



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia dello Sviluppo e della Socializzazione e

Dipartimento di Psicologia Generale

**Corso di laurea triennale in Scienze Psicologiche dello sviluppo, della
personalità e delle relazioni interpersonali**

Elaborato finale

Il Linguaggio del Sottosuolo

The Language of the Underground

Relatrice

***Dr.ssa* Valentina Simonetti**

***Laureando* Francesco Tomat**

***Matricola* 2116127**

Anno Accademico 2025/2026

INDICE

INTRODUZIONE	4
CAPITOLO 1: La radice come possibile centro cognitivo: basi storiche e teoriche	
1.1 La "Root-Brain Hypothesis": da Darwin alle neuroscienze vegetali.....	5
1.2 Percezione ambientale e foraggiamento intelligente.....	7
1.3 Cognizione estesa e “cognitive offloading”.....	8
CAPITOLO 2: Meccanismi di comunicazione sotterranea	
2.1 La comunicazione vegetale.....	11
2.2 La rizosfera come interfaccia comunicativa.....	13
2.3 Il "Wood Wide Web".....	14
2.4 Segnali d'allarme, "Eavesdropping" e memoria immunitaria condivisa.....	15
2.5 Integrazione elettrofisiologica: il suolo come rete neurale?.....	16
CAPITOLO 3: Comportamenti sociali e riconoscimento del "Sé"	
3.1 il riconoscimento dei parenti (Kin Recognition).....	19
3.2 Memoria collettiva e allerta di sistema.....	20
3.3 Il processo decisionale distribuito nelle reti radicali.....	21
CONCLUSIONE	22
BIBLIOGRAFIA	24

ABSTRACT

Il presente elaborato analizza la complessità della comunicazione sotterranea nel regno vegetale, mettendo in discussione la visione tradizionale delle piante come organismi puramente passivi e sessili. Attraverso una revisione critica della letteratura scientifica internazionale, la tesi indaga il ruolo dell'apparato radicale non solo come organo di ancoraggio e nutrizione, ma anche come un centro di integrazione sensoriale e comunicazione. L'obiettivo principale è analizzare le radici come interfaccia primaria di interazione ambientale e sociale attraverso l'esplorazione di una forma di "cognizione aneurale" e distribuita.

Il percorso di indagine si articola partendo dal quadro teorico della root-brain hypothesis e dei modelli di cognizione estesa, per poi approfondire i meccanismi biologici associati alla comunicazione radicale e, di conseguenza, esaminare le implicazioni comportamentali di tali processi in contesti sociali. L'elaborato conclude che la comunicazione radicale non costituisce una semplice risposta fisiologica a stimoli isolati, bensì un processo cognitivo integrato e fondamentale per l'adattamento ecologico.

This thesis examines the complexity of underground communication within the plant kingdom, challenging the traditional paradigm of plants as purely passive and sessile organisms. Through a critical review of international scientific literature, this thesis investigates the role of the root system not merely as an organ for anchorage and nutrient uptake, but also as a center for sensory integration and communication. The primary objective is to analyze roots as the fundamental interface for environmental and social interaction through the exploration of a form of distributed, 'aneural cognition'. The inquiry develops from the theoretical framework of the root-brain hypothesis and models of extended cognition. It then proceeds with an in-depth examination of the

biological mechanisms associated with root communication and subsequently analyzes the behavioral implications of these processes within social contexts. The thesis concludes that root communication does not constitute a mere physiological response to isolated stimuli, but rather represents an integrated cognitive process fundamental to ecological adaptation.

INTRODUZIONE

Le piante costituiscono la stragrande maggioranza della biomassa terrestre, eppure la tradizione scientifica e filosofica occidentale le ha a lungo considerate organismi passivi, reattivi e privi di reale complessità comportamentale. Questa limitazione prospettica è stata definita "plant blindness", per indicare l'incapacità umana di riconoscere l'importanza biologica e la complessità degli organismi vegetali all'interno del proprio ambiente (Wandersee & Schussler, 1999). Tale pregiudizio cognitivo e culturale nasce in parte da un approccio neurocentrico che lega indissolubilmente la cognizione alla presenza di un sistema nervoso centrale (Segundo-Ortin & Calvo, 2023). Tuttavia, recenti evidenze di abilità cognitive in organismi con strutture nervose limitate o addirittura aneurali, hanno portato alla formulazione di teorie e definizioni più inclusive del concetto di cognizione (Baluška et al., 2022) non necessariamente dipendenti da architetture neurali umane o animali. Questa apertura ha determinato lo sviluppo di un nuovo settore interdisciplinare di indagine noto come "cognizione vegetale". La ricerca empirica ha tentato di dimostrare che le piante possiedono avanzate capacità di percezione, apprendimento, riconoscimento e comunicazione (Gagliano et al., 2016; Castiello, 2021). L'assenza di un cervello non implica un vuoto cognitivo, bensì riflette un'architettura decentralizzata in cui le funzioni cognitive sono distribuite in tutto il corpo dell'organismo. Il presente elaborato si propone di indagare una delle espressioni più complesse e affascinanti di questa "cognizione diffusa": la rete di comunicazione sotterranea mediata dall'apparato radicale. L'obiettivo principale di questa tesi è analizzare le basi chimiche e "sociali" che permettono questa comunicazione sotterranea.

CAPITOLO 1

La radice come possibile centro cognitivo: basi storiche e teoriche

Il superamento del paradigma neurocentrico richiede una riconsiderazione profonda degli organi vegetali, intesi non più come semplici strutture di sostentamento, ma come centri di elaborazione dell'informazione e interfacce cognitive in costante dialogo con l'ambiente. In questo capitolo verranno analizzati gli studi e le teorie che hanno indagato il potenziale cognitivo delle radici, partendo dalle intuizioni pionieristiche di Charles Darwin fino alle moderne prospettive della cognizione estesa e distribuita.

Tale inquadramento teorico risulta essenziale per delineare il raggio d'indagine della presente tesi: la natura intrinsecamente relazionale e comunicativa della vita vegetale. Sarà evidenziato come i processi di segnalazione radicale non rappresentino meri riflessi biochimici, ma costituiscano il fondamento di un vero e proprio sistema di comunicazione. Attraverso la capacità di percepire e integrare dati provenienti dal suolo, le piante instaurano network informativi complessi con i propri simili e con l'ecosistema circostante. La tesi centrale di questo capitolo è che l'apparato radicale funzioni come un sistema sensomotorio e comunicativo integrato, la cui attività cognitiva è il requisito indispensabile per mediare il rapporto sociale ed ecologico tra l'organismo e la complessità del mondo sotterraneo.

1.1 La "Root-Brain Hypothesis": da Darwin alle neuroscienze vegetali

L'origine del dibattito scientifico sulle capacità cognitive delle radici risale alla fine del XIX secolo, con la pubblicazione dell'opera *The Power of Movement in Plants* (1880) da parte di Charles Darwin e del figlio Francis. Attraverso una serie di esperimenti sulla crescita delle piante, i Darwin proposero una visione dell'apice radicale come elemento chiave per la navigazione nel suolo. Essi

osservarono che l'apice non solo è sensibile alla gravità, ma anche all'umidità, alla luce e alla pressione meccanica.

L'intuizione più rivoluzionaria dei Darwin risiede nella analogia conclusiva del loro trattato:

“l'apice radicale agisce in modo simile al cervello di alcuni animali inferiori, poiché riceve impressioni dai sensi e dirige i movimenti dell'intero organismo” (Darwin & Darwin, 1880) Questa "root-brain hypothesis", a lungo trascurata dalla biologia tradizionale, è stata recentemente ripresentata e discussa sottolineando come tale architettura non sia deputata esclusivamente alla navigazione spaziale individuale, ma costituisca il fondamento della vita sociale e comunicativa delle piante (Baluška et al., 2009). In questa riproposizione, l'apice radicale viene descritto come un organo sociale capace di mediare interazioni complesse e di discriminare tra le radici proprie e quelle di altri organismi, trasformando il sottosuolo in un vero e proprio spazio di scambio relazionale.

All'interno di questo quadro, la zona di transizione, situata tra l'apice meristematico e la zona di allungamento della radice, viene presentata come il centro principale di integrazione cognitiva e risposta sensori-motoria. In questa regione, le cellule vegetali esibiscono proprietà bioelettriche e biochimiche analoghe a quelle dei neuroni animali, inclusi flussi polari di auxina (un fitormone che agisce in modo simile a un neurotrasmettitore) e la generazione di potenziali d'azione che si propagano attraverso i tessuti vascolari (Baluška & Mancuso, 2009). Secondo Baluška e Mancuso (2013), gli apici radicali funzionano come nodi di una rete neurale distribuita: sebbene ogni singola radice possieda una capacità di calcolo limitata, l'intero apparato radicale (che in un singolo albero può comprendere milioni di apici) costituirebbe un sistema di elaborazione massivo e decentralizzato, essenziale per orchestrare e integrare la fitta rete di scambi comunicativi che caratterizza il mondo sotterraneo.

1.2 Percezione ambientale e foraggiamento intelligente

L'ambiente sotterraneo non è un mezzo omogeneo e prevedibile, ma un mosaico tridimensionale estremamente eterogeneo, in cui l'acqua e i nutrienti essenziali (come azoto, fosforo e potassio) sono distribuiti in "macchie" (patches) irregolari e soggetti a variazioni temporali. Per sopravvivere e competere in tale contesto, le piante non esplorano il suolo in modo casuale o affidandosi a una crescita automatica. Al contrario, esse mettono in atto sofisticate strategie di foraging (foraggiamento), un termine tradizionalmente riservato all'ecologia comportamentale animale, che indica la ricerca attiva, valutativa e selettiva delle risorse (Karban, 2008).

La letteratura scientifica offre evidenze di come le radici integrino molteplici vettori informativi per prendere decisioni di foraggiamento ottimali. Un contributo fondamentale in tal senso è lo studio pubblicato da Cahill et al. (2010), i quali hanno dimostrato che le piante sono in grado di integrare simultaneamente le informazioni riguardanti la localizzazione dei nutrienti e la presenza di piante vicine (competitors). Utilizzando esemplari di *Abutilon theophrasti*, i ricercatori hanno osservato che la biomassa radicale non si limita a proliferare ciecamente dove il suolo è più ricco. Quando la pianta percepisce, tramite l'interazione chimica col suolo, la presenza di un vicino competitivo in una determinata area (anche se ricca di nutrienti), essa attua una re-direzione spaziale della crescita radicale, calcolando un compromesso (trade-off) tra l'acquisizione delle risorse e il costo della competizione territoriale (Cahill et al., 2010). Tale comportamento evidenzia una straordinaria plasticità fenotipica guidata da un processo di elaborazione delle informazioni spaziali e sociali.

Ancora più sorprendenti, dal punto di vista della psicologia cognitiva comparata, sono le evidenze relative alla sensibilità al rischio (risk sensitivity). Nel comportamento animale, la sensibilità al rischio descrive come un organismo scelga tra un'opzione con un rendimento costante ma modesto, e un'opzione con un rendimento altamente variabile (che può includere vincite elevate o perdite drastiche), in base al proprio stato metabolico attuale. Dener, Kacelnik e Shemesh (2016) hanno

testato l'ipotesi che anche le piante esibiscano tratti decisionali complessi in condizioni di incertezza. In un esperimento di split-root (radice divisa), gli studiosi hanno costretto esemplari di pisello rampicante (*Pisum sativum*) a decidere in quale di due vasi far proliferare il proprio apparato radicale. In una condizione di test, un vaso offriva un livello di nutrienti costantemente sufficiente per la sopravvivenza, mentre l'altro vaso presentava un livello di nutrienti imprevedibile (a volte nullo, a volte molto alto), ma con la stessa media complessiva. Quando il livello medio di nutrienti dei vasi era sufficiente per il benessere della pianta, essa si dimostrava "avversa al rischio" (risk-averse), scegliendo di radicare nel vaso costante. Al contrario, quando il livello medio scendeva sotto la soglia di sopravvivenza, la pianta cambiava radicalmente strategia, diventando "propensa al rischio" (risk-prone) e allocando le radici nel vaso variabile, al fine di sfruttare l'opportunità di trovare un picco fortuito di risorse (Dener et al., 2016).

Questa flessibilità comportamentale dimostra che il foraggiamento radicale non è il risultato di semplici automatismi ma implica un'integrazione ed elaborazione strutturata dell'informazione ambientale. La radice raccoglie dati sensoriali, valuta lo stato interno dell'organismo rispetto alle condizioni esterne incerte e compie scelte allocative che massimizzano le probabilità di successo. Si tratta di una forma oggettiva di razionalità biologica (Trewavas, 2003) che sovrappone le dinamiche esplorative vegetali ai modelli cognitivi classici del decision-making.

1.3 Cognizione estesa e "cognitive offloading"

L'attribuzione di facoltà decisionali e valutative a un organismo sprovvisto di sistema nervoso solleva questioni filosofiche ed epistemologiche sulla definizione stessa di cognizione. Come può un sistema distribuito come l'apparato radicale supportare funzioni cognitive? Per rispondere ad interrogativi come questo, gli studiosi hanno dovuto iniziare a considerare teorie più inclusive dal punto di vista della definizione del concetto di cognizione. In questa direzione, Lyon (2006)

presenta una teoria legata alla "cognizione minimale", intesa come un processo biologico di senso e adattamento intrinseco a tutti i sistemi viventi. Parallelamente, Baluška et al. (2009) propongono una teoria della cognizione associata alla cellula e quindi caratteristica degli esseri viventi in generale. Sempre in quest'ottica inclusiva, la filosofia della scienza e la biologia teorica hanno recentemente applicato alle piante il quadro teorico della cognizione "4E" (Embodied, Embedded, Enacted, Extended), che non vede l'intelligenza come un calcolo astratto che avviene dentro una "scatola nera", ma come un fenomeno dinamico, pratico e relazionale, distribuito tra l'organismo intero e il mondo in cui vive e agisce. Di particolare interesse è l'ipotesi della Mente Estesa (Extended Mind), formulata originariamente da Clark e Chalmers (1998) per spiegare come gli esseri umani utilizzino artefatti esterni (come appunti, mappe o computer) come parte integrante dei propri processi mentali. L'ipotesi della mente estesa postula che i confini della cognizione non coincidano necessariamente con i confini anatomici (il cranio o la pelle), ma si estendano a quelle strutture ambientali che partecipano in modo causale al processo cognitivo. In tempi recenti, Parise, Witzany e Calvo (2020) hanno adattato questo framework teorico alla cognizione vegetale, proponendo la visione che l'apparato radicale sfrutti il suolo e le sue componenti bio-chimiche come una vera e propria estensione del proprio sistema cognitivo. Le radici rilasciano costantemente fluidi, noti come essudati radicali, che alterano il pH, scompongono i minerali e reclutano specifiche popolazioni batteriche e fungine. Secondo Parise et al. (2020), questa manipolazione attiva della rizosfera funziona come un meccanismo di "scarico cognitivo" (cognitive offloading). Proprio come un essere umano usa un taccuino per non sovraccaricare la propria memoria di lavoro, la pianta deposita segnali biochimici nel suolo per tenere traccia delle direzioni già esplorate, per marcare territori e per instaurare relazioni comunicative con altre piante e microbi simbiotici. In tal senso, la rizosfera si configura come un'"impalcatura ecologica" (ecological scaffold), una struttura esterna costruita dalla pianta stessa che facilita e alleggerisce il calcolo necessario per l'adattamento (Parise et al., 2020).

L'interazione con i funghi micorrizici rappresenta l'apice di questa cognizione estesa. Le reti fungine che avvolgono o penetrano i tessuti radicali si irradiano nel terreno per distanze irraggiungibili dalle sole radici, fungendo da potenziali "protesi sensoriali". Attraverso queste connessioni, la pianta riceve input su gradienti di umidità e segnali chimici generati a metri di distanza (Castiello, 2021; Müller & Harrison, 2019). Il sistema radicale integrato (composto da radici, funghi e suolo alterato) funziona dunque come un'entità unica in cui le informazioni vengono processate sia all'interno dei tessuti vegetali sia nell'ambiente circostante.

Questa prospettiva, supportata dai lavori teorici di Trewavas (2005) sulla "computazione senza cervello", permette di superare la dicotomia tra interno ed esterno. La mente della pianta non risiede in un "centro" invisibile, ma emerge dall'interazione causale, reciproca e continua tra i milioni di apici radicali in esplorazione e la matrice ecologica che essi stessi contribuiscono a plasmare. Riconoscere questa dinamica distribuita e incorporata apre la strada alla comprensione dei meccanismi sociali e comunicativi che avvengono nel sottosuolo, dove il linguaggio molecolare sostituisce la sintassi neuronale.

CAPITOLO 2

Meccanismi di comunicazione sotterranea

Se il primo capitolo ha tentato di decostruire il paradigma neurocentrico introducendo l'idea di una "cognizione diffusa" e aneurale, questo capitolo ha l'obiettivo di analizzare l'infrastruttura "fisica" e biologica che permette a tale cognizione di esprimersi a livello relazionale. La comunicazione sotterranea delle piante non avviene nel vuoto, ma all'interno della rizosfera, l'interfaccia complessa tra la radice e il suolo. L'apparato radicale, spesso considerato in precedenza come un mero strumento meccanico di ancoraggio e una struttura per l'assorbimento di acqua e nutrienti, è oggi riconosciuto come un organo altamente dinamico e sensoriale, e potenzialmente capace di secernere messaggi chimici e di formare alleanze simbiotiche per estendere la propria rete di percezione (Baluška & Mancuso, 2013).

2.1 La comunicazione vegetale

Per affrontare lo studio delle interazioni sotterranee, è necessario innanzitutto definire cosa si intenda per comunicazione in un contesto aneurale e come il concetto di "linguaggio" possa essere legittimamente esteso al regno vegetale. Nella prospettiva della psicologia comparata e della biosemiotica, la comunicazione non è limitata alla facoltà verbale umana, ma è intesa come un processo di trasferimento di informazioni tra un emittente e un ricevente, mediato da segnali che influenzano lo stato o il comportamento del destinatario in modo adattivo (Karban, 2015). Il linguaggio, in senso biologico, può essere definito come un sistema di segni (chimici, elettrici o meccanici) dotati di una propria sintassi, ovvero regole di combinazione, e di una semantica, dove ogni segnale veicola un significato specifico relativo allo stato dell'ambiente o dell'organismo (Witzany, 2006). In quest'ottica, nelle piante la comunicazione non è un evento accidentale, ma un

processo evolutivamente selezionato per massimizzare la fitness. Secondo Trewavas (2014), si può parlare di linguaggio vegetale poiché i segnali emessi non sono meri sottoprodotti metabolici, ma "atti linguistici" biologici che richiedono una codifica da parte della pianta emittente e una decodifica interpretativa da parte del ricevente.

La legittimità scientifica del termine "linguaggio" applicato alle piante poggia su alcuni pilastri fondamentali della biosemiotica che ne definiscono la natura cognitiva (Gagliano et al., 2017). In primo luogo, si osserva un'intenzionalità funzionale, dove il segnale viene emesso in risposta a stimoli specifici per indurre una risposta utile e mirata. Un esempio paradigmatico nel mondo vegetale è la secrezione di acido malico da parte delle radici in risposta a uno stress patogeno subito dalla chioma. È stato dimostrato che le piante di *Arabidopsis thaliana*, quando attaccate dal patogeno fogliare *Pseudomonas syringae*, modificano attivamente la composizione degli essudati radicali per reclutare nel terreno il batterio benefico *Bacillus subtilis*. Quest'ultimo, una volta richiamato dal segnale chimico radicale, colonizza le radici e innesca una resistenza sistemica nell'intera pianta (Rudrappa et al., 2008).

Il secondo pilastro è la specificità del contesto, secondo cui il significato di un segnale varia in base alle condizioni ambientali o fisiologiche degli organismi coinvolti. Ad esempio, *Impatiens pallida* modula la propria morfologia in risposta a indizi aerei di competenza luminosa solo se, a livello sotterraneo, i segnali radicali indicano che il vicino è un individuo estraneo; la risposta competitiva viene invece inibita se il contesto rizosferico rivela la vicinanza di un conspecifico parente (kin). Infine, la comunicazione vegetale è strettamente integrata con i processi di apprendimento e memoria, dimostrando come lo scambio di informazioni non sia un riflesso biochimico rigido. La ricerca empirica ha documentato sia forme di apprendimento non associativo (come l'abituazione e la memoria a lungo termine agli stimoli fisici in *Mimosa pudica*) (Gagliano et al., 2014) sia meccanismi di apprendimento associativo in *Pisum sativum*, dove i germogli sono capaci di

associare un indizio neutro (un flusso d'aria) alla successiva presenza di luce, orientando anticipatamente la propria direzione di crescita (Gagliano et al., 2016).

2.2 La rizosfera come interfaccia comunicativa

Per comprendere la portata dei processi comunicativi radicali, è necessario innanzitutto inquadrare il concetto di rizosfera. Questo termine indica la porzione di suolo immediatamente adiacente alle radici, le cui proprietà chimico-fisiche e biologiche sono modificate dall'attività della radice stessa. L'interazione all'interno di questo spazio non è accidentale, ma richiede un massiccio investimento di risorse da parte della pianta: studi di biologia vegetale hanno dimostrato, infatti, che le piante possono rilasciare nella rizosfera fino al 20-30% del carbonio fissato attraverso il processo di fotosintesi (Bais et al., 2006). Da un punto di vista evolutivo e cognitivo, un simile dispendio energetico non può essere considerato una semplice "perdita" o un difetto del sistema vascolare; al contrario, esso potrebbe rappresentare un investimento strategico e orientato allo scopo. La pianta rinuncia a una quota significativa della propria energia per permettere la modificazione del proprio ambiente, la manipolazione dei microrganismi e, soprattutto, la trasmissione di segnali ai propri simili (Weston et al., 2012).

Questo investimento energetico trova la sua espressione concreta nella secrezione degli essudati radicali, i quali potrebbero essere considerati un vero e proprio vocabolario chimico per le piante. Tali essudati sono miscele complesse di composti organici che includono zuccheri, amminoacidi, acidi organici, enzimi e metaboliti secondari come fenoli, flavonoidi e terpenoidi. Mentre i metaboliti primari servono prevalentemente come fonte di nutrimento per reclutare specifiche popolazioni batteriche alleate (il microbioma radicale), sono i metaboliti secondari a svolgere la funzione di mediatori chimici nel suolo (Bais et al., 2006). La secrezione di queste sostanze non è un processo statico, ma altamente plastico: il profilo chimico degli essudati cambia rapidamente in

risposta a stimoli abiotici, come la siccità, o biotici, come l'attacco di un patogeno o la presenza di una pianta vicina.

Un esempio emblematico di questa capacità comunicativa è il fenomeno del riconoscimento dei parenti, o kin recognition. È stato dimostrato che i composti rilasciati variano a seconda dell'identità della pianta confinante: in un esperimento mirato, Biedrzycki et al. (2010) hanno esposto esemplari di *Arabidopsis thaliana* agli essudati radicali di conspecifici "parenti" e di "estranei". I risultati hanno evidenziato che le piante esposte alle secrezioni di individui estranei aumentavano la proliferazione delle radici laterali, mettendo in atto un chiaro comportamento competitivo per l'accaparramento dei nutrienti. Al contrario, in presenza di essudati appartenenti a "parenti", questa crescita radicale competitiva veniva inibita, favorendo una cooperazione spaziale. Poiché le piante erano isolate fisicamente e interagivano esclusivamente tramite i liquidi secreti, questo studio si pone di dimostrare che gli essudati radicali veicolano informazioni specifiche sull'identità. La pianta ricevente "decodifica" questo messaggio chimico e adotta una decisione strategica (competere o cooperare) modificando attivamente la propria morfologia, a dimostrazione di una capacità di elaborazione del segnale che è una caratteristica fondamentale di ogni processo comunicativo.

2.3 Il "Wood Wide Web"

Se gli essudati radicali rappresentano il "vocabolario" e il mezzo della comunicazione a breve raggio, i funghi micorrizici potrebbero costituire l'infrastruttura di telecomunicazione a lungo raggio. Si stima che oltre l'80% delle specie vegetali terrestri viva in simbiosi con funghi del suolo, formando le cosiddette micorrize (Smith & Read, 2008). In questa associazione mutualistica, la pianta fornisce al fungo carboidrati derivati dalla fotosintesi, mentre il fungo, grazie alla sua vasta rete di ife (filamenti), esplora un volume di suolo enormemente superiore a quello accessibile alle radici, fornendo alla pianta acqua e minerali come fosforo e azoto (Smith & Read, 2008).

L'aspetto più rivoluzionario emerso in ambito ecologico è che le ife fungine non si limitano a colonizzare una singola pianta, ma possono collegare fisicamente gli apparati radicali di decine di individui diversi, anche appartenenti a specie distinte, formando una Rete Micorrizica Comune (CMN). È stata l'ecologa Suzanne Simard, alla fine degli anni '90, a dimostrare per la prima volta che gli alberi in una foresta utilizzano questa rete per trasferire isotopi di carbonio da piante dominanti e in salute verso giovani piantine cresciute all'ombra, supportandone la sopravvivenza (Simard et al., 1997). Questa scoperta ha introdotto il concetto di "Wood Wide Web", suggerendo che la foresta non sia semplicemente un insieme di individui in costante competizione darwiniana, ma un super-organismo cooperativo e interconnesso.

Dal punto di vista dell'elaborazione dell'informazione, la CMN potrebbe agire come un'estensione cognitiva per la pianta (Gorzelak et al., 2015). Essa non trasporta solo nutrienti passivi, ma funge da canale per molecole segnale, ormoni vegetali e potenziali elettrici, permettendo alla pianta di acquisire informazioni su porzioni di ecosistema distanti metri da sé.

2.4 Segnali d'allarme, "Eavesdropping" e memoria immunitaria condivisa

L'espressione più affascinante dell'elaborazione delle informazioni attraverso la CMN riguarda la gestione del rischio e dello stress.

Diversi studi sperimentali hanno documentato il trasferimento di segnali di allarme attraverso il suolo. Song et al. (2010) hanno dimostrato che quando una pianta di pomodoro (*Solanum lycopersicum*) viene infettata da un fungo patogeno necrotrofo, essa rilascia segnali di stress che viaggiano attraverso la rete micorrizica fino alle piante di pomodoro vicine e del tutto sane. Le piante "riceventi", decodificando questo segnale, iniziano a sovraesprimere preventivamente geni legati alla difesa (attivando percorsi basati sull'acido jasmonico e sull'acido salicilico) prima ancora che il patogeno le raggiunga.

Risultati simili sono stati ottenuti da Babikova e collaboratori (2013) con le piante di fava (*Vicia faba*) attaccate dagli afidi. Le piante connesse alla rete micorrizica venivano avvisate dell'attacco in corso sulle piante vicine e rispondevano alterando tempestivamente la composizione dei loro composti organici volatili (VOCs) per respingere gli afidi e attirare le vespe parassitoidi, predatori naturali degli afidi stessi. Nelle piante in cui la connessione fungina era stata sperimentalmente interrotta con reti sottili, questo passaggio di informazioni non avveniva.

In letteratura si dibatte se questo fenomeno rappresenti una comunicazione "intenzionale" (orientata ad avvisare la progenie o i consanguinei) o un fenomeno di eavesdropping (origliamento) in cui le piante sane intercettano opportunisticamente un segnale di stress emesso dalla pianta attaccata (Karban et al., 2013; Johnson & Gilbert, 2015). In entrambi i casi, da una prospettiva psicologico-cognitiva, il sistema esibisce comportamenti di percezione a distanza, anticipazione e risposta adattiva. Si configura così una sorta di "memoria immunitaria condivisa" o "memoria di rete", in cui le esperienze di stress vissute da un nodo della rete modificano il comportamento e l'assetto fisiologico degli altri nodi, in modo funzionalmente analogo alla neuroplasticità che si verifica nelle reti neurali artificiali e biologiche.

2.5 Integrazione elettrofisiologica: il suolo come rete neurale?

Accanto ai lenti flussi chimici, la ricerca recente sta portando alla luce dinamiche di segnalazione ben più rapide. All'interno della pianta, è ormai accertata l'esistenza di segnali elettrici a lunga distanza. Eventi traumatici locali (come il taglio di una foglia o la bruciatura di una radice) generano onde di calcio (Ca^{2+}) e variazioni del potenziale di superficie, che si propagano attraverso il tessuto vascolare (floema) in pochi secondi, raggiungendo il resto della pianta (Gilroy et al., 2016).

Un'ipotesi indagata dalla moderna elettrofisiologia vegetale e dall'ecologia chimica è che tali segnali possano non fermarsi all'interno dell'individuo, ma viaggiare nel sottosuolo sfruttando le reti micorriziche come veri e propri fili conduttori (Babikova et al., 2013; Chatterjee et al., 2022). Le ife dei funghi presentano caratteristiche biofisiche in grado di propagare impulsi elettrici. Se confermato su larga scala, questo meccanismo renderebbe la complessa rete sotterranea forestale non solo metaforicamente, ma anche biofisicamente, paragonabile alle reti neurali animali, dotata di sinapsi (i punti di connessione tra radice e fungo) e potenziale di calcolo distribuito (Baluška & Mancuso, 2013).

In sintesi, il quadro che emerge dallo studio dei meccanismi sotterranei vuole rivedere la concezione della pianta come unità isolata. Gli essudati radicali e il Wood Wide Web potrebbero costituire l'impalcatura di un ecosistema comunicativo dove i confini dell'individuo sfumano. La radice non "finisce" biologicamente dove finisce la sua epidermide, ma si estende nel suolo, incorporando i microbi e i funghi simbiotici nei propri processi decisionali. Questa profonda integrazione solleva interrogativi cruciali sulla definizione di "identità" e "memoria".

CAPITOLO 3

Comportamenti sociali e riconoscimento del "Sé"

L'esplorazione della cognizione e comunicazione vegetale solleva un interrogativo fondamentale circa la natura delle interazioni interspecifiche e intraspecifiche: se l'apparato radicale, come teorizzato nei capitoli precedenti, è capace di elaborazione delle informazioni, in che modo questa computazione si traduce in comportamento collettivo? Nelle scienze cognitive e nella psicologia dello sviluppo, l'emergenza delle facoltà linguistiche è storicamente e indissolubilmente legata alla necessità di coordinazione sociale. Come argomentato da Tomasello (2008), il linguaggio non nasce primariamente come un sistema astratto e isolato di simboli, ma come un'infrastruttura socio-pragmatica e cooperativa, evolutasi per permettere agli agenti di negoziare intenzioni, condividere l'attenzione e orchestrare azioni congiunte. Traslando questo costrutto psicologico ed evolucionistico all'ecologia del sottosuolo, emerge che il complesso interscambio di gradienti chimici, essudati radicali e impulsi elettrici non costituisce un mero sottoprodotto fisiologico o una dispersione passiva di metaboliti. Al contrario, si configura come un vero e proprio "linguaggio", un codice intenzionale e strutturato che permette alla pianta di esercitare la propria agentività sociale. Attraverso questo vocabolario biochimico, gli organismi vegetali avvertono i vicini di imminenti pericoli ambientali, negoziano lo spazio di crescita e richiamano attivamente alleati simbiotici, trasformando il suolo in una rete di complesse interazioni sociali e strategiche (Castiello, 2021).

Il passaggio dallo studio dei meccanismi molecolari a quello dei comportamenti complessi segna il punto di incontro tra la biologia vegetale e la psicologia comparata. Se la comunicazione radicale, analizzata nel capitolo precedente, costituisce l'infrastruttura, i comportamenti sociali che ne derivano rappresentano l'espressione di un'ipotetica intelligenza relazionale. In questo capitolo esploreremo come le piante, comunicando, utilizzino la rete sotterranea per distinguere tra parenti

ed estranei, come gestiscano l'allerta di sistema a livello collettivo e come emerga un processo decisionale distribuito che sfida le definizioni classiche di "individuo" e "socialità".

3.1 Il riconoscimento dei parenti (Kin Recognition)

In ambito animale, il riconoscimento dei parenti (kin recognition) è considerato un pilastro dell'evoluzione sociale, permettendo comportamenti altruistici che aumentano la fitness inclusiva del gruppo. Tradizionalmente, si riteneva che le piante fossero incapaci di tale distinzione, reagendo in modo puramente competitivo a qualsiasi "intrusione" radicale nel proprio spazio vitale. Tuttavia, alcune ricerche hanno notato che le piante possiedono capacità di discriminazione del "Sé" e del "Non-Sé" genetico (Dudley & File, 2007). L'esperimento cardine condotto su *Cakile edentula* (una specie di rucola marina) ha rivelato che, quando piante della stessa fratria condividono il medesimo vaso, esse mostrano una competizione radicale ridotta rispetto a quando sono accoppiate con estranei (Dudley & File, 2007). Mentre con gli estranei la pianta risponde aumentando massicciamente la produzione di radici laterali per "sequestrare" le risorse prima del vicino, con i consanguinei adotta una strategia di tolleranza, limitando l'espansione radicale a favore della crescita riproduttiva (semi e fiori). Da una prospettiva psicologico-cognitiva, questo implica che la radice non si limita a percepire un ostacolo fisico, ma decodifica l'identità dell'altro. Come discusso nel capitolo precedente, questo riconoscimento è mediato dagli essudati radicali: se l'identità chimica percepita coincide con una firma genetica affine, la pianta attiva un "protocollo di cooperazione" (Biedrzycki et al., 2010). Questo fenomeno suggerisce l'esistenza di un'ecologia comportamentale vegetale in cui la competizione non è l'unica forza motrice, ma è bilanciata da una sensibilità sociale che modula lo sviluppo morfologico dell'individuo in funzione della sua rete relazionale (Dudley, 2015).

3.2 Memoria collettiva e allerta di sistema

La comunicazione attraverso le reti micorriziche comuni (CMN) eleva la capacità di risposta delle piante da un livello individuale a uno collettivo. In psicologia, la memoria è spesso definita come la capacità di conservare informazioni per guidare comportamenti futuri; nel regno vegetale, questa funzione assume una dimensione trans-individuale attraverso quella che Suzanne Simard ha definito la "memoria della foresta" (Simard, 2021). L'esempio più emblematico di questa memoria collettiva è il ruolo degli "alberi madre" (Mother Trees). Si tratta degli individui più antichi e interconnessi del sistema boschivo, che fungono da veri e propri hub informativi (Simard et al., 1997). Attraverso le connessioni micorriziche, questi alberi riconoscono i propri discendenti e inviano loro non solo surplus di carbonio e nutrienti, ma anche segnali biochimici necessari per lo sviluppo del sistema immunitario (Simard, 2021). Questa rete di supporto diventa critica durante gli eventi di stress. È stato dimostrato che, quando un albero viene attaccato da parassiti o patogeni, genera una "allerta di sistema" che si propaga attraverso la rete sotterranea (Song et al., 2015). Le piante sane connesse alla rete "imparano" dall'esperienza della pianta attaccata: esse modificano il loro stato fisiologico interno, aumentando la produzione di enzimi di difesa prima ancora di subire l'attacco. Questo processo di priming immunitario mediato dalla rete può essere interpretato come una forma di memoria distribuita: l'informazione acquisita da un nodo (l'albero malato) viene conservata e utilizzata dall'intero sistema per ottimizzare la sopravvivenza collettiva (Gorzelak et al., 2015). In questo paradigma, la "mente" della foresta emerge non solo come una metafora poetica, ma come una proprietà funzionale di un sistema complesso capace di apprendimento sociale e adattamento preventivo.

3.3 Il processo decisionale distribuito nelle reti radicali

Uno dei dubbi centrali nello studio della cognizione vegetale è come possano avvenire "scelte" coerenti senza un centro di coordinamento. La risposta potrebbe risiedere nel concetto di intelligenza dello sciame (swarm intelligence) applicata alla morfologia radicale. Anthony Trewavas (2003, 2005) descrive le piante come organismi che operano una "computazione senza cervello", dove l'intelligenza non è localizzata ma emerge dalle interazioni locali degli apici radicali. Ogni apice radicale agisce come un'unità di elaborazione indipendente che monitora costantemente gradienti di umidità, ossigeno e nutrienti, oltre ai segnali sociali provenienti dai vicini. La decisione su "dove crescere" sarebbe il risultato di una forma di democrazia cellulare: milioni di segnali locali vengono integrati attraverso circuiti di feedback biochimici ed elettrici, portando la pianta a una scelta globale ottimizzata (Calvo et al., 2020). Recenti modelli teorici applicano alla crescita radicale il Free Energy Principle (FEP), mutuato dalle neuroscienze cognitive di Karl Friston (Calvo & Friston, 2017). Secondo questo modello, le radici non reagiscono passivamente agli stimoli, ma generano attivamente "ipotesi" o previsioni sulla posizione delle risorse nel suolo, cercando di minimizzare l'errore di previsione (incertezza). La comunicazione sotterranea riduce questa incertezza: ricevendo informazioni chimiche o elettriche dalla rete micorrizica, la pianta può "prevedere" la presenza di un rivale o di una risorsa lontana, orientando la propria crescita in modo proattivo. Questa visione trasforma la radice da un organo meccanico a un agente predittivo. Il processo decisionale distribuito permette alla pianta di gestire la complessità ambientale in modo plastico, adattando il proprio comportamento in tempo reale. Ciò suggerisce che la distinzione tra "comportamento istintivo" e "scelta cognitiva" sia molto più sfumata di quanto ammesso dalla psicologia tradizionale, invitando a considerare la socialità e il processo decisionale come proprietà emergenti di sistemi complessi, indipendentemente dal loro substrato biologico.

CONCLUSIONE

Il percorso intrapreso all'interno del presente elaborato ha suggerito di valutare il superamento del paradigma neurocentrico, ricollocando gli organismi vegetali, e in particolare l'apparato radicale, all'interno del dominio di studio della psicologia comparata e delle scienze cognitive. L'obiettivo centrale della tesi (analizzare le basi chimiche, biologiche e "sociali" che coordinano la comunicazione sotterranea) è stato perseguito con il tentativo di decostruire progressivamente il pregiudizio culturale della plant blindness e mostrando come l'assenza di un sistema nervoso centrale non coincida necessariamente con un vuoto cognitivo, bensì con un'architettura sensomotoria e comunicativa massivamente decentralizzata.

La riabilitazione della root-brain hypothesis darwiniana, alla luce delle moderne neuroscienze vegetali, ha ipotizzato di localizzare nella zona di transizione dell'apice radicale un potenziale snodo di ricezione ed emissione di segnali complessi. Sotto il profilo epistemologico, l'estensione del framework della cognizione "4E" (in particolare Embodied, Embedded ed Extended) ha permesso di riconsiderare i confini della mente vegetale non solo come spazio di mera elaborazione, ma come vera e propria interfaccia espressiva. L'ipotesi dell'Extended Mind applicata alla rizosfera suggerisce infatti che la pianta non subisca passivamente la matrice del suolo, ma la manipoli attivamente attraverso la secrezione di essudati. Questo fenomeno potrebbe configurarsi come un autentico "scarico semiotico" (oltre che cognitivo), tramite il quale l'organismo deposita tracce biochimiche nel suolo per mappare lo spazio e veicolare messaggi, trasformando la rizosfera in una complessa "impalcatura ecologica" di scambio.

Il secondo capitolo ha indagato proprio l'infrastruttura biologica di questa potenziale agentività comunicativa. Attraverso i paradigmi della biosemiotica, il tentativo è stato quello di valutare la legittimità del termine "linguaggio" per il regno vegetale, avanzando l'ipotesi che le molecole secrete non siano semplici scarti metabolici, ma vettori di significato dotati di una propria

grammatica e semantica chimica. L'interazione tra *Arabidopsis thaliana* e il batterio *Bacillus subtilis* fornirebbe una possibile evidenza di intenzionalità funzionale del messaggio, mentre la plasticità morfologica di *Impatiens pallida* illustra il principio della specificità del contesto, in cui la medesima "parola" chimica potrebbe essere interpretata in modo differente a seconda delle relazioni di parentela rilevate nel sottosuolo. Oltre al vocabolario chimico a breve raggio degli essudati, l'analisi del Wood Wide Web e delle reti micorriziche comuni (CMN) ha svelato la possibile esistenza di una vera e propria infrastruttura di telecomunicazione a lungo raggio.

Infine, il terzo capitolo ha raccordato questi meccanismi di segnalazione ai costrutti socio-pragmatici della psicologia evoluzionistica, ricordando come l'emergere di facoltà linguistiche sia storicamente legato alla necessità di coordinazione sociale. Si è evidenziato come la comunicazione sotterranea sembri rispondere proprio all'esigenza di negoziare intenzioni e coordinare condotte collettive. Fenomeni come la kin recognition in *Cakile edentula* indicherebbero che la competizione darwiniana è costantemente affiancata da protocolli di dialogo, tolleranza e cooperazione, guidati dal riconoscimento del Sé e del Non-Sé genetico. Il processo decisionale distribuito, interpretato attraverso l'intelligenza dello sciame (swarm intelligence) degli apici radicali o il FEP, suggerisce di osservare la radice come un agente predittivo che "dialoga" con l'esterno, generando attivamente ipotesi per minimizzare l'incertezza relazionale rispetto alle risorse.

In conclusione, il linguaggio del sottosuolo potrebbe emergere come una proprietà reticolare e profondamente relazionale. Sebbene la ricerca futura debba ancora chiarire definitivamente i confini tra una comunicazione pienamente intenzionale e i fenomeni di eavesdropping (origliamento) opportunistico, nonché mappare su vasta scala le vie di conduzione degli impulsi elettrici fungini, i dati discussi suggeriscono implicazioni rilevanti. Riconoscere una possibile validità alla semantica aneurale inviterebbe a superare i ristretti confini dell'antropocentrismo linguistico, accettando l'idea che la socialità, la memoria e la comunicazione strategica non siano unicamente prerogative del

tessuto cerebrale animale. Esse potrebbero, al contrario, rappresentare strategie espressive universali, scritte nel vasto e complesso vocabolario molecolare della vita.

BIBLIOGRAFIA

- Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T. J., Birkett, M., Caulfield, J. C., Woodcock, C., ... & Johnson, D. (2013). Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters*, 16(7), 835-843. <https://doi.org/10.1111/ele.12115>
- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 233-266. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>
- Baluška, 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. (2013). Root apex transition zone as oscillatory zone. *Frontiers in Plant Science*, 4, 354. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00354>
- Baluška, F., Miller, W. B., & Reber, A. S. (2022). Cellular and evolutionary perspectives on organismal cognition: From unicellular to multicellular organisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, 136(1), 1–12. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac005>
- 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. <https://doi.org/10.4161/cib.3.1.10118>
- Cahill, J. F., McNickle, G. G., Haag, J. J., Lamb, E. G., Nyanumba, S. M., & St. Clair, C. C. (2010). Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science*, 328(5986), 1657. <https://doi.org/10.1126/science.1189736>
- Calvo, P., & Friston, K. (2017). Predicting green: Really radical (plant) predictive processing. *Journal of the Royal Society Interface*, 14(131), 20170096. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0096>
- Calvo, P., Sahi, V. P., & Trewavas, A. (2020). Are plants sentient? *Plant, Cell & Environment*, 43(2), 303-313. <https://doi.org/10.1111/pce.13700>
- Castiello, U. (2021). Cracking the code: a comparative approach to plant communication. <https://doi.org/10.1080/19420889.2021.1956719>
- Castiello, U. (2021). (Re)claiming plants in comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, 135(1), 127–141. <https://doi.org/10.1037/com0000239>

- Clark, A., & Chalmers, D. (1998). The extended mind. *Analysis*, 58(1), 7-19.
<https://doi.org/10.1093/analys/58.1.7>
- Darwin, C., & Darwin, F. (1880). *The Power of Movement in Plants*. London: John Murray.
- Dener, E., Kacelnik, A., & Shemesh, H. (2016). Pea plants are risk-prone when facing duplicate options. *Current Biology*, 26(13), 1761-1765. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.008>
- Dudley, S. A., & File, A. L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), 435-438. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0232>
- Dudley, S. A. (2015). Plant cooperation. *AoB PLANTS*, 7, plv113.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plv113>
- 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).
<https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7>
- Gagliano, M., Vyazovskiy, V. V., Borbély, A. A., Grimonprez, M., & Depczynski, M. (2016). Learning by association in plants. *Scientific Reports*, 6, Article 38427.
<https://doi.org/10.1038/srep38427>
- Gagliano, M., Ryan, J. C., & Vieira, P. (2017). Introduction: The language of plants. In M. Gagliano, J. C. Ryan, & P. Vieira (Eds.), *The Language of Plants: Science, Philosophy, Literature* (pp. vii–xxxiv). University of Minnesota Press.
https://www.researchgate.net/publication/317525273_Introduction_to_The_Language_of_Plants_Science_Philosophy_Literature
- Gilroy, S., Białasek, M., Suzuki, N., Górecka, M., Devireddy, A. R., Pięta, W., ... & Mittler, R. (2016). ROS, calcium, and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants. *Plant Physiology*, 171(3), 1606-1615. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00434>
- Gorzelak, M. A., Asay, A. K., Pickles, B. J., & Simard, S. W. (2015). Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants*, 7, plv050. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>
- Johnson, D., & Gilbert, L. (2015). Interplant signalling through hyphal networks. *New Phytologist*, 205(4), 1448-1453. <https://doi.org/10.1111/nph.13115>

Karban, R. (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 11(7), 727-739.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01183.x>

Karban, R., Yang, L. H., & Edwards, K. F. *Ecology Letters* (2013) 17: 44–52

<https://doi.org/10.1111/ele.12205>

Karban, R. (2015). *Plant Sensing and Communication*. University of Chicago Press.

<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226264844.001.0001>

Leslie A. Weston, Peter R. Ryan, Michelle Watt, Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere, *Journal of Experimental Botany*, Volume 63, Issue 9, May 2012, Pages 3445–3454, <https://doi.org/10.1093/jxb/ers054>

Lyon, P. (2006). The biogenic approach to cognition. *Cognitive Processing*, 7(1), 11-29.

<https://doi.org/10.1007/s10339-005-0016-8>

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>

Parise, C., Witzany, G., & Calvo, P. (2020). Extended cognition in plants: is it possible? *Plant Signaling & Behavior*, 15(2), 1710661. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1710661>

Pierik, R., Mommer, L., & Voesenek, L. A. (2013). Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection and response strategies. *Functional Ecology*, 27(4), 841-853.

<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12010>

Rudrappa, T., Czymmek, K. J., Pare, P. W., & Bais, H. P. (2008). Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria. *Plant Physiology*, 148(3), 1547–1556.

<https://doi.org/10.1104/pp.108.127613>

Segundo-Ortin, M., & Calvo, P. (2023). Plant sentience? Between romanticism and denial. *Animal Sentience*, 33(1).

<https://doi.org/10.51291/2377-7478.1772>

Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M., & Molina, R. (1997). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388(6642), 579-582.

<https://doi.org/10.1038/41557>

- Simard, S. (2021). *Finding the Mother Tree: Discovering the Wisdom of the Forest*. Knopf.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5000-0>
- Song, Y. Y., Zeng, R. S., Xu, J. F., Li, J., Shen, X., & Yihdego, W. G. (2010). Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PLoS One*, 5(10), e13324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013324>
- Song, Y. Y., Simard, S. W., Carroll, A. L., Mohn, W. W., & Zeng, R. S. (2015). Defoliation of interior Douglas-fir elicits carbon transfer and stress signalling to ponderosa pine neighbors through ectomycorrhizal networks. *Scientific Reports*, 5, Article 8495. <https://doi.org/10.1038/srep08495>
- Thomas, M. A., & Cooper, R. L. (2022). Building bridges: mycelium-mediated plant-plant electrophysiological communication. *Plant Signaling & Behavior*, 17(1), 2129291.
<https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2129291>
- Tomasello, M. (2008). *Origins of human communication*. MIT press.
- Trewavas, A. J. (2003). Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*, 92(1), 1-20.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcg101>
- Trewavas, A. J. (2005). Plant intelligence. *Naturwissenschaften*, 92, 401-413.
<https://doi.org/10.1007/s00114-005-0014-9>
- Trewavas, A. (2014). *Plant Behaviour and Intelligence*. Oxford University Press.
- Wandersee, J. H., & Schussler, E. E. (1999). Preventing plant blindness. *The American Biology Teacher*, 61(2), 82-86. <https://doi.org/10.2307/4450624>
- Witzany, G. (2006). Plant communication from biosemiotic perspective. *Plant Signaling & Behavior*, 1(4), 169-178. <https://doi.org/10.4161/psb.1.4.3163>