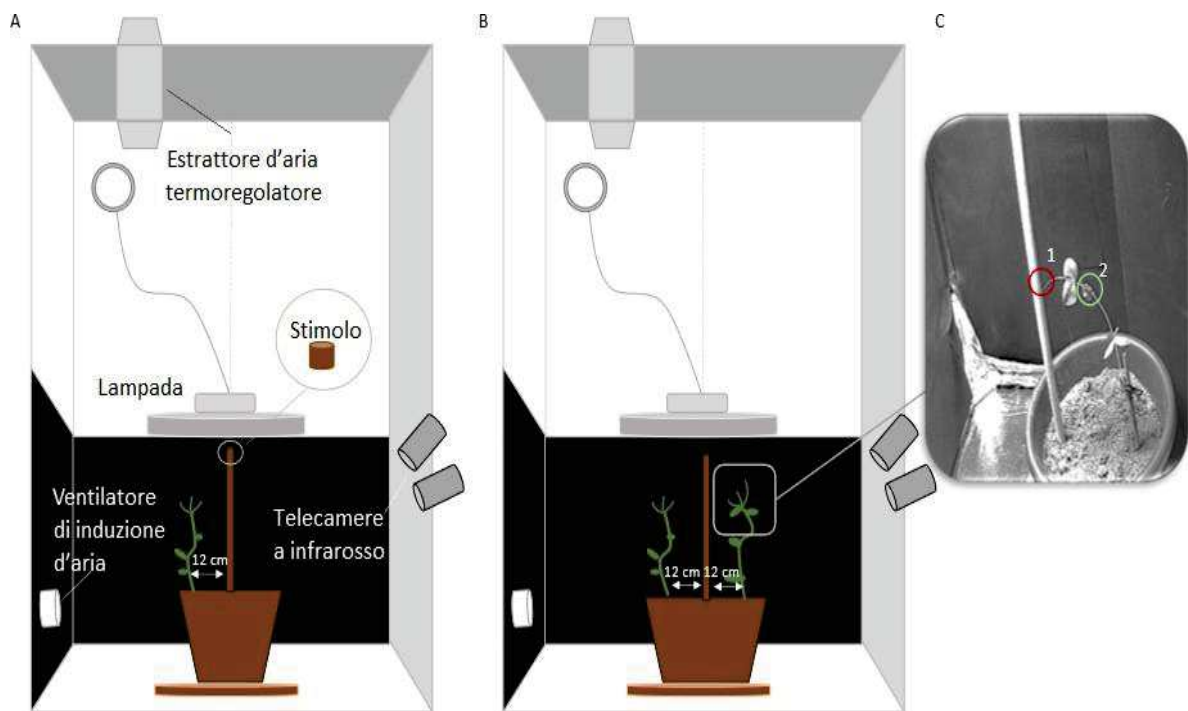


Figura 5. Rappresentazione grafica dell'assetto sperimentale per la condizione individuale (A) e per la condizione sociale (B). In foto sono, rispettivamente, rappresentati (C): il cirro (1) e l'apice (2).

I semi sono stati fatti germogliare in carta assorbente per sei giorni: da questi, sono state selezionate le piante sane e della stessa altezza, che sono state successivamente trapiantate. A seconda della condizione sperimentale, sono stati utilizzati due tipi di vasi cilindrici: per la condizione individuale il vaso aveva un diametro di 20 cm e un'altezza di 20 cm; per la condizione sociale invece, il vaso aveva un diametro di 30 cm e un'altezza di 14 cm. I vasi sono stati riempiti con sabbia silicea (tipo 16SS, di dimensione 0.8/1.2 mm) all'interno dei quali le piante venivano posizionate in modo tale che il germoglio presentasse i cotiledoni (i.e., prima e seconda foglia primordiali, già presenti nell'embrione) diretti verso la posizione in cui sarebbe stato collocato lo stimolo. All'inizio di ogni trattamento, i vasi per la condizione individuale sono stati annaffiati e fertilizzati (Murashige e Skoog Basal Salt Micronutrient Solution; 10x, liquido). Per la condizione sociale, sia il volume del terreno che la quantità di soluzione sono stati raddoppiati in modo da mantenere le stesse condizioni di fertilizzazione per le due piante. Le piante venivano annaffiate tre volte a settimana.

2.2.3 Videoregistrazione e raccolta dati

In ciascuna camera di crescita era posizionata una coppia di telecamere a infrarossi RGB (i.e., IP 2.1 Mpx outdoor varifocal IR 1080P) a 110 cm dal suolo, distanziate di 45 cm per registrare immagini stereoscopiche della pianta. Le telecamere sono state collegate tramite cavi ethernet a un router wireless a 10 porte (es. D-link Dsr-250n) collegato tramite Wi-Fi a un PC, mentre il processo di acquisizione e salvataggio dei *frame* (i.e., singole immagini fisse che compongono il video in movimento) è stato controllato dal software CamRecorder (Ab.Acus SRL). Per fare in modo di aver un maggior contrasto tra i punti di riferimento anatomici dei piselli e lo sfondo, è stato fissato del velluto di feltro nero su alcuni settori delle pareti delle camere e gli stimoli di legno sono stati scuriti con del carbone. I parametri intrinseci, estrinseci e di distorsione dell'obiettivo di ciascuna fotocamera sono stati stimati utilizzando l'applicazione Matlab Camera Calibrator. La profondità dalle singole immagini è stata estrapolata scattando 20 foto di una scacchiera (lato del quadrato di 18 mm, 10 colonne, 7 righe) effettuate dalle due telecamere, da diverse angolazioni e distanze, in condizioni di luce naturale non diretta. La stessa scacchiera è stata impiegata per la calibrazione stereoscopica, ponendola al centro della camera di crescita. Ogni telecamera scattava un *frame* ogni 3 minuti, permettendo la raccolta di un vasto numero di immagini. Un software creato ad hoc (Ab.Acus SRL) sviluppato da Matlab è stato utilizzato per posizionare i *marker* (i.e., dei marcatori utilizzati nelle analisi cinematiche) in ogni *frame* e tracciarne la posizione sulle immagini acquisite dalle due telecamere per ricostruire la traiettoria 3D di ciascun *marker*. Ogni telecamera scattava un fotogramma ogni 3 minuti, raccogliendo un grande numero di immagini. Sono stati analizzati i viticci che si sviluppano dal nodo considerato. Quando la pianta coglieva lo stimolo, veniva esaminata la foglia arrotolata; mentre nei casi in cui non si verificava alcuna presa, veniva esaminato l'ultimo nodo contando dalla base della pianta. L'intervallo temporale del movimento, congiuntamente alle analisi delle immagini, partiva da quei *frame* da cui i viticci della foglia considerata erano visibili dall'apice e finiva nei *frame* in cui i viticci della foglia iniziavano ad avvolgersi intorno allo stimolo, o nei *frame* in cui i viticci rimanevano ne distanti. Le procedure di tracciamento sono state inizialmente eseguite in automatico dall'algoritmo Kanade-Lucas-Tomasi (KLT) sui fotogrammi acquisiti da ciascuna telecamera, dopo la rimozione della distorsione. Successivamente, le immagini presenti in questo intervallo venivano analizzate in differita, mediante una specifica interfaccia grafica di Matlab (Math Works, US) tramite il quale i markers erano posizionati manualmente nei punti anatomici

più significativi, ovvero l'apice e i viticci, fondamentali per l'analisi del movimento della pianta. Inoltre, i *marker* erano posizionati anche su punti fissi come lo stimolo (rispettivamente nella parte alta e bassa) e il fondo dello stelo; sulla seconda foglia e sull'internodo invece, come punti di riferimento. Il posizionamento dei *marker* tramite l'interfaccia grafica permetteva di ottenere le coordinate tridimensionali di questi punti di riferimento. La traiettoria 3D di ciascun *marker* tracciato è stata calcolata triangolando le traiettorie 2D ottenute dalle due fotocamere.

2.3 I risultati

Di seguito verranno riportati i risultati dell'esperimento riguardanti solo la condizione considerata da questa tesi, ovvero di pianta vincitrice contro pianta perdente. Non verranno presentati e discussi i risultati circa il confronto tra la condizione individuale e sociale.

Ampiezza della velocità massima di circumnutazione

La velocità massima raggiunta dai viticci durante la circumnutazione tra la condizione vincitore ($\mu_{winner} = 4,431 \text{ mm/min} \pm 0,83$) e perdente ($\mu_{loser} = 2,918 \text{ mm/min} \pm 0,95$), è stata $\beta = 1,52 \text{ mm/min}$, con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra $-0,908$ e $4,09 \text{ mm/min}$. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè la probabilità che la velocità massima dei viticci fosse maggiore per il perdente rispetto al vincitore) era del 9,9%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che la velocità massima dei viticci fosse alta per il vincitore) era del 90,1%.

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

La percentuale di tempo di movimento in cui il picco di velocità massima raggiunto dai viticci durante la circumnutazione tra la condizione vincitore ($\mu_{winner} = 71,37\% \pm 7,133$) e perdente ($\mu_{loser} = 57,41\% \pm 11,158$), era $\beta = 13,9 \%$ con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra $-12,2$ e $39,9\%$. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè la probabilità che la velocità massima dei viticci fosse raggiunta prima dal perdente rispetto al vincitore) era del 12,5%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che la velocità massima dei viticci fosse maggiore per la condizione vincitore) era dell'87,5%.

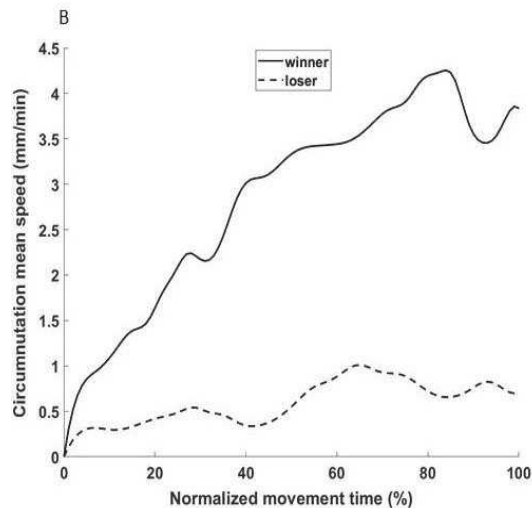


Figura 6. La velocità dei viticci è in scala rispetto al contesto. Il grafico mostra l'ampiezza e il momento in cui si è verificata la velocità massima per il vincitore e il perdente all'interno della condizione sociale. Le frecce indicano l'occorrenza temporale della massima velocità di picco come percentuale della durata del movimento. Si noti che l'ampiezza della velocità di picco durante la circumnutazione si verifica prima per la pianta perdente che per la pianta vincitrice.

Durata media delle circumnutazioni

La durata media delle circumnutazioni tra la condizione vincitore ($\mu_{winner} = 89,53 \text{ min} \pm 7,098$) e quella perdente ($\mu_{loser} = 99,78 \text{ min} \pm 11,778$) è stata $\beta = -10,3 \text{ min}$ con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra da $-37,5$ a $17,5 \text{ min}$. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè la durata media delle circumnutazioni fosse maggiore per il perdente che per il vincitore) era del 79,4 %, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che la durata media delle circumnutazioni fosse maggiore per il vincitore) era del 20,6%.

Centro della circumnutazione e sua distanza dallo stimolo

Il centro delle circumnutazioni e la sua distanza dallo stimolo tra la condizione vincitore ($\mu_{winner} = 88,36 \text{ mm} \pm 6,82$) e perdente ($\mu_{loser} = 115,33 \text{ mm} \pm 8,33$), era $\beta = -27 \text{ mm}$ con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra $-48,2$ e $-5,71 \text{ mm}$. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè il centro della circumnutazione era più distante dallo stimolo per il perdente che per il vincitore) era del 99%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che il centro della circumnutazione fosse più distante dallo stimolo per il vincitore) era dell'1%.

CAPITOLO 3

DISCUSSIONE

I risultati delle variabili considerate per questo esperimento mostrano come ci siano delle differenze significative nelle velocità dei movimenti delle coppie di piante: infatti, la pianta vincitrice raggiunge velocità più elevate rispetto alla perdente, raggiungendo il picco di velocità massima successivamente alla perdente. Inoltre, la pianta vincitrice ha una durata media delle circumnutazioni inferiore e si mantiene sempre vicino allo stimolo rispetto alla perdente. Questi risultati potrebbero essere interpretati tenendo conto del comportamento degli individui in contesti competitivi: come anticipato nel paragrafo 1.2.1, le piante competono tra di loro per le risorse, come luce, nutrienti, spazio per la crescita ed espansione delle radici nel suolo. La competizione è strettamente legata al destino della distribuzione di ogni specie: Charles Darwin (1859), ispirato dall'opera di Thomas R. Malthus (1798), espose il concetto di "lotta per l'esistenza", che si basava sul fatto che le popolazioni umane tendono a mantenersi stabili in un certo equilibrio numerico, laddove le popolazioni tendono a crescere più velocemente di quanto non facciano le risorse disponibili per la loro sopravvivenza, ritrovandosi conseguentemente a dover competere per raggiungere l'adulità e potersi riprodurre. Questa osservazione poteva essere applicata anche al mondo animale e vegetale.

Quindi, nel nostro esperimento, sarebbe proprio la competizione tra le due piante poste nello stesso vaso a causare un diverso comportamento motorio. Il setting sperimentale di questa ricerca mette appunto a confronto i due diversi pattern di movimento, che sembrano tra loro opposti: questa caratteristica riporta alla teoria dei giochi di Von Neumann (1944), che tenta di dare una spiegazione circa il comportamento degli individui quando si trovano in una situazione che porta alla spartizione o alla vincita di risorse desiderate, laddove la strategia di un agente si basa su ciò che fa l'altro agente. Nel nostro esperimento, la pianta perdente, avendo meno chance di aggrapparsi allo stimolo rispetto alla vincitrice, che risulta essere più veloce, ne rimane più lontana dal supporto per risparmiare energie e probabilmente anche per ricercare altri supporti.

CAPITOLO 4

CONCLUSIONE

Questa ricerca vuole essere un primo tentativo di sistematizzare e misurare la cinematica del movimento delle piante rampicanti per ricondurla a specifiche attitudini comportamentali. Sono state indagate diverse variabili circa il pattern motorio delle due piante, da cui sono emerse differenze comportamentali rappresentate dalle diverse velocità, modalità di circumnutazione e distanze mantenute dallo stimolo. Le differenze rilevate portano ad ipotizzare la presenza negli organismi vegetali di ulteriori capacità cognitive atte all'ottimizzazione della propria sopravvivenza, oltre a quelle già note illustrate nei precedenti capitoli. Inoltre, queste capacità sono contestualizzate specificatamente in un contesto sociale, sottolineando un ulteriore aspetto riguardante la cognizione di altri individui. I risultati di questa ricerca hanno indicato come le piante presentino modifiche del proprio comportamento motorio che permettono loro la pianificazione ed esecuzione di movimenti precisi e adattati al contesto, funzionali al soddisfacimento delle proprie necessità. Quindi, si può pensare che le piante di pisello non solo riuscirebbero a percepire la presenza di altre piante, ma adatterebbero anche il loro comportamento di conseguenza.

Lo studio di questi comportamenti nei vegetali può essere un importante spunto per lo sviluppo di future ricerche volte ad indagare e comprendere maggiormente le capacità delle piante, riducendo sempre di più la distanza di questi organismi dal mondo animale, modificando così le credenze circa l'esclusività di alcuni comportamenti e competenze, da sempre attribuite solo ad animali e umani. Tuttavia, sono necessari ulteriori studi per analizzare maggiormente le modalità sensoriali implicate nei movimenti delle piante. Per ora, quanto risulta evidente anche da precedenti studi effettuati in questo filone di ricerca, è che nonostante l'assenza di un sistema nervoso centrale, le piante sono capaci di movimenti opportunamente controllati e programmati volti all'incremento delle possibilità di sopravvivenza e che gli organismi vegetali siano capaci di comportamenti cognitivamente guidati.

BIBLIOGRAFIA

- Abramson CI and Chicas-Mosier AM (2016) Learning in Plants: Lessons from *Mimosa pudica*. *Front. Psychol.* 7:417.
- Aerts, R., Boot, R. G. A., & van der Aart, P. J. M. (1991). The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia*, 87(4), 551–559.
- Atamian, H. S., Creux, N. M., Brown, E. A., Garner, A. G., Blackman, B. K., & Harmer, S. L. (2016). Circadian regulation of sunflower heliotropism, floral orientation, and pollinator visits. *Science*, 353(6299), 587–590.
- Atkinson, Rita L., et al. *Atkinson & Hilgard's Introduzione alla psicologia*. 16. ed., Piccin, 2017.
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2009). Plant neurobiology: from stimulus perception to adaptive behavior of plants, via integrated chemical and electrical signaling. *Plant signaling & behavior*, 4(6), 475-476.
- Barto, E. K., Weidenhamer, J. D., Cipollini, D., & Rillig, M. C. (2012). Fungal superhighways: Do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science*, 17(11), 633–637.
- Becchio, C., Sartori, L., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2008). Both your intention and mine are reflected in the kinematics of my reach-to-grasp movement. *Cognition*, 106(2), 894–912.
- Biedrzycki, M. L., & Bais, H. P. (2010). Kin recognition in plants: A mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4123–4128.
- Biedrzycki, M. L., Jilany, T. A., Dudley, S. A., & Bais, H. P. (2010). Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative & Integrative Biology*, 3(1), 28–35.
- Bonato, B. & Castiello, U. (2020). Dagli abeti ai piselli. Storie di ordinaria resilienza. *Psiche, Rivista di cultura psicoanalitica*, pp. 113-121.
- Broz, A. K., Broeckling, C. D., De-la-Peña, C., Lewis, M. R., Greene, E., Callaway, R. M., Sumner, L. W., & Vivanco, J. M. (2010). Plant neighbor identity influences plant biochemistry and physiology related to defense. *BMC Plant Biology*, 10(1), 115.
- Buda, A., Zawadzki, T., Krupa, M., Stolarz, M., & Okulski, W. (2003). Daily and infradian rhythms of circumnutation intensity in *Helianthus annuus*. *Physiologia Plantarum*, 119(4), 582–589.
- Burnet, F. M. (1971). “Self-recognition” in Colonial Marine Forms and Flowering Plants in relation to the Evolution of Immunity. *Nature*, 232(5308), 230–235.

- Butterfield, B. J., Cavieres, L. A., Callaway, R. M., Cook, B. J., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Pugnaire, F. I., Schöb, C., Xiao, S., Zaitchek, B., Anthelme, F., Björk, R. G., Dickinson, K., Gavián, R., Kanka, R., Maalouf, J.-P., Noroozi, J., Parajuli, R., ... Brooker, R. W. (2013). Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecology Letters*, 16(4), 478–486.
- Callaway, R. M., & Mahall, B. E. (2007). Family roots. *Nature*, 448(7150), 145–146.
- Callaway, R.M. (2007) *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht.
- Casper, B. B., & Jackson, R. B. (1997). Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 545–570.
- Cavieres, L. A., & Badano, E. I. (2009). Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, 97(6), 1181–1191.
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2020). Speed-accuracy trade-off in plants. *Psychonomic bulletin & review*, 27(5), 966–973.
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2021). On-line control of movement in plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 564, 86–91.
- Chamovitz, D. (2012). *What a plant knows: a field guide to the senses*. Scientific American/Farrar, Straus and Giroux.
- Cipollini, D., Rigsby, C. M., & Barto, E. K. (2012). Microbes as Targets and Mediators of Allelopathy in Plants. *Journal of Chemical Ecology*, 38(6), 714–727.
- Crepy, M. A., & Casal, J. J. (2015). Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytologist*, 205(1), 329–338.
- Darwin, C., & Darwin, F. (1881). *The power of movement in plants*. D. Appleton.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1st ed.), London: John Murray, p. 502.
- Dudley, S. A. (2015). Plant cooperation. *AoB PLANTS*, 7, plv113.
- Dudley, S. A., & File, A. L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), 435–438.
- E. Gianoli, F. Carrasco-Urra, Leaf Mimicry in a Climbing Plant Protects against Herbivory, *Current Biology*, Volume 24, Issue 9, 2014, Pages 984-987.

- F. Baluška, S. Mancuso, Vision in Plants via Plant-Specific Ocelli?, *Trends in Plant Science*, Volume 21, Issue 9, 2016, Pages 727-730.
- Flores-Martinez, A., Ezcurra, E., & Sanchez-Colon, S. (1994). Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*.
- Freud, S. (1920) One of the Difficulties of Psycho-Analysis. *International Journal of Psychoanalysis*. 1:17-23
- G. Haberlandt. (1905). Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. *Science*, Pp. 142, pl. 4.
- Gagliano, M. (2013). Green symphonies: A call for studies on acoustic communication in plants. *Behavioural Ecology*, 24(4), 789–796.
- Gagliano, M., Mancuso, S., & Robert, D. (2012). Towards understanding plant bioacoustics. *Trends in Plant Science*, 17(6), 323–325.
- Gagliano, M., Renton, M., Depczynski, M. et al. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia* 175, 63–72 (2014).
- Gavelis, G., Hayakawa, S., White III, R. et al. Eye-like ocelloids are built from different endosymbiotically acquired components. *Nature* 523, 204–207 (2015).
- Georgiou, I., Becchio, C., Glover, S., & Castiello, U. (2007). Different action patterns for cooperative and competitive behaviour. *Cognition*, 102(3), 415–433.
- Giovannetti, M., Avio, L., Fortuna, P., Pellegrino, E., Sbrana, C., & Strani, P. (2006). At the Root of the Wood Wide Web. *Plant Signaling & Behavior*, 1(1), 1–5.
- Giovannetti, M., Azzolini, D., & Citernesi, A. S. (1999). Anastomosis Formation and Nuclear and Protoplasmic Exchange in Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(12), 5571–5575.
- Giovannetti, M., Sbrana, C., Strani, P., Agnolucci, M., Rinaudo, V., & Avio, L. (2003). Genetic Diversity of Isolates of *Glomus mosseae* from Different Geographic Areas Detected by Vegetative Compatibility Testing and Biochemical and Molecular Analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(1), 616–624.
- Guerra, S., Bonato, B., Wang, Q., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2022). Kinematic Evidence of Root-to-Shoot Signaling for the Coding of Support Thickness in Pea Plants. *Biology*, 11(3), 405.

- Guerra, S., Bonato, B., Wang, Q., Ceccarini, F., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2021). The coding of object thickness in plants: When roots matter. *Journal of Comparative Psychology*, 135(4), 495–504.
- Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., D'Amico, E., Gómez, A., Massaccesi, S., Ceccarini, F., & Castiello, U. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific Reports*, 9(1), 16570.
- Hallé, F. (2013). Plaidoyer pour l'arbre. *Revue du MAUSS*, (2), 27-29.
- Harley, C. D. G., & Bertness, M. D. (1996). Structural Interdependence: An Ecological Consequence of Morphological Responses to Crowding in Marsh Plants. *Functional Ecology*, 10(5), 654–661.
- Haswell, E. S., Peyronnet, R., Barbier-Brygoo, H., Meyerowitz, E. M., & Frachisse, J.-M. (2008). Two MscS homologs provide mechanosensitive channel activities in the Arabidopsis root. *Current Biology: CB*, 18(10), 730–734.
- He, Q., Bertness, M. D., & Altieri, A. H. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16(5), 695–706.
- Heil, M., & Bueno, J. C. S. (2007). Herbivore-Induced Volatiles as Rapid Signals in Systemic Plant Responses. *Plant Signaling & Behavior*, 2(3), 191–193.
- Heil, M., & Silva Bueno, J. C. (2007). Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5467–5472.
- Holzapfel, C., & Mahall, B. (1999). Bidirectional Facilitation and Interference between Shrubs and Annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80, 1747–1761.
- Huey, R. B., Carlson, M., Crozier, L., Frazier, M., Hamilton, H., Harley, C., Hoang, A., & Kingsolver, J. G. (2002). Plants Versus Animals: Do They Deal with Stress in Different Ways?1. *Integrative and Comparative Biology*, 42(3), 415–423.
- Jaffe, M. J., & Galston, A. W. (1968). The Physiology of Tendrils. *Annual Review of Plant Physiology*, 19(1), 417–434.
- Jeong, M.-J., Shim, C.-K., Lee, J.-O., Kwon, H.-B., Kim, Y.-H., Lee, S.-K., Byun, M.-O., & Park, S.-C. (2008). Plant gene responses to frequency-specific sound signals. *Molecular Breeding*, 21(2), 217–226.
- Knight, T. (1806). On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. *Philos. Trans. Royal Society of London. Ser. B* 99:108–20.

- Koornneef, M., & Van der Veen, J. H. (1980). Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in *Arabidopsis thaliana* (L.) heyneh. *Theoretical and Applied genetics*, 58(6), 257-263.
- Körner, C. (2003) *Alpine Plant Life*, 2nd edn. Springer, Berlin.
- Mahall, B. E., & Callaway, R. M. (1991). Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88(3), 874–876.
- Mahall, B. E., & Callaway, R. M. (1996). Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 04 Vol. 83; Iss. 1.
- Malthus, T. R. (1789) *An Essay On The Principle Of Population* (1st edition). Penguin Classics.
- Mancuso, S., & Viola, A. (2013). *Verde brillante: sensibilità e intelligenza del mondo vegetale*. Giunti.
- McIntire, E. J. B., & Fajardo, A. (2011). Facilitation within Species: A Possible Origin of Group-Selected Superorganisms. *The American Naturalist*, 178(1), 88–97.
- Miguel Segundo-Ortin, Paco Calvo, Are plants cognitive? A reply to Adams, *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, Volume 73, 2019, Pages 64-71.
- Millet B, Badot PM. Greppin H, Degli Agosti R, Bonzon M. The revolving movement mechanism in *Phaseolus*; New approaches to old questions. *Biorhythmicity* 1996; 77 – 98.
- Monshausen, G., & Gilroy, S. (2009). The exploring root growth responses to local environmental conditions. *Current opinion in plant biology*, 12, 766–772.
- Morita, M. T. (2010). Directional Gravity Sensing in Gravitropism. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1), 705–720.
- Nasrallah, J. B. (2002). Recognition and rejection of self in plant reproduction. *Science* (New York, N.Y.), 296(5566), 305–308.
- Penn, D. J., & Frommen, J. G. (2010). Kin recognition: An overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. In P. Kappeler (A c. Di), *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms* (pagg. 55–85). Springer.
- Prokop, P., & Fedor, P. (2016). Why do flowers close at night? Experiments with the Lesser celandine *Ficaria verna* Huds (Ranunculaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(3), 698–702.
- Reid, A. M., Lamarque, L. J., & Lortie, C. J. (2010). A systematic review of the recent ecological literature on cushion plants: Champions of plant facilitation. *Web Ecology*, 10(1), 44–49.

- Runyon, J. B., Mescher, M. C., & De Moraes, C. M. (2006). Volatile Chemical Cues Guide Host Location and Host Selection by Parasitic Plants. *Science*, 313(5795), 1964–1967.
- Ruther, J., & Kleier, S. (2005). Plant-plant signaling: Ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (Z)-3-hexen-1-ol. *Journal of Chemical Ecology*, 31(9), 2217–2222.
- Schöb, C., Butterfield, B. J., & Pugnaire, F. I. (2012). Foundation species influence trait-based community assembly. *The New Phytologist*, 196(3), 824–834.
- Simonetti, V., Bulgheroni, M., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Ceccarini, F., Bonato, B., Wang, Q., & Castiello, U. (2021). Can Plants Move Like Animals? A Three-Dimensional Stereovision Analysis of Movement in Plants. *Animals*, 11(7), 1854.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd Edition, Academic Press, London.
- Spinnler, H. (1996). La malattia di Alzheimer, in: *Manuale di neuropsicologia, normalità e patologia dei processi cognitivi*, a cura di Gianfranco Denes e Luigi Pizzamiglio, Bologna, Zanichelli, 1996, pp. 912-974.
- Stinson, K. A., Campbell, S. A., Powell, J. R., Wolfe, B. E., Callaway, R. M., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., & Klironomos, J. N. (2006). Invasive Plant Suppresses the Growth of Native Tree Seedlings by Disrupting Belowground Mutualisms. *PLOS Biology*, 4(5), e140.
- Stolarz, M. (2009). Circumnutation as a visible plant action and reaction. *Plant Signaling & Behavior*, 4(5), 380–387.
- Trewavas, A. (2003). Aspects of plant intelligence. *Annals of botany*, 92(1), 1-20.
- Trewavas, A. (2005). Plant intelligence. *Die Naturwissenschaften*, 92(9), 401–413.
- Volkov, A. G., Adesina, T., & Jovanov, E. (2007). Closing of venus flytrap by electrical stimulation of motor cells. *Plant Signaling & Behavior*, 2(3), 139–145.
- Volkov, A. G., Foster, J. C., Ashby, T. A., Walker, R. K., Johnson, J. A., & Markin, V. S. (2010). *Mimosa pudica*: Electrical and mechanical stimulation of plant movements. *Plant, Cell & Environment*, 33(2).
- Von Neumann, J., & Morgenstern, O. (1944). Theory of games and economic behavior. *Princeton University Press*.
- Wilson, J. B. (1988). Shoot Competition and Root Competition. *Journal of Applied Ecology*, 25(1), 279–296.
- Wolfe, B. E., Rodgers, V. L., Stinson, K. A., & Pringle, A. (2008). The invasive plant *Alliaria petiolata* (garlic mustard) inhibits ectomycorrhizal fungi in its introduced range. *Journal of Ecology*, 96(4), 777–783.