

Umberto Castiello, Silvia Guerra

La psicologia vegetale: alle radici della cognizione

(doi: 10.1421/100053)

Giornale italiano di psicologia (ISSN 0390-5349)

Fascicolo 3-4, settembre-dicembre 2020

Ente di afferenza:

Università di Padova (unipd)

Copyright © by Società editrice il Mulino, Bologna. Tutti i diritti sono riservati.

Per altre informazioni si veda <https://www.rivisteweb.it>

Licenza d'uso

L'articolo è messo a disposizione dell'utente in licenza per uso esclusivamente privato e personale, senza scopo di lucro e senza fini direttamente o indirettamente commerciali. Salvo quanto espressamente previsto dalla licenza d'uso Rivisteweb, è fatto divieto di riprodurre, trasmettere, distribuire o altrimenti utilizzare l'articolo, per qualsiasi scopo o fine. Tutti i diritti sono riservati.

INTERVENTI

LA PSICOLOGIA VEGETALE: ALLE RADICI DELLA COGNIZIONE

UMBERTO CASTIELLO E SILVIA GUERRA

Università di Padova

Riassunto. Nella presente rassegna verranno presentati una serie di ricerche a sostegno dell'idea che le piante presentano una forma di cognizione paragonabile a quella animale, che include abilità legate ad apprendimento e memoria, decisione e comportamento motorio intenzionale. Il nostro scopo è quello di stimolare il dibattito all'interno della disciplina e promuovere lo studio integrato della cognizione, ampliandolo a quegli organismi che come nel caso delle piante non possiedono un sistema nervoso centrale. Tale approccio permette di speculare sull'origine e l'evoluzione della cognizione.

1. INTRODUZIONE

Questo articolo vuole essere una introduzione agli aspetti cognitivi del comportamento delle piante. L'intenzione è quella di avanzare l'idea che le piante sono un sistema *a-neurale* in grado di contribuire alla comprensione dei meccanismi fondanti della cognizione. Questo implica l'adozione di una definizione di cognizione che includa la capacità di un organismo di percepire i segnali provenienti dall'ambiente circostante, elaborarli e mettere in atto risposte e strategie necessarie alla sopravvivenza (Neisser, 1967). In altre parole, le piante usano strategie cognitive nella scelta delle soluzioni da adottare per far fronte alle difficoltà legate alla loro esistenza. Esse percepiscono il mondo che le circonda: distinguono e reagiscono con diverse modalità alla luce rossa, blu e ai raggi UV, percepiscono gli odori e codificano piccolissime quantità di sostanze chimiche disperse nell'aria così come possono distinguere tra diversi tipi di contatto quando toccate. Inoltre, sono consapevoli della forza di gravità, come dimostra il fatto che possono modificare la loro crescita affinché i germogli crescano verso l'alto e le radici verso il basso. E ricordano eventi del loro pas-

Questo lavoro è stato supportato da un finanziamento del MIUR (Dipartimenti di Eccellenza DM 11/05/2017 n. 262) al Dipartimento di Psicologia Generale. Gli autori ringraziano il prof. Carlo Umiltà e la dott.ssa Valentina Parma per i preziosi suggerimenti durante la fase di stesura delle precedenti versioni dell'articolo.

sato quali le infestazioni e le intemperie che hanno esperito precedentemente, così da proteggersi quando questi eventi si ripresentano.

Le piante, quindi, si comportano in maniera adattiva e flessibile ed evidenziano un comportamento pianificato e mirato al raggiungimento di un obiettivo (Calvo, 2018). Pertanto, le piante posseggono le caratteristiche necessarie per essere considerate potenziali agenti cognitivi. Come tali si prestano ad essere utilizzate come modello sperimentale per lo studio comparativo della cognizione (Baluška e Levin, 2016; Baluška e Mancuso, 2009a, 2009b; Calvo, Sahi e Trevas, 2017; Castiello, 2019, 2020; Cvrčková, Žárský e Markoš, 2016; Parise, Gagliano e Souza, 2020; Segundo-Ortin e Calvo, 2019; Trevas, 2005, 2009, 2016, 2017). Tuttavia, una premessa è d'obbligo. In questa sede non si vuole affermare che le piante possano essere utilizzate al posto degli animali per comprendere il funzionamento del sistema nervoso. Piuttosto, che lo studio della cognizione, affrontato sia dalla prospettiva animale che vegetale, possa fornire una visione più integrata dell'evoluzione dei processi cognitivi. Come suggerito da Carlo Umiltà (comunicazione personale, 8 febbraio 2020) «le piante possono servire per indagare gli aspetti essenziali della cognizione e separarli da quelli che dipendono dalla scelta evolutiva di avere un sistema nervoso centrale».

In questa sede, non vi è l'intenzione di antropomorfizzare il mondo vegetale o di assegnare un significato animistico al comportamento delle piante. Tuttavia, vi è un'eccezione. Possiamo antropomorfizzare il comportamento delle piante per questioni di chiarezza espositiva, tenendo bene a mente che tale terminologia è assegnata ad un organismo privo di sistema nervoso centrale (SNC). A tal proposito saranno utilizzati termini quali – «vede», «annusa», «sente», «decide» – in riferimento all'attività delle piante, pur sapendo che l'esperienza sensoriale delle piante e quella degli animali è qualitativamente diversa. Vi è, tuttavia, una nota di similarità: gli animali e le piante condividono parte del loro patrimonio genetico. Le piante sono un altro possibile risultato della nostra stessa evoluzione, un risultato che ha preso una strada diversa con l'ultimo antenato comune universale (cellule dalla struttura elementare) comparso tra i 3,6-4,1 miliardi di anni fa. Le piante e gli animali rappresentano due adattamenti evolutivi che si distinguono per tipo di cellule, tessuti e organi, ma espletano funzioni simili. Per esempio, gli animali vertebrati hanno sviluppato uno scheletro osseo, mentre le piante hanno sviluppato un tronco legnoso per sostenere la propria massa. In questo esempio di essenzialità ciò che importa è avere uno scheletro, il materiale con il quale è fatto è irrilevante.

Senza queste precisazioni la descrizione del comportamento «cognitivo» di una pianta potrebbe innescare fraintendimenti. Le piante non hanno bisogno di sensazionalismo essendo già organismi sensazionali

di per sé. E non hanno nemmeno bisogno di un cervello. Il fatto che le piante non abbiano un unico centro di comando, ma piuttosto una rete radicale dove ogni parte funziona in modo autonomo coordinandosi con tutte le altre ha permesso loro di sopravvivere e di adattarsi anche in situazioni critiche. Pensateci, una pianta non può scappare e spesso viene attaccata e mangiata: che senso avrebbe avere un organo «indispensabile» per la sopravvivenza? Molto meglio una struttura modulare che gli permetta il lusso di fare a meno del novanta per cento del suo «corpo» senza conseguenze irreparabili.

Date queste anticipazioni, l'articolo si articolerà in sei sezioni. La prima si focalizzerà sui processi adattivi e decisionali che le piante mettono in atto per sopravvivere nell'ambiente nel quale si sviluppano; la seconda sui processi di apprendimento e memoria. Nella terza, quarta e quinta sezione si parlerà rispettivamente di comunicazione, della cognizione sociale ed anticipazione dell'azione. Nella sezione conclusiva si cercherà di sintetizzare i risultati in modo da spiegare il comportamento delle piante all'interno di una visione più ampia dei processi cognitivi.

2. PROCESSI DECISIONALI

Il comportamento intelligente è definito come la capacità di adattarsi all'ambiente circostante ed affrontare nuove situazioni (Sternberg, 1986). Alla base del comportamento intelligente, così come descritto per gli esseri umani e altre specie animali, vi è la capacità di valutare i costi ed i benefici associati a particolari contesti e di compiere delle scelte in base alle informazioni disponibili. Stiamo parlando di un processo decisionale che vale anche per gli organismi vegetali. La decisione qui viene intesa come un processo adattivo di scelta che si operazionalizza attraverso l'acquisizione e l'integrazione delle informazioni presenti nell'ambiente. La decisione, così definita, presuppone che le piante prendano decisioni in base alla stima dei possibili esiti e alla valutazione delle relative conseguenze.

Infatti, l'ambiente incerto ed in costante evoluzione all'interno del quale si sviluppano le piante richiede che queste ultime abbiano la capacità di valutare costantemente le informazioni provenienti dall'ambiente e decidere quale risposta mettere in atto e, soprattutto, quando attuarla così da ottimizzare le probabilità di sopravvivenza. Per esempio, le piante decidono quando è il momento migliore per germogliare e fiorire. La fioritura, regolata da sostanze che la attivano o la inibiscono, avviene a seguito di una precisa valutazione della presenza e della giusta concentrazione degli elementi necessari per la fioritura all'interno dell'apice vegetativo (Boss, Bastow, Mylne e Dean, 2004).

Un altro esempio di decisione ci viene fornito dalle piante che devono far fronte all'attacco di agenti esterni, come l'infestazione dei propri semi da parte dei parassiti. Nello specifico, è stato osservato che il crespino (*Berberis vulgaris* L.; una pianta spesso utilizzata per realizzare siepi) è in grado di abortire i propri semi per prevenire l'infestazione dei parassiti, al fine di evitare rischi futuri (Meyer, Merrill, Allen, Beckstead e Norte, 2014). In uno studio sono stati esaminati oltre duemila esemplari di *Berberis vulgaris* L. infestati da tefritidi, parassiti che si insinuano nelle bacche prodotte dalla pianta e vi depongono le uova. Una volta schiuse le uova, la larva inizia a nutrirsi non solo del frutto, ma anche dei semi, che di solito sono due. A quel punto la pianta o blocca lo sviluppo dei suoi semi per non alimentare ulteriormente il parassita, oppure mette in atto una sorta di aborto del seme infestato, che ha come conseguenza la morte della larva poiché le viene a mancare il nutrimento. In tal modo il secondo seme è salvo e così la pianta può riprodursi. Generalmente la pianta abortisce il seme infestato nel 75% dei casi. Se invece la bacca ha prodotto un solo seme, allora la pianta abortisce solo nel 5% dei casi. Simili decisioni si basano su meccanismi analoghi alla «scommessa»: se la pianta abortisse il solo seme infestato, perderebbe tutto il frutto. Sembra quindi che la pianta «scommetta» sulla possibilità che la larva possa morire per cause naturali, come a volte accade. Si tratta quindi di una decisione che potremmo definire di carattere «economico», in quanto poche possibilità di riproduzione sono sempre meglio di nessuna. Questa ricerca dimostra che le piante sono in grado di valutare le informazioni e i segnali provenienti dall'ambiente esterno o dall'interno per prendere la «decisione» migliore ai fini della conservazione e della sopravvivenza della propria specie, valutandone rischi e benefici (Meyer *et al.*, 2014). Le piante, quindi, sono in grado di valutare possibili scenari e scegliere la strategia migliore per la conservazione e la sopravvivenza della propria specie, includendo nella fase di decisione anche la percentuale di rischio associata alle proprie scelte.

A tal proposito la valutazione del rischio è stata ampiamente documentata negli esseri umani ed in diverse specie animali, quali insetti sociali e uccelli (Kacelnik e Bateson, 1997). In particolare, è stato osservato che, in situazioni in cui vi sono a disposizione più opzioni per l'accesso alle risorse necessarie alla sopravvivenza, gli animali – incluso l'essere umano – valutano la percentuale di riuscita e fallimento degli scenari ipotizzati basandosi sulle diverse informazioni in loro possesso, oscillando fra uno stato di propensione ed avversione al rischio (i.e., Teoria della Sensibilità al Rischio, *Risk Sensitivity Theory*, RST; McNamara e Houston, 1992). Recentemente la propensione al rischio è stata dimostrata anche nelle piante. In uno studio di Dener e collaboratori (Dener, Kacelnik e Shemesh, 2016) le radici delle piante

di pisello (*Pisum sativum* L.) sono state divise in due vasi all'interno dei quali vi erano diverse concentrazioni di nutrienti. Tali concentrazioni potevano essere stabili o variabili. I risultati hanno evidenziato che, in condizioni stabili, la pianta produce una massa radicale maggiore nel vaso più ricco di nutrimenti, mentre in condizioni di instabilità, ovvero quando la concentrazione di nutrimenti varia nel tempo, la produzione radicale è maggiore nel vaso in cui i nutrienti sono minori, ma stabili. Invece, in condizioni in cui la concentrazione di nutrienti è scarsa, le piante tendono a favorire la condizione variabile evidenziando una propensione al rischio al fine di aumentare le possibilità di sopravvivenza. Tali evidenze suggeriscono che la risposta delle piante ai diversi stimoli ambientali non sia automatica, ma «guidata» da una attenta valutazione del rischio associato alle proprie scelte. Ulteriori esempi ci provengono dallo studio delle radici. Essendo le radici sensibili a molti fattori ambientali tra i quali la gravità, l'acqua, i minerali, le sostanze chimiche (Baluška, Volkman, Hlavacka, Mancuso e Barlow, 2006; Yokawa e Baluška, 2018), esse sono in grado di valutare tali segnali e «decidere» quale sia prioritario al fine di ottimizzare il loro stato di salute (Darwin e Darwin, 1880; Eapen *et al.*, 2003; Massa e Girloy, 2003). Inoltre, le piante sono in grado di percepire la presenza di eventuali «competitori» nello spazio circostante e di decidere di dirigere la crescita radicale nello spazio in cui non vi sono presenti altre piante con lo scopo di salvaguardare il proprio benessere (Gersani, Abramsky e Falik, 1998).

Il processo di decisione nelle piante non si osserva solo a livello radicale, ma anche nella parte aerea. Per esempio, la pianta di Cinquefoglia (*Potentilla reptans* L.) è in grado di modificare la sua struttura fogliare in base alle diverse condizioni ambientali. In contesti in cui la pianta ha a disposizione una scarsa quantità di luce, essa sviluppa delle foglie più lunghe e sottili al fine di poter accedere più facilmente alla sorgente luminosa. Al contrario, in condizioni di luminosità costante la pianta cresce verticalmente e la struttura delle foglie non viene modificata (Gruntman, Groß, Májeková e Tielbörger, 2017).

Concludendo, questi studi evidenziano la capacità delle piante non solo di percepire ed elaborare le diverse informazioni ambientali, ma anche di decidere fra le diverse opzioni quale sia la migliore strategia da adottare al fine di aumentare le proprie possibilità di sopravvivenza e far fronte ad un ambiente eterogeneo ed in costante evoluzione.

3. MEMORIA ED APPRENDIMENTO

Nella sezione precedente è stato illustrato come le piante siano in grado di prendere delle decisioni dettate dalla variabilità presente

nell'ambiente al fine di aumentare le proprie possibilità di sopravvivenza. Il processo decisionale comporta che l'agente, in questo caso la pianta, sia in grado di elaborare le informazioni interne ed esterne ad esso, ed integrarle con le esperienze passate, rappresentandosi possibili scenari e scegliere fra essi. Tale processo implica che le informazioni siano presenti in una possibile memoria al fine di poter compiere la scelta più adattiva. Ma le piante hanno una memoria? Se prendiamo come riferimento la definizione di memoria intesa come la funzione cognitiva tesa ad apprendere, conservare e riprodurre informazioni esterne ed interne all'individuo, allora possiamo attribuirle anche al regno vegetale. A tal proposito sono numerose le evidenze sperimentali che dimostrano la capacità delle piante di memorizzare le informazioni. Per esempio, le piante sono in grado di memorizzare le conseguenze di un attacco da parte di parassiti o insetti erbivori così da poter mettere in atto meccanismi di difesa per prevenire attacchi futuri (Karban, 2008; Karban e Niiho, 1995). I cirri (i.e., foglie modificate che permettono alla pianta di afferrare ed avvinghiarsi ad un possibile supporto) delle piante rampicanti una volta esperito il contatto con un elemento presente nell'ambiente possono conservare in «memoria» questa informazione tattile per ore (Trewavas, 2005). Infine, le foglie della Malva (*Malva silvestris* L.) durante il giorno seguono la direzione del Sole mentre di notte si posizionano nuovamente nella direzione in cui il Sole sorgerà dimostrando una capacità ad apprendere e ricordare la provenienza di una sorgente luminosa. La memoria quindi non è presente solo negli organismi del regno animale, ma anche nelle piante in quanto permette loro di reagire in modo funzionale all'ambiente circostante e di adattarsi ad esso.

Le piante sono dotate di memoria a breve termine, a lungo termine, così come di una memoria immunologica. Un esempio di memoria a breve termine ci proviene dalla Dionea o Venere acchiappamosche (*Dionea muscipola* Soland. ex Ellis), una pianta insettivora che presenta dei peli all'interno delle sue foglie, che stimolati permettono alla pianta di chiudere le sue estremità e catturare un insetto. La chiusura delle foglie della Dionea avviene solo quando un insetto stimola almeno due peli entro 20 secondi, mentre se ne viene stimolato solo uno o due in un tempo maggiore la trappola non si chiude. La pianta, infatti, ha bisogno di elaborare le informazioni tattili per un certo periodo di tempo, conservare in «memoria» tali informazioni e attivare una risposta tesa alla cattura dell'insetto (Böhm *et al.*, 2016).

Un esempio di memoria a lungo termine è la memoria dell'inverno che permette alle piante di distinguere il ciclo delle stagioni al fine di poter fiorire nel periodo dell'anno ideale. Il gene FCL (*Flowering Locus C*), permette alla pianta di produrre sostanze chimiche in grado

di bloccare la fioritura durante i rigori dell'inverno oppure di stimolarla nei periodi più temperati che caratterizzano la primavera (Sheldon, Rouse, Finnegan, Peacock e Dennis, 2000). Inoltre, è stato osservato che anche le piante giovani, che non hanno esperito un periodo di freddo intenso, presentano all'interno del loro corredo genetico il gene FLC che guida la tempistica della fioritura. Quindi le informazioni riguardanti la fioritura sono trasmesse geneticamente alle generazioni successive.

Le piante presentano anche una memoria immunologica, intesa come il ricordo di eventi passati che va ad alterare meccanicamente o chimicamente le reazioni delle piante in risposta a nuovi stimoli ambientali. Un esempio è la pianta di Acacia (*Acacia tortillis* Hayne), che nel momento in cui viene attaccata da un erbivoro si «ricorda» degli attacchi subiti in precedenza e attiva la produzione di una serie di sostanze sgradevoli per il predatore, limitandone così il consumo delle foglie e portandolo a cibarsi di un altro albero. Un ulteriore esempio è dato dal geranio (*Pelargonium* L'Her.) che quando attaccato produce un composto chimico al fine di rendere i suoi petali velenosi e nocivi per certi esemplari di coleotteri.

Le evidenze riportate sopra suggeriscono che le piante sono in grado di memorizzare le informazioni pur essendo prive di un SNC, quindi utilizzando meccanismi diversi da quelli adottati dagli esseri umani e da altre specie animali. In altre parole, le piante svolgono queste funzioni seppure prive di un «magazzino» nel quale contenere e dal quale attingere informazioni. La domanda che sorge spontanea è come tali funzioni possano essere implementate. A tal proposito sono state avanzate due ipotesi. La prima considera la trasmissione dei segnali elettrici che si propagano attraverso i flussi elettrochimici che collegano le cellule della pianta (Brenner, Stahlberg, Mancuso, Vivanco, Baluška e Van Volkenburgh, 2006). Un esempio è il ritmo circadiano, un sistema che regola la trasmissione dei segnali elettrici nelle cellule e che si modifica in base al livello di illuminazione che caratterizza le diverse fasi del giorno (Volkov, Baker, Foster, Clemmons, Jovanov e Markin, 2011a; Volkov, Wooten, Waite, Brown e Markin, 2011b; Volkov, O'Neal, Volkova-Gugeshashvili e Markin, 2013b). La seconda ipotesi considera il ruolo del calcio (i.e., Ca²⁺) nel processo di memorizzazione delle informazioni (Conrath, Thulke, Katz, Schwindling e Kohler, 2001; Gagliano, Renton, Depczynski e Mancuso, 2014; Tuteja e Mahajan, 2007). Negli animali, il calcio riveste un ruolo fondamentale nella trasmissione di segnali nervosi fra le varie cellule ed è alla base di diverse funzioni cognitive, come appunto la memoria e l'apprendimento (Berridge, Lipp e Bootman, 2000; Perisse *et al.*, 2009). In particolare, la fluttuazione dei livelli di calcio durante la percezione di uno stimolo esterno sembra essere determinante per la fase di im-

magazzinamento e del consolidamento in memoria dell'informazione percepita (Perisse *et al.*, 2009). Tale meccanismo sembrerebbe essere presente anche nelle piante (Gagliano *et al.*, 2014). In particolare, è stato osservato che quando la pianta percepisce uno stimolo esterno si determina un incremento del livello di calcio nelle cellule, che può variare in base alla tipologia (e.g., luce, temperatura, ecc.; Thellier, 2017) ed all'intensità dello stimolo percepito (Conrath *et al.*, 2001).

La memoria è intimamente associata all'apprendimento, ovvero non ci può essere memoria senza apprendimento né si può apprendere senza memoria. L'apprendimento è cambiamento, ovvero la capacità di modificare il proprio comportamento al fine di poter rispondere in modo rapido ed adattivo alle numerose e mutevoli richieste ambientali (Darwin, 1859). Un esempio di modificazione comportamentale è la progressiva diminuzione dell'intensità di una risposta alla presentazione di uno stimolo. In particolare, uno stimolo nuovo o inusuale comporta l'attivazione di una serie di rapide reazioni fisiologiche e motorie nell'individuo (e.g., orientamento). Allo stesso tempo, se tale stimolo viene presentato più volte subentra una progressiva indifferenza ad esso, ovvero una progressiva abitudine allo stimolo presentato. Si tratta di un processo adattivo che permette ad un organismo di focalizzarsi sulle informazioni rilevanti presenti nell'ambiente e di escludere le informazioni irrilevanti (Eisenstein, Eisenstein e Smith, 2001). L'abitudine è stata a lungo utilizzata per indagare l'apprendimento nelle piante. Pfeffer (1873) fu il primo ad applicarla alla pianta di *Mimosa pudica* (*Mimosa pudica* L.), una pianta che chiude le sue foglioline a seguito di una stimolazione tattile. Egli osservò che applicando una stimolazione tattile ripetuta le foglie della *Mimosa pudica* cessavano di richiudersi. In un ulteriore studio, Gagliano e collaboratori (2014) hanno approfondito tale aspetto. In particolare, questi studiosi hanno sottoposto la pianta di *Mimosa pudica* a ripetute cadute da una certa altezza e hanno notato che dopo un certo numero la pianta smetteva di richiudere le foglie. La pianta aveva appreso che le conseguenze della caduta non erano tali da mettere a repentaglio la sua sopravvivenza. Tale fenomeno non è solo osservabile nella pianta di *Mimosa pudica*, ma anche nel fiore della passione (*Passiflora gracilis*) e nella *Drosera* (*Drosera capiensis*), una pianta insettivora. Le foglie di queste piante smettono di arricciarsi a seguito di stimolazioni ripetute (Applewhite, 1975).

Oltre all'abitudine, l'apprendimento nelle piante è stato indagato mediante il condizionamento classico di Pavlov (1927). Il condizionamento classico di Pavlov è caratterizzato dalla presentazione in successione di due stimoli: uno biologicamente ininfluenza per il soggetto e uno in grado di elicitare nel soggetto una risposta automatica. A seguito di diverse somministrazioni degli stimoli si osserva una

risposta condizionata allo stimolo neutro (i.e., stimolo condizionato). Tale paradigma è stato testato anche nelle piante. In particolare, Gagliano e collaboratori (Gagliano, Vyazovskiy, Borbély, Grimonprez e Depczynski, 2016) hanno sottoposto la pianta di pisello (*Pisum sativum* L.) a due stimoli: una corrente d'aria e una fonte luminosa. La corrente d'aria indicava dove e quando sarebbe apparsa la sorgente luminosa. I risultati hanno evidenziato come le piante condizionate tendevano a crescere verso il punto da cui proveniva la corrente d'aria anche quando la luce non era presente.

In conclusione, questi studi evidenziano non solo la capacità delle piante di apprendere e di modificare il proprio comportamento, ma anche di mantenere in «memoria» le informazioni rilevanti per il loro sviluppo.

4. COMUNICAZIONE

Il linguaggio può essere definito come la facoltà umana di comunicare ed esprimersi con altri individui in uno schema interpretativo condiviso fra gli agenti coinvolti (Montagu e Matson, 1981). In particolare, il linguaggio permette la trasformazione dei propri pensieri e delle proprie idee in frasi e suoni articolati, i quali sono organizzati in parole. Allo stesso tempo, definire la natura della comunicazione come intrinsecamente verbale ed attribuire alle parole il titolo di mezzo di elezione per tale scopo potrebbe apparire come una limitazione. Il termine comunicazione si riferisce alla capacità di trasmettere un messaggio da un mittente ad un ricevente e risulta essere un processo di fondamentale importanza non solo per gli esseri umani o altre specie animali, ma anche per gli organismi del regno vegetale. Le piante, non potendosi spostare da un luogo ad un altro, hanno necessità di acquisire un gran numero di informazioni dall'ambiente circostante al fine di poter aumentare le proprie possibilità di sopravvivenza. Tali informazioni possono essere acquisite mediante uno scambio interattivo fra piante vicine o altre specie animali. Il mezzo comunicativo più efficace nel regno vegetale è quello della emissione e ricezione delle componenti organiche volatili (i.e., VOCs, dall'inglese *volatile organic compounds*) ovvero le molecole emesse nell'aria dalla pianta che trasportano i «messaggi» che vengono intercettati e decodificati dalle piante vicine (Heil e Karban, 2010). I VOCs permettono ad una pianta di comunicare alle piante vicine se è stata attaccata o danneggiata, affinché mettano in atto strategie di difesa. Le piante di tabacco (*Nicotiana attenuata* L.) e di Ontano nero (*Alnus glutinosa* L.) sono meno esposte agli attacchi degli erbivori se crescono nelle vicinanze di piante precedentemente danneggiate (Dolch e Tschardtke, 2000; Karban, Baldwin,

Baxter, Laue e Felton, 2000). Per esempio, le piante di tabacco (*Nicotiana attenuata* L.) percepiscono i VOCs emessi da piante già danneggiate di *Artemisia tridentata* (*Artemisia tridentata* L.) e conseguentemente iniziano a produrre una quantità maggiore di semi e fiori al fine di aumentare le proprie possibilità di sopravvivenza in previsione di un possibile attacco (Karban e Maron, 2002).

Ad un primo sguardo, sembrerebbe che la comunicazione fra le piante sia in qualche modo «a senso unico» in quanto il rilascio dei VOCs determina un beneficio solo alle piante riceventi. In altre parole, la pianta infestata, nel momento in cui emette il segnale, si rende «visibile» e localizzabile ai parassiti o insetti erbivori, mentre le piante riceventi attivano le proprie strategie difensive per sopravvivere (Fрати, Salerno, Conti e Bin, 2008; Runyon, Mescher e De Moraes, 2006). Allo stesso tempo, però, rendersi «visibili» e localizzabili ad altri parassiti o insetti potrebbe essere più un vantaggio, che uno svantaggio, per la pianta infestata. Infatti, è stato ipotizzato che il segnale emesso tramite i VOCs potrebbe essere intercettato dagli antagonisti dei parassiti o insetti infestanti, i quali potrebbero così venire in aiuto della pianta attaccata (Heil, 2008). Inoltre, il segnale contenuto nei VOCs potrebbe «allertare» altre parti della pianta attaccata, che, essendo ancora integre, possono aumentare le proprie difese e preservare la sopravvivenza dell'intero organismo (Heil e Silva Bueno, 2007; Heil, 2009; Frost, Appel, Carlson, De Moraes, Mescher e Schultz, 2007; Karban, Shiojiri, Huntzinger e McCall, 2006).

Comunicare non è solo uno scambio di informazioni, ma anche un mezzo per convincere, dissuadere od ottenere qualcosa dall'altro. In questi termini processi quali l'elaborazione e la valutazione delle informazioni trasmesse e ricevute nonché la capacità dell'interlocutore di catturare l'attenzione dell'ascoltatore e di emettere un messaggio affine agli interessi del ricevente risultano avere un ruolo centrale nei processi di influenza interpersonale. In questa prospettiva le piante non sono da meno. Numerose piante, infatti, sono in grado di modificare la propria struttura in termini di forma e/o colore al fine di informare gli insetti impollinatori che è il momento giusto per essere impollinate (Gagliano e Grimonprez, 2015). Un esempio è dato dal *Desmodium setigerum* E. Mey. Harv.) che è caratterizzato da fiori dal colore lilla, i quali una volta impollinati diventano di colore bianco o turchese e ripiegano i petali verso il basso coprendo le parti riproduttive. Tale trasformazione rende così i fiori meno appetibili per gli impollinatori che saranno «persuasi» a dirigersi verso i fiori non ancora impollinati (Willmer *et al.*, 2009).

Oltre alle modalità comunicative precedentemente descritte, le piante utilizzano anche la rete radicale per ricevere e trasmettere informazioni. Per esempio, le piante di pisello (*Pisum sativum* L.) sono

in grado di avvisare le piante adiacenti dell'arrivo di una siccità improvvisa utilizzando la comunicazione radicale (Falik, Mordoch, Ben-Natan, Vanunu, Goldstein e Novoplansky, 2012). In particolare, Falik e collaboratori (2012) hanno misurato l'effetto dell'apertura-chiusura degli stomi per quantificare un simile effetto. Gli stomi sono dei piccoli pori sulla superficie delle foglie che permettono alla pianta di assorbire e rilasciare anidride carbonica regolando la perdita d'acqua e mantenendo il turgore dei tessuti fogliari. I risultati hanno evidenziato che in condizioni di stress idrico la pianta tende a chiudere gli stomi ed in meno di un'ora anche le piante vicine. Tali evidenze sottolineano il ruolo della comunicazione radicale nella trasmissione delle informazioni utili all'attivazione di strategie atte alla sopravvivenza.

Un'ulteriore forma di comunicazione radicale è data dalla capacità delle piante di emettere ed ascoltare i suoni, nonché modificare il proprio comportamento in base a tali informazioni acustiche (Gagliano, Grimonprez, Depczynski e Renton, 2017; Gagliano e Renton, 2013; Gagliano, Renton, Duvdevani, Timmins e Mancuso, 2012). La capacità di percepire le vibrazioni permette alle piante di localizzare l'acqua, di dirigere le proprie radici verso di essa e sopravvivere anche in luoghi caratterizzati da scarsità idrica (Gagliano *et al.*, 2017). L'orientamento dell'apice radicale verso la fonte sonora dimostra la capacità delle piante di rilevare le vibrazioni sonore e una sensibilità a specifiche frequenze che ne modificano il comportamento (Mancuso e Viola, 2013). Inoltre, le piante, non solo percepiscono le vibrazioni ambientali, ma ne producono. In particolare, le radici delle piante produrrebbero dei flebili «click», causati dalla rottura delle pareti cellulari della cellulosa durante la fase di crescita (Mancuso e Viola, 2013). Mediante la percezione di tali suoni, le piante sono in grado di percepire la presenza di altre piante nello spazio circostante e di comunicare fra loro.

Infine, le piante comunicano sfruttando l'interazione fra l'apparato radicale e i funghi. I funghi sono organismi parassiti che si nutrono degli elementi presenti nel suolo e nelle radici delle piante. In particolare, i funghi creano una fitta rete di filamenti (i.e., micelio) in grado di collegarsi alle radici delle piante permettendo così lo scambio di informazioni ambientali e di nutrimento (i.e., micorizza; Frank, 1885a, 1885b, 1885c). Per esempio, gli alberi adulti utilizzano tale «rete» (i.e., *Wood Wide Web*) per condividere carbonio, azoto o fosforo con le piante più giovani (Simard, Beiler, Bingham, Deslippe, Philip e Teste, 2012; Simard, Perry, Jones, Myrold, Durall e Molina, 1997). Di più, i miceli sono in grado di emettere segnali chimici per avvisare le piante vicine di eventuali attacchi da parte di funghi nocivi (Zeng, Melotto e He, 2010).

Per concludere, se riprendiamo la definizione di comunicazione intesa come l'insieme delle modalità in cui due «interlocutori» en-

trano in contatto permettendo la trasmissione di informazioni ed innescando un'interazione sociale, allora non ci sono dubbi che anche le piante possono «parlarsi» e comunicare.

5. LA COGNIZIONE SOCIALE

I fattori che determinano e modulano l'attitudine sociale delle piante sono essenzialmente due: la distinzione del sé dal non-sé ed il riconoscimento del legame parentale. Il concetto di sé viene definito come una rappresentazione cognitiva di noi stessi che attribuisce valore e significato agli eventi attuali o passati, focalizza la nostra attenzione verso stimoli esterni e ne influenza l'interpretazione di questi ultimi (James, 1890). Il concetto di sé è costituito da un insieme di schemi (i.e., «magazzini» in cui vi sono tutte le informazioni e conoscenze riguardo sé stessi acquisite durante le esperienze passate), che possono essere usati dagli individui per comprendere le diverse situazioni nelle quali sono inseriti, per codificare ed elaborare le informazioni personali e degli altri consentendone il confronto al fine di valutare le proprie prestazioni (Markus, 1977). Il quotidiano bisogno di confrontarsi con l'altro è un processo fondamentale per la sopravvivenza, non solo degli animali (i.e., teoria del confronto sociale; Festinger, 1954), ma anche per le piante. Per esempio, nel processo di fecondazione le piante devono essere in grado di distinguere l'identità genetica del polline da quella del pistillo (i.e., organo femminile delle piante) al fine di poter respingere quello geneticamente simile ed evitare così l'autofecondazione (Nasrallah, 2002).

Inoltre, la capacità di distinguere il sé dall'altro consente alle piante di percepire la presenza di altre piante vicine e di discriminare gli organismi estranei da quelli appartenenti alla stessa «famiglia». La famiglia può essere intesa come un sistema sociale in miniatura caratterizzato da una storia condivisa del passato e con legami che si estendono al futuro (i.e., dimensione storico-temporale) il cui principale scopo è lo sviluppo dei suoi membri (De Grada, 1999; Murdock, 1949). Tale definizione può essere estesa anche al regno vegetale. Infatti, il riconoscimento parentale permette alle piante di evitare la riproduzione e la competizione fra individui geneticamente simili al fine di promuovere e salvaguardare lo sviluppo e la sopravvivenza dei membri dello stesso gruppo d'appartenenza. Inoltre, recenti evidenze hanno dimostrato che l'interazione fra piante che presentano un patrimonio genetico simile è più efficace ed improntata alla «cooperazione» al fine di aumentare il benessere degli altri individui (Karban e Shiojiri, 2009; Karban, Shiojiri, Ishizaki, Wetzel e Evans, 2013). In altre parole, la capacità di discriminare fra piante parenti ed estranee risulta essere alla base

dell'attivazione di un'ampia varietà di comportamenti sociali, come la competizione e la cooperazione, che in precedenza venivano attribuiti esclusivamente al regno animale (Waldman, 1988).

Il termine cooperazione fa riferimento all'insieme di tutti quei comportamenti tesi a portare un beneficio all'intero gruppo e che non comportano né una perdita né un beneficio per l'individuo operante (Dudley, 2015; Hamilton, 1964). A lungo si è dibattuto se fosse corretto estendere il termine «cooperazione», generalmente utilizzato per il regno animale, anche al regno vegetale. Nello specifico, la più grande controversia riguarda la capacità delle piante di promuovere e svolgere interazioni con altri vegetali o specie animali prevalentemente mirate all'aumento del benessere reciproco (Dudley, 2015). In uno studio di Dudley e File (2007) è stato osservato che le piante di *Artemisia marina* (*Artemisia* L.) presentano una minore proliferazione radicale in presenza di piante parenti rispetto a piante estranee. Tali evidenze hanno dimostrato che le piante sono in grado di riconoscere quelle di loro che sono geneticamente simili e che tale riconoscimento sembrerebbe essere mediato dalle radici. Successivamente, Murphy e Dudley (2009) hanno indagato il riconoscimento parentale nelle diverse specie di piante di *Balsamina* (*Impatiens pallida* Nutt. e *Impatiens capensis* Meerb.) andando a misurare la modalità con cui le piante rispondono alla diversa intensità della luce (i.e., segnale competitivo) e alla presenza di piante vicine, che potevano essere «parenti» o estranee. I risultati hanno evidenziato che in presenza di piante ritenute estranee le piante di *Balsamina* evidenziano uno sviluppo radicale maggiore, mentre in presenza di piante parenti la massa radicale non viene modificata. Inoltre, è stato osservato che, in presenza di piante della stessa famiglia, le piante di *Balsamina* sviluppano più rami ed uno stelo più lungo. Sebbene l'allungamento dello stelo e una maggiore ramificazione vengono generalmente associate a comportamenti competitivi, nello studio di Murphy e Dudley (2009; vedi anche Dudley e Schmitt, 1995, 1996; Smith, 1995) questi due processi avevano lo scopo di ridurre la sovrapposizione delle foglie con le piante vicine, evitando così di metterle in ombra. Tale studio ha dimostrato come le piante di *Balsamina* sono in grado di discriminare quelle geneticamente simili e di modificare il proprio comportamento in base alla parentela, favorendo così, la promozione di comportamenti cooperativi, come accade negli animali (Dudley e File, 2007; Dudley, Murphy e File, 2013).

Inoltre, numerosi esperimenti hanno evidenziato che quando le sostanze nutritive sono particolarmente scarse, piante adiacenti sfruttano la rete di comunicazione creata attraverso il micelio per scambiarsi informazioni e nutrimento al fine di salvaguardare la propria sopravvivenza. Le piante e il micelio cooperano nel senso che in cambio della trasmissione del segnale le piante condividono con i funghi gli zuc-

cheri prodotti tramite la fotosintesi. A tal proposito, vi è una relazione tra questo tipo di cooperazione ed il legame parentale. File e collaboratori (File, Klironomos, Maherali e Dudley, 2012) hanno osservato che la proliferazione della micorizza è maggiore quando la pianta di Ambrosia (*Ambrosia artemisiifolia* L.) si sviluppa nello stesso ambiente con piante della stessa famiglia piuttosto che con piante estranee. Una maggior proliferazione della micorizza è anche associata a livelli più alti di azoto nell'apparato fogliare ed a un ridotto numero di lesioni a carico delle radici da parte di agenti patogeni esterni. In conclusione, tale studio ha evidenziato come le piante siano in grado di interagire con altri vegetali e altri organismi al fine di aumentare la probabilità di sopravvivenza reciproca (File *et al.*, 2012).

Le piante evidenziano anche comportamenti altruistici a discapito della propria sopravvivenza (Schöb, Armas, Guler, Prieto e Pugnaire, 2013). La pianta Arenaria aggregata (*Arenaria tetraquetra* L.), per esempio, forma dei «cuscini» (i.e., insiemi composti da quattro foglie sovrapposte e disposte a rosetta) nei quali si deposita materiale organico utile all'accumulo d'acqua. L'acqua raccolta viene poi condivisa con altre piante erbacee che tendono ad insediarsi ed a svilupparsi nei «cuscini» della Arenaria aggregata. La condivisione dell'acqua con le piante vicine induce però un rallentamento nello sviluppo e nella riproduzione dell'Arenaria.

Oltre a comportamenti di tipo cooperativo le piante mettono in atto comportamenti di tipo competitivo in presenza di altri vegetali percepiti come «estranei», ovvero non appartenenti alla stessa famiglia. Per esempio, si può osservare un maggiore sviluppo della massa radicale al fine di accedere a più risorse per favorire la propria crescita a discapito di piante estranee concorrenti (Biedrzycki e Bais, 2010; Callaway e Mahall, 2007; Dudley e File, 2007; Gersani, Brown, O'Brien, Maina e Abramsky, 2001; Maina, Brown e Gersani, 2002; Marler, 2013; O'Brien, Gersani e Brown, 2005). I comportamenti competitivi possono essere osservati anche nella parte aerea della pianta, la quale durante la competizione può modificare la direzione di crescita dello stelo, sviluppare più foglie o uno stelo più lungo per accedere più rapidamente alla fonte luminosa (Beall, Yeung e Pharis, 1996; Kasperbauer e Hunt, 1994). Questa risposta permette alle piante di accedere più facilmente alla luce mettendo in ombra le piante vicine (Dudley *et al.*, 2013; Dudley e Schmitt, 1996; Schmitt, 1995). In uno studio di Murphy e Dudley (2007) sono state esaminate le risposte comportamentali nelle piante di soia (*Glycine max*) in presenza di stimoli competitivi sia aerei (i.e., esposizione alla luce ad alta o bassa intensità) che sotterranei (i.e., presenza o assenza delle radici di piante estranee vicine) e se tali risposte potessero essere influenzate dalla disponibilità dei nutrienti disponibili (i.e., moderata o scarsa) e dalla presenza/as-

senza del batterio *Bradyrhizobium* nel terreno. I risultati hanno evidenziato che le piante di soia producono una massa ed una distribuzione radicale maggiore in presenza di altre piante presenti nello stesso vaso, come osservato in studi precedenti (Gersani *et al.*, 2001; Maina *et al.*, 2002). Inoltre, la modificazione della struttura radicale nelle piante di soia si osservava indipendentemente dall'intensità della luce, dalla quantità di nutrienti e dalla presenza/assenza del batterio *Bradyrhizobium* nel terreno. In breve, tale studio ha dimostrato che le piante di soia sono in grado di percepire la presenza di altre piante nello spazio circostante e che tale risposta non è influenzata da condizioni atte a promuovere un atteggiamento competitivo. In linea con lo studio di Murphy e Dudley (2007), è stato svolto un ulteriore studio teso all'indagine dei comportamenti competitivi delle radici. In particolare, Biedrzycki e collaboratori (Biedrzycki, Jilany, Dudley e Bais, 2010) hanno osservato che la pianta di Arabetta comune (*Arabidopsis thaliana* L.) produce una quantità maggiore di radici laterali (i.e., sistema di ramificazione radicale che si sviluppa dalla radice principale) quando è esposta alle secrezioni prodotte dalle radici di piante estranee piuttosto che dalle radici di piante appartenenti alla stessa «famiglia». Inoltre, risposte di tipo competitivo si possono osservare anche fra i diversi organi della stessa pianta. Un esempio è dato dalla Pinanga coronata (*Blume* ex Mart.), una pianta che sviluppa foglie strette ed allungate oppure piccoli più distanziati fra di loro al fine di evitare di auto-ombreggiarsi e accedere con più facilità alla luce (Kimura e Simbolon, 2002).

Nonostante gli esempi a sostegno della capacità delle piante di riconoscere le piante geneticamente simili siano numerosi, il meccanismo che media il riconoscimento parentale non è ancora stato scoperto. A tal proposito è stato ipotizzato il coinvolgimento dei meccanismi che guidano il rilascio e la ricezione delle componenti organiche volatili (VOCs), la trasmissione di segnali elettrici oppure mediante gli enzimi presenti sulla superficie cellulare (Callaway e Mahall, 2007). Ulteriori ricerche tese all'esplorazione dei meccanismi coinvolti nel processo di distinzione del sé dal non-sé e di discriminazione parentale nelle piante porteranno a una migliore comprensione e chiarezza dei processi di comunicazione e di interazione nel regno vegetale.

6. MOVIMENTO «INTENZIONALE»

Gli esseri umani hanno la tendenza ad attribuire automaticamente una mente a chi, organismo vivente o oggetto, appare muoversi autonomamente. Chi o cosa si muove ha intenzioni e chi ha intenzioni ha una mente. In questa prospettiva, organismi apparentemente immobili, come le piante, tendono ad essere considerati come organismi

«passivi», che non sono in grado di muoversi e di interagire intenzionalmente con l'ambiente circostante. In realtà le piante producono numerosi movimenti e anche molto complessi. La principale differenza fra il movimento animale e vegetale è data dalla diversa *scala temporale* all'interno della quale le piante operano. Infatti, se il movimento delle piante fosse ricondotto ad una scala temporale simile alla nostra, saremmo in grado di percepirlo ed apprezzarlo.

Il primo che si interessò e descrisse in dettaglio i vari tipi di movimento nelle piante fu Charles Darwin (1880), il quale scrisse con il figlio Francis un libro intitolato «il potere del movimento nelle piante». Nelle loro osservazioni i Darwin (1880) individuarono uno schema di movimento ascrivibile a tutte le piante, la *circumnutazione* (Darwin e Darwin, 1880). La *circumnutazione* è un movimento oscillatorio, comunemente a forma ellittica, della parte apicale della pianta che si verifica durante la fase di crescita. I Darwin ipotizzarono che le piante utilizzino tale movimento per esplorare l'ambiente circostante e che siano in grado di modularlo al fine di poter «raggiungere un proprio obiettivo» (Tronchet, 1946, 1945, 1977). Prendiamo l'esempio delle piante rampicanti che necessitano, a causa della loro struttura morfologica molto sottile, di aggrapparsi ad un supporto esterno per crescere ed accedere con maggiore facilità alla luce. Le piante rampicanti utilizzano il movimento oscillatorio per ricercare nell'ambiente un possibile supporto e, una volta identificato, direzionano il loro movimento verso di esso al fine di potersi aggrappare (Darwin, 1865). Numerose evidenze hanno dimostrato che le piante rampicanti sono capaci di identificare le varie caratteristiche dei potenziali supporti e di «determinare» se questi siano idonei o meno per la fase di aggrappo (Darwin, 1865; Gianoli, 2015; Trevas, 2014). Inoltre, è stato osservato che la vite (*Vitis* L.) è in grado di apprendere le caratteristiche strutturali di un potenziale supporto e di modellare progressivamente la morfologia dei propri cirri (i.e., struttura modificata della parte terminale della foglia) al fine di potersi aggrappare ad esso (Trevas, 2017). Le piante, quindi, sembrerebbero essere in grado di valutare l'ambiente circostante e di decidere quale risposta comportamentale attuare al fine di poter raggiungere un obiettivo.

A questo punto non ci si può non domandare se le piante siano realmente in grado di «pianificare» un movimento in base alle caratteristiche di uno stimolo o se i movimenti delle piante siano il semplice prodotto di un meccanismo causa-effetto (si veda quanto ho detto all'inizio). Tale aspetto è stato indagato in un recente studio che ha analizzato il movimento di raggiungimento e prensione nelle piante di pisello (*Pisum sativum* L.; Guerra *et al.*, 2019). La pianta di pisello è una pianta annuale rampicante le cui foglie (i.e., cirri) presentano una struttura filamentosa utile alla pianta per aggrapparsi a potenziali sup-

porti. In particolare, è stato indagato se le piante di pisello fossero in grado di percepire la presenza di un supporto nell'ambiente e di programmare il proprio movimento in base alle sue caratteristiche. La crescita delle piante durante il ciclo delle 24 ore è stata videoregistrata e poi analizzata mediante l'analisi tridimensionale del movimento. I potenziali supporti, a cui le piante potevano aggrapparsi, potevano avere una diversa larghezza (i.e., 1.2 cm o 3 cm) e diverse dimensioni (i.e., bidimensionali o tridimensionali). I risultati hanno evidenziato che non solo le piante di pisello sono in grado di percepire la presenza di un potenziale supporto nell'ambiente, ma anche che sono in grado di modulare l'apertura e la velocità dei propri cirri in funzione della larghezza dello stimolo. Inoltre, in presenza di stimoli bidimensionali la modulazione del movimento non avviene, dimostrando quindi che le piante sono in grado di discriminare fra stimoli afferribili e non. Tali evidenze hanno dimostrato come le piante siano in grado di percepire e valutare l'insieme delle caratteristiche fisiche degli elementi esterni al fine di poter «pianificare» un movimento funzionale al raggiungimento di un obiettivo. Inoltre, la percezione di tali informazioni ambientali potrebbe consentire alle piante di compiere una valutazione del grado di difficoltà del compito da eseguire e quindi di modulare la velocità ed il tempo del loro movimento (i.e., *Speed-accuracy tradeoff*, SAT; Woodworth, 1899). In un recente studio di Ceccarini e collaboratori (Ceccarini *et al.*, 2020a) è stato indagato se le piante di pisello fossero in grado di modulare la velocità e il tempo del movimento di raggiungimento e prensione a seconda del livello di accuratezza dettato dallo stimolo (Fitts, 1954, relativamente ad osservatori umani). I risultati hanno evidenziato che le piante sono in grado di modulare strategicamente la velocità ed il tempo del proprio movimento in base alla difficoltà del compito in modo simile a quello osservato nell'essere umano (Beggs e Howarth, 1972; Drury, 1975) e in diverse specie animali (Chittka, Skoruszki e Raine, 2009; Franks, Dornhaus, Fitzsimmons e Stevens, 2003; Heitz e Schall, 2012).

In conclusione, le piante sono in grado di percepire i diversi elementi dell'ambiente e di pianificare una risposta motoria funzionale al raggiungimento di un obiettivo. In altre parole, come scrisse Darwin (1865) nella conclusione del suo libro sui comportamenti e le abitudini delle piante rampicanti: «il cirro ha svolto il suo compito e l'ha fatto in un modo ammirevole».

7. CONCLUSIONE

Come le evidenze riportate sopra suggeriscono, le piante sono in grado di compiere delle scelte, di memorizzare, di apprendere e

di programmare un movimento. In questa prospettiva è d'obbligo domandarsi quale sia la corretta terminologia da adottare per definire tali abilità delle piante, ovvero se definirle come agenti cognitivi, capaci di percepire ed elaborare le informazioni presenti nell'ambiente e di rispondere in modo adattivo (Brenner *et al.*, 2006; Calvo, 2007; Parise *et al.*, 2020; Trewavas, 2017) o meno (Alpi *et al.*, 2007; Adams, 2018). Definire le piante come organismi cognitivi potrebbe essere rischioso in quanto rievoca controversie su passate dichiarazioni riguardo alla «coscienza vegetale», le quali erano basate su una mescolanza di intuizioni scientifiche e stravaganza. Allo stesso tempo, non possiamo non considerare i recenti risultati ottenuti dai rigorosi studi effettuati con le più avanzate tecnologie, che suggeriscono come le capacità cognitive delle piante non siano solo pura fantasia. Tali evidenze hanno messo in luce come non vi sia la necessità di processi cerebrali per l'implementazione del comportamento cognitivo (Trewavas, 2014). Infatti, meccanismi fisiologici più semplici, deputati alla comunicazione interna, tra le varie parti della stessa pianta (Novoplansky, 1996; Shemesh, Ovadia e Novoplansky, 2010), ed esterna, tra piante diverse (Karban, 2015), possono produrre una forma di cognizione funzionale all'implementazione di comportamenti complessi ed adattivi. Inoltre, nonostante i miliardi di anni di evoluzione indipendente, le piante manifestano somiglianze con gli animali anche se parliamo di meccanismi completamente diversi. Lo studio di tali meccanismi, i quali meritano di essere indagati e approfonditi in ogni loro aspetto (e.g., chimico, fisiologico, comportamentale, ...), necessita di un maggior coinvolgimento delle scienze psicologiche. Attualmente gli psicologi padroneggiano una serie di tecniche, come la genetica, l'optogenetica e la gascromatografia, che forniscono misure fisiologiche correlabili a quelle comportamentali, fornendo così un quadro esauriente del comportamento delle piante e dei loro substrati fisiologici. L'adozione di un approccio multidisciplinare nello studio della «cognizione» delle piante arricchisce ed amplia il concetto di cognizione sino a considerarne le origini più primordiali.

Un altro aspetto che è importante sottolineare riguarda la definizione di una terminologia e di un apparato teorico che riconcili il concetto di «cognizione» sia nelle piante che negli animali. Ciò implica l'abbandono di un'interpretazione antropocentrica della cognizione e di considerare, per esempio, la percezione, la memoria e l'azione come processi che vanno oltre il mondo animale. Oppure modificare radicalmente il concetto avanzando la possibilità che non esista un'unica forma di cognizione. E piuttosto che classificare le cognizioni in termini di complessità si descriva l'efficienza di ciascuna nel garantire la sopravvivenza dello specifico organismo.

È ormai comprovato scientificamente che tracce cognitive sono presenti negli invertebrati (Carruthers, 2004; Keijzer, 2001) e nei batteri procarioti (di Primio, Müller e Lengeler, 2000; Greenspan e van Swinderen, 2004; Lengeler, Müller e di Primio, 2000; Müller, di Primio e Lengeler, 2001). Parliamo di un'idea di cognizione che va oltre i confini fisici dell'organismo e si estende all'ambiente nel quale tali organismi agiscono (Clark e Chalmers, 1998). Stiamo parlando dell'ipotesi denominata «Extended Cognition» che avanza il ruolo centrale dell'ambiente nel guidare i processi cognitivi indipendentemente dalla presenza di un SNC.

Questa idea offre nuovi spunti su ciò che la cognizione in realtà sia e di quale sia la relazione tra gli organismi viventi e l'ambiente. La possibilità di una forma di cognizione che accomuni organismi viventi di specie diverse potrebbe fornire una chiave interpretativa relativa all'origine e all'evoluzione della cognizione stessa. In questa prospettiva le piante sono un esempio di come la cognizione si estenda a sistemi completamente *a-neurali*.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS F. (2018). Cognition wars. *Studies in History and Philosophy of Science A*, 68, 20-30, doi: 10.1016/j.shpsa.2017.11.007.
- ALPI A., AMRHEIN N., BERTL A., BLATT M.R., BLUMWALD E., CERVONE F. ET AL. (2007). Plant neurobiology: No brain, no gain? *Trends in Plant Science*, 12, 135-136, doi: 10.1016/j.tplants.2007.03.002.
- APPLEWHITE P.B. (1975). Learning in bacteria, fungi, and plants. In W.C. Corning, J.A. Dyal, A.O.D. Willows (eds.), *Invertebrate learning. Cephalopods and echinoderms*, Vol. 3. New York: Plenum, pp. 179-186.
- BALUŠKA F., LEVIN M. (2016). On having no head: Cognition throughout biological systems. *Frontiers in Psychology*, 7, 902, doi: 10.3389/fpsyg.2016.00902.
- BALUŠKA F., MANCUSO S. (2009a). Plant neurobiology: From sensory biology, via plant communication, to social plant behaviour. *Cognitive Processes*, 10, 3-7.
- BALUŠKA F., MANCUSO S. (2009b). Deep evolutionary origins of neurobiology: Turning the essence of «neural» upside-down. *Communicative & Integrative Biology*, 2, 60-65, doi: 10.41612FciB.2.1.7620.
- BALUŠKA F., VOLKMAN D., HLAVACKA A., MANCUSO S., BARLOW P.W. (2006). Neurobiological view of plants and their body plan. In F. Baluška, S. Mancuso, D. Volkmann (eds.), *Communication in plants – Neuronal aspects of plant life*. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag, Germany, pp. 19-35.
- BEALL F.D., YEUNG E.C., PHARIS R.P. (1996). Far-red light stimulates internode elongation, cell division, cell elongation, and gibberellin levels in bean. *Canadian Journal of Botany*, 74 (5), 743-752, doi: 10.1139/b96-093.
- BEGGS W.D.A., HOWARTH C.I. (1972). The Movement of the hand towards a target. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 24 (4), 448-453, doi: 10.1080/14640747208400304.

- BERRIDGE M.J., LIPP P., BOOTMAN M.D. (2000). The versatility and universality of calcium signalling. *Nature Reviews – Molecular Cell Biology*, 1 (1), 11-21, doi: 10.1038/35036035.
- BIEDRZYCKI M.L., BAIŠ H.P. (2010). Kin recognition in plants: A mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany*, 61 (15), 4123-4128, doi: 10.1093/jxb/erq250.
- BIEDRZYCKI M.L., JILANY T.A., DUDLEY S.A., BAIŠ H.P. (2010). Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative & Integrative Biology*, 3 (1), 28-35, doi: 10.4161/cib.3.1.10118.
- BÖHM J., SCHERZER S., KROL E., KREUZER I., VON MEYER K. ET AL. (2016). The Venus Flytrap *Dionaea muscipula* counts prey-induced action potentials to induce sodium uptake. *Current Biology*, 26, 286-295, doi: 10.1016/j.cub.2015.11.057.
- BOSS P.K., BASTOW R.M., MYLNE J.S., DEAN C. (2004). Multiple pathways in the decision to flower: Enabling, promoting, and resetting. *The Plant Cell*, 16, S18-S31, doi: 10.1105/tpc.015958.
- BRENNER E.D., STAHLBERG R., MANCUSO S., VIVANCO J., BALUSKA F., VAN VOLKENBURGH E. (2006). Plant neurobiology: An integrated view of plant signaling. *Trends in Plant Science*, 11 (8), 413-419, doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.009.
- CALLAWAY R.M., MAHALL B.E. (2007). Family roots. *Nature*, 448 (7150), 145-146, doi: 10.1038/448145a.
- CALVO P. (2007). The quest for cognition in plant neurobiology. *Plant Signaling and Behavior*, 2, 208-211, doi: 10.416/psb.2.4.4470.
- CALVO P. (2018). Plantae. In J. Vonk, T.K. Shackelford (eds.), *Encyclopedia of animal cognition and behavior*. New York: Springer.
- CALVO P., SAHI V.P., TREWAVAS A. (2017). Are plants sentient? *Plant, Cell & Environment*, 40, 2858-2869, doi: 10.1111/pce.13065.
- CARRUTHERS P. (2004). On being simple minded. *American Philosophical Quarterly*, 41 (3), 205-220.
- CASTIELLO U. (2019). *La mente delle piante*. Bologna: Il Mulino.
- CASTIELLO U. (2020). (Re)claiming plants comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, doi: 10.1037/com0000239.
- CECCARINI F., GUERRA S., PERESSOTTI A., PERESSOTTI F., BULGHERONI M. ET AL. (2020a). Speed-accuracy tradeoff in plants. *Psychonomic Bulletin & Review*, 27, 966-973, doi: 10.3758/s13423-020-01753-4.
- CHITTKA L., SKORUPSKI P., RAINE N.E. (2009). Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 400-407, doi: 10.1016/j.tree.2009.02.010.
- CLARK A., CHALMERS D. (1998). The extended mind. *Analysis*, 58 (1), 7-19, doi: 10.1093/analys/58.1.7.
- CONRATH U., THULKE O., KATZ, V., SCHWINDLING S., KOHLER A. (2001). Priming as a mechanism in induced systemic resistance of plants. *European Journal of Plant Pathology*, 107 (1), 113-119, doi: 10.1023/A:1008768516313.
- CVRČKOVÁ F., ŽÁRSKÝ V., MARKOŠ A. (2016). Plant studies may lead us to rethink the concept of behavior. *Frontiers in Psychology*, 7, 622, doi: 10.3389/fpsyg.2016.00622.
- DARWIN C. (1859). *On the origin of species*. London: John Murray.
- DARWIN C. (1865). *The movements and habits of climbing plants*. London: John Murray.
- DARWIN C., DARWIN F. (1880). *The power of movement in plants*. London: John Murray.
- DE GRADA E. (1999). *Fondamenti di psicologia dei gruppi*. Roma: Carocci.

- DENER E., KACELNIK A., SHEMESH H. (2016). Pea plants show risk sensitivity. *Current Biology*, 26, 1763-1767, doi: 10.1016/j.cub.2016.05.008.
- DI PRIMIO F., MÜLLER B.S., LENGELER J.W. (2000). Minimal cognition in unicellular organism. In J.A. Meyer, A. Berthoz, D. Floreano, H.L. Roitblat, S.W. Wilson (eds.), *SAB2000 proceedings supplement, international society of adaptive behavior*. Honolulu, HI: International Society for Adaptive Behavior, pp. 3-12.
- DOLCH R., TSCHARNTKE T. (2000). Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia*, 125, 504-511, doi: 10.1007/s004420000482.
- DRURY C.G. (1975). Application of Fitts' Law to foot-pedal design. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 17 (4), 368-373, doi: 10.1177/001872087501700408.
- DUDLEY S.A. (2015). Plant cooperation. *AoB PLANTS*, 7, plv113, doi: 10.1093/aobpla/plv113.
- DUDLEY S.A., FILE A.L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3 (4), 435-438, doi: 10.1098/rsbl.2007.0232.
- DUDLEY S.A., SCHMITT J. (1995). Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology*, 9, 655-666, doi: 10.2307/2390158.
- DUDLEY S.A., SCHMITT J. (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis: Density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, 147 (3), 445-465, doi: 10.1086/285860.
- DUDLEY S.A., MURPHY G.P., FILE A.L. (2013). Kin recognition and competition in plants. *Functional Ecology*, 27 (4), 898-906, doi: 10.1111/1365-2435.12121.
- EAPEN D., BARROSO M.L., CAMPOS M.E., PONCE G., CORKIDI G., DUBROVSKY J. G., CASSAB G.I. (2003). A no hydrotropic response root mutant that responds positively to gravitropism in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 131, 536-546, doi: 10.1104/pp.011841.
- EISENSTEIN E.M., EISENSTEIN D., SMITH J.C. (2001). The evolutionary significance of habituation and sensitization across phylogeny: A behavioral homeostasis model. *Integrative Psysiological & Behavioral Science*, 36 (4), 251-265, doi: 10.1007/BF02688794.
- FALIK O., MORDOCH Y., BEN-NATAN D., VANUNU M., GOLDSTEIN O., NOVOPLANSKY A. (2012). Plant responsiveness to root-root communication of stress cues. *Annals of Botany*, 110 (2), 271-280, doi: 10.1093/aob/mcs045.
- FESTINGER L. (1954). A theory of social comparison processes. *Human Relations*, 7 (2), 117-140.
- FILE A.L., KLIRONOMOS J., MAHERALI H., DUDLEY S.A. (2012). Plant kin recognition enhances abundance of symbiotic microbial partner. *PLoS One*, 7, e45648, doi: 10.1371/journal.pone.0045648.
- FITTS P.M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47 (6), 381-391, doi: 10.1037/h0055392.
- FRANK A.B. (1885a). Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 3, 128-145.
- FRANK A.B. (1885b). Ueber den gegenwärtigen Stand der Trüffelfrage und die damit zusammenhängende Ernährung gewisser Bäume durch Wurzelpilze. *Garten-Zeitung*, 4, 423-426.

- FRANK A.B. (1885c). Neue Mittheilungen über die Mycorrhiza der Bäume und der *Monotropa hypopitys*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 3, XXVII–XXXIII.
- FRANKS N.R., DORNHAUS A., FITZSIMMONS J.P., STEVENS M. (2003). Speed versus accuracy in collective decision making. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270 (1532), 2457–2463, doi: 10.1098/rspb.2003.2527.
- FRATI F., SALERNO G., CONTI E., BIN F. (2008). Role of the plant-conspecific complex in host location and intra-specific communication of *Lygus rugulipennis*. *Physiological Entomology*, 33 (2), 129–137, doi: 10.1111/j.1365-3032.2008.00614.x.
- FROST C., APPEL H.M., CARLSON J.E., DE MORAES C.M., MESCHER M.C., SCHULTZ C. (2007). Within-plant signalling by volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. *Ecology Letters*, 10 (6), 490–498, doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01043.x.
- GAGLIANO M., GRIMONPREZ M. (2015). Breaking the silence – Language and the making of meaning in plants. *Ecopsychology*, 7, 145–152, doi: 10.1089/eco.2015.0023.
- GAGLIANO M., RENTON M. (2013). Love thy neighbour: Facilitation through an alternative signalling modality in plants. *BMC Ecology*, 13 (19), doi: 10.1186/1472-6785-13-19.
- GAGLIANO M., GRIMONPREZ M., DEPCZYNSKI M., RENTON M. (2017). Tuned in: Plant roots use sound to locate water. *Oecologia*, 184 (1), 151–160, doi: 10.1007/s00442-017-3862-z.
- GAGLIANO M., RENTON M., DEPCZYNSKI M., MANCUSO S. (2014). Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 175, 63–72, doi: 10.1007/s00442-013-2873-7.
- GAGLIANO M., RENTON M., DUVDEVANI N., TIMMINS M., MANCUSO S. (2012). Acoustic and magnetic communication in plants: Is it possible? *Plant Signaling & Behavior*, 7 (10), 1346–1348, doi: 10.4161/psb.21517.
- GAGLIANO M., VYAZOVSKIY V.V., BORBÉLY A.A., GRIMONPREZ M., DEPCZYNSKI M. (2016). Learning by association in plants. *Scientific Reports*, 6, 38427, doi: 10.1038/srep38427.
- GERSANI M., ABRAMSKY Z., FALIK O. (1998). Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology*, 12 (2), 223–234, doi: 10.1023/A:1006587813950.
- GERSANI M., BROWN J.S., O'BRIEN E.E., MAINA G.M., ABRAMSKY Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89, 660–669, doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00609.x.
- GIANOLI E. (2015). The behavioural ecology of climbing plants. *AoB Plants*, 7, doi: 10.1093/aobpla/plv013.
- GREENSPAN R.J., VAN SWINDEREN B. (2004). Cognitive consonance: Complex brain functions in the fruit fly and its relatives. *TRENDS in Neurosciences*, 27 (12), 707–711, doi: 10.1016/j.tins.2004.10.002.
- GRUNTMAN M., GROSS D., MÁJEKOVÁ M., TIELBÖRGER K. (2017). Decision-making in plants under competition. *Nature Communications*, 8 (2235), 1–8, doi: 10.1038/s41467-017-02147-2.
- GUERRA S., PERESSOTTI A., PERESSOTTI F., BULGHERONI M., BACCINELLI W. ET AL. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific Reports*, 9 (1), 1–9, doi: 10.1038/s41598-019-53118-0.
- HAMILTON W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17–52.

- HEIL M. (2008) Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytology*, 178, 41-46.
- HEIL M. (2009) Damaged-self recognition in plant herbivore defence. *Trends in Plant Science*, 14, 356-363, doi: 10.1016/j.tplants.2009.04.002.
- HEIL M., KARBAN R. (2010). Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (3), 137-144, doi: 10.1016/j.tree.2009.09.010.
- 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 of the United States of America*, 104 (13), 5467-5472, doi: 10.1073/pnas.0610266104.
- HEITZ R.P., SCHALL J.D. (2012). Neural mechanisms of speed-accuracy tradeoff. *Neuron*, 76 (3), 616-628, doi: 10.1016/j.neuron.2012.08.030.
- JAMES W. (1890). *Principles of psychology*. New York: Henry Holt.
- KACELNIK A., BATESON M. (1997). Risk-sensitivity: Crossroads for theories of decision-making. *Trends in Cognitive Science*, 1, 304-309, doi: 10.1016/S1364-6613(97)01093-0.
- KARBAN R. (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 11 (7), 727-739, doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01183.x.
- KARBAN R. (2015). *Plant sensing and communication*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- KARBAN R., MARON J. (2002). The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants. *Ecology*, 83, 1209-1213, doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[1209:TFCOIE]2.0.CO;2.
- KARBAN R., NIHO C. (1995). Induced resistance and susceptibility to herbivory: Plant memory and altered plant development. *Ecology*, 76 (4), 1220-1225, doi: 10.2307/1940928.
- KARBAN R., SHIOJIRI K. (2009). Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecology Letters*, 12, 502-506, doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01313.x.
- KARBAN R., BALDWIN I.T., BAXTER K.J., LAUE G., FELTON G.W. (2000). Communication between plants: Induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia*, 125 (1), 66-71, doi: 10.1007/PL00008892.
- KARBAN R., SHIOJIRI K., HUNTZINGER M., MCCALL A. (2006). Damage-induced resistance in sagebrush: Volatiles are key to intra- and interplant communication. *Ecology*, 87 (4), 922-930, doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[922:DRISVA]2.0.CO;2.
- KARBAN R., SHIOJIRI K., ISHIZAKI S., WETZEL W.C., EVANS R.Y. (2013). Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1756), 20123062, doi: 10.1098/rspb.2012.3062.
- KASPERBAUER M.J., HUNT P.G. (1994). Shoot/root assimilate allocation and nodulation of *Vigna unguiculata* seedlings as influenced by shoot light environment. *Plant and Soil*, 161 (1), 97-101, doi: 10.1007/BF02183089.
- KEIJZER F.A. (2001). *Representation and behavior*. Cambridge, MA: MIT Press.
- KIMURA M., SIMBOLON H. (2002). Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Mount Halimun, West Java. *Ecological Research*, 17 (3), 323-338, doi: 10.1046/j.1440-1703.2002.00492.x.
- LENGELER J.W., MULLER B.S., DI PRIMIO F. (2000). A reevaluation of cognitive capabilities in the light of the capacities of unicellular organisms. *Kognitionswissenschaft*, 8 (4), 160-178.

- MAINA G.G., BROWN J.S., GERSANI M. (2002). Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: Avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology*, 160, 235-247, doi: 10.1023/A:1015822003011.
- MANCUSO S., VIOLA A. (2013). *Verde brillante: sensibilità e intelligenza del mondo vegetale*. Firenze: Giunti.
- MARKUS H. (1977). Self-schemas and processing information about the self. *Journal of Personality and Social Psychology*, 35, 63-78.
- MARLER T.E. (2013). Kin recognition alters root and whole plant growth of split-root *Cycas edentata* seedlings. *HortScience*, 48 (10), 1266-1269, doi: 10.21273/HORTSCI.48.10.1266.
- MASSA G.D., GILROY S. (2003). Touch modulates gravity sensing to regulate the growth of primary roots of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 33 (3), 435-445, doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01637.x.
- MCMAMARA J.M., HOUSTON A.I. (1992). Risk-sensitive foraging – A review of the theory. *Bulletin of Mathematical Biology*, 54 (2-3), 355-378, doi: 10.1016/S0092-8240(05)80031-X.
- MEYER S.E., MERRILL K.T., ALLEN P.S., BECKSTEAD J., NORTE A.S. (2014). Indirect effects of an invasive annual grass on seed fates of two native perennial grass species. *Oecologia*, 174 (4), 1401-1413, doi: 10.1007/s00442-013-2868-4.
- MONTAGU A., MATSON F. (1981). *I linguaggi della comunicazione umana*. Firenze: Sansoni.
- MÜLLER B.S., DI PRIMIO F., LENGELER J.W. (2001). Contributions of minimal cognition to flexibility. *SCI 2001 Proceedings of the 5th World Multi-Conference on Systemics, Cybernetics and Informatics*, 15, 93-98.
- MURDOCK G.P. (1949). *Social structure*. London: Macmillan.
- MURPHY G.P., DUDLEY S.A. (2007). Above- and below-ground competition cues elicit independent responses. *Journal of Ecology*, 95, 261-272, doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01217.x.
- MURPHY G.P., DUDLEY S.A. (2009). Kin recognition: Competition and cooperation in Impatiens (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, 96 (11), 1990-1996, doi: 10.3732/ajb.0900006.
- NASRALLAH J.B. (2002). Recognition and rejection of self in plant reproduction. *Science*, 296 (5566), 305-308, doi: 10.1126/science.296.5566.305.
- NEISSER U. (1967). *Cognitive psychology*. East Norwalk, CT: Appleton-Century-Crofts.
- NOVOPLANSKY A. (1996). Hierarchy establishment among potentially similar buds. *Plant, Cell & Environment*, 19, 781-786, doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00415.x.
- O'BRIEN E.E., GERSANI M., BROWN J.S. (2005). Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition. *New Phytologist*, 168 (2), 401-412, doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01520.x.
- PARISE A.G., GAGLIANO M., SOUZA G.M. (2020). Extended cognition in plants: Is it possible? *Plant Signaling & Behavior*, 3, 1710661, doi: 10.1080/15592324.2019.1710661.
- PAVLOV I.P. (1927). *Uslovnij rfeleks*. Moscow: M.G.U (trad. it. *I riflessi condizionati*. Torino: Boringhieri, 1977).
- PERISSE E., RAYMOND-DELPECH V., NÉANT I., MATSUMOTO Y., LECLERC C., MOREAU M. ET AL. (2009). Early calcium increase triggers the formation of olfactory long-term memory in honeybees. *BMC Biology*, 7 (30), 1-10, doi: 10.1186/1741-7007-7-30.
- PFEFFER W. (1873). *Physiologische Untersuchungen*. Leipzig: W. Engelmann.

- 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, doi: 10.1126/science.1131371.
- SCHÖB C., ARMAS C., GULER M., PRIETO I., PUGNAIRE F.I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 101 (3), 753-762, doi: 10.1111/1365-2745.12062.
- SEGUNDO-ORTIN M., CALVO P. (2019). Are plants cognitive? A reply to Adams. *Studies in History and Philosophy of Science A*, 73, 64-71, doi: 10.1016/j.shpsa.2018.12.001.
- SHELDON C.C., ROUSE D.T., FINNEGAN E.J., PEACOCK W.J., DENNIS E.S. (2000). The molecular basis of vernalization: The central role of FLOWERING LOCUS C (FLC). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97 (7), 3753-3758, doi: 10.1073/pnas.060023597.
- SHEMESH H., ARBIV A., GERSANI M., OVADIA O., NOVOPLANSKY A. (2010). The effects of nutrient dynamics on root patch choice. *Plos One*, 5, e10824, doi: 10.1371/journal.pone.0010824.
- SIMARD S.W., BEILER K.J., BINGHAM M.A., DESLIPPE J.R., PHILIP L.J., TESTE F.P. (2012). Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews*, 26 (1), 39-60, doi: 10.1016/j.fbr.2012.01.001.
- 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, 579-582, doi: 10.1038/41557.
- SMITH H. (1995). Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 46, 289-315, doi: 10.1146/annurev.pp.46.060195.001445.
- STERNBERG R.J. (1986). A framework for understanding conceptions of intelligence. In R.J. Sternberg, D.K. Detterman (eds.), *What is intelligence? Contemporary viewpoints on its nature and definition*. Norwood, N.J.: Ablex, pp. 5-19.
- THELLIER M. (2017). *Plant responses to environmental stimuli: The role of specific form of plant memory*. Versailles: Springer.
- TREWAVAS A.J. (2014). *Plant behavior and intelligence*. Oxford: Oxford University Press.
- TREWAVAS A. (2005). Plant intelligence. *Naturwissenschaften*, 92, 401-413, doi: 10.1007/s00114-005-0014-9.
- TREWAVAS A. (2009). What is plant behaviour? *Plant, Cell & Environment*, 32 (6), 606-616, doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.01929.x.
- TREWAVAS A. (2016). Intelligence, cognition, and language of green plants. *Frontiers in Psychology*, 7, 588, doi: 10.3389/fpsyg.2016.00588.
- TREWAVAS A. (2017). The foundations of plant intelligence. *Interface Focus*, 7 (3), 1-18, doi: 10.1098/rsfs.2016.0098.
- TRONCHET A. (1945). Le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 92, 147-152, doi: 10.1080/00378941.1945.10834428.
- TRONCHET A. (1946). Suite de nos observations sur le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 93, 13-18, doi: 10.1080/00378941.1946.10834469.
- TRONCHET A. (1977). *La Sensibilité des Plantes*. Paris: Masson.
- TUTEJA N., MAHAJAN S. (2007). Further characterization of calcineurin B-like protein and its interacting partner CBL-interacting protein kinase from *Pisum sativum*. *Plant Signaling & Behavior*, 2 (5), 358-361, doi: 10.1111/j.1742-4658.2006.05111.x.

- VOLKOV A.G., BAKER K., FOSTER J.C., CLEMMONS J., JOVANOV E., MARKIN V.S. (2011a). Circadian variations in biologically closed electrochemical circuits in Aloe vera and Mimosa pudica. *Bioelectrochemistry*, 81 (1), 39-45, doi: 10.1016/j.bioelechem.2011.01.004.
- VOLKOV A.G., O'NEAL L., VOLKOVA-GUGESHASHVILI M.I., MARKIN V.S. (2013b). Electrostimulation of Aloe Vera L., Mimosa Pudica L. and Arabidopsis Thaliana: Propagation and collision of electrotonic potentials. *Journal of Electrochemical Society*, 160 (7), G3102-G3111, doi: 10.1149/2.018307jes.
- VOLKOV A.G., WOOTEN J.D., WAITE A.J., BROWN C.R., MARKIN V.S. (2011b). Circadian rhythms in electrical circuits of Clivia miniata. *Journal of Plant Physiology*, 168 (15), 1753-1760, doi: 10.1016/j.jplph.2011.03.012.
- WALDMAN B. (1988). The Ecology of kin recognition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 543-571, doi: 10.1146/annurev.es.19.110188.002551.
- WILLMER P.G., NUTTMAN C.V., RAINE N.E., STONE G.N., PATRICK J.G., HENSON K. ET AL. (2009). Floral volatiles controlling ant behavior. *Functional Ecology*, 23, 888-900, doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01632.x.
- WOODWORTH R.S. (1899). Accuracy of voluntary movement. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, 3 (3), 1-114, doi: 10.1037/h0092992.
- YOKAWA K., BALUŠKA F. (2018). Sense of space: Tactile sense for exploratory behavior of roots. *Communicative & Integrative Biology*, 11 (2), 1-5, doi: 10.1080/19420889.2018.1440881.
- ZENG W., MELOTTO A.M., HE S.Y. (2010). Plant stomata: A checkpoint of host immunity and pathogen virulence. *Current Opinion in Biotechnology*, 21 (5), 1-5, doi: 10.1016/j.copbio.2010.05.006.

Plant psychology: At the roots of cognition

Summary. In recent years, there has been a revamping of psychological terminology and theorizing to describe, explain and formulate hypotheses on the evidence that many of the sophisticated behaviors plants exhibit reveal the cognitive competences that are generally attributed to human and some non-human animals. Here, we outline a selection of the experimental studies supporting the idea that plants fit the definition of cognitive agents. Tests of whether their behavior is controlled by a representation of its goal, episodic-like memory, and decision behavior will provide examples. We hope to stimulate the discussion within the psychological community so to move the field towards an integrated study of cognition.

Keywords: Cognition, plant behavior, intelligence, plant psychology.

La corrispondenza va inviata a Umberto Castiello, Dipartimento di Psicologia Generale, Università di Padova, Via Venezia 8, 35121 Padova. E-mail: umberto.castiello@unipd.it