Cognizione e intelligenza delle piante: applicazioni nelle produzioni agricole?

UMBERTO CASTIELLO (*), ALESSANDRO PERESSOTTI (**)

Per studiare la funzioni cognitive nelle piante è utile, innanzitutto, stabilire cosa si intende per comportamento intelligente. Ovviamente non esiste una definizione unica, chiara e condivisa di intelligenza, ogni scuola di pensiero adotta accezioni diverse. Alla fin fine, però, i comportamenti intelligenti sono soluzioni di problemi. E in che modo le piante risolvono i loro specifici problemi?

Tra le caratteristiche che definiscono un comportamento intelligente e che si confanno alle piante possiamo elencare l'adattamento, che nelle piante è mirato a migliorare le probabilità di sopravvivenza. La flessibilità, che permette alla pianta di adattarsi alle varie condizioni contingenti. L'autonomia, ad indicare un comportamento proprio della pianta e non guidato dall'esterno da un altro agente, e l'anticipazione, a significare che la pianta quando mette in atto un comportamento in qualche modo ne codifica anche

(*) Professore Ordinario di Psicobiologia e Neuroscienze cognitive, Università di Padova.

(**) Professore Ordinario di Agronomia e Coltivazioni erbacee, Università di Udine.

il risultato. Infine, la capacità delle piante di dare un senso al proprio agire.

In questa articolo tenteremo di riconciliare l'idea di cognizione delle piante con possibili applicazioni alle scienze agrarie. In altre parole, come l'agire 'cognitivo' delle piante possa darci informazioni rilevanti per le applicazioni agronomiche. La prima parte è una breve rassegna delle evidenze sperimentali a favore di una forma di cognizione nelle piante che si focalizzerà sui processi adattivi e decisionali, di apprendimento e memoria, della comunicazione, della cognizione sociale e pianificazione dell'azione (Castiello, 2019). Nella seconda parte verrà considerata la possibilità che il substrato 'cognitivo' delle piante possa essere applicato alle scienze agronomiche.

La Cognizione delle piante

Processi Decisionali

È verosimile pensare che decidere sia una capacità attribuibile anche al mondo vegetale? La risposta è... decisamente si! E pensandoci bene non dovremmo esserne poi così sorpresi: l'ambiente all'interno del quale vivono le piante è molto complesso, estremamente variabile, competitivo e dominato, come per gli esseri umani, dall'incertezza. La competizione e la dinamicità ambientale sono, infatti, i fattori che più hanno determinato l'insorgenza di strategie decisionali nelle piante. Alla luce di questi fattori la decisione 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. Per esempio, le piante decidono quando è il momento migliore per germogliare e fiorire (Boss et al., 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.) è in grado di abortire i propri semi per prevenire l'infestazione dei parassiti, al fine di evitare rischi futuri (Meyer et al., 2014). 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.

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). La propensione al rischio è stata dimostrata anche nelle piante. In uno studio di Dener e collaboratori (Dener et al., 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 nutrienti, mentre in condizioni di instabilità, ovvero quando la concentrazione di nutrienti 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. Essendo le radici sensibili a molti fattori ambientali tra i quali la gravità, l'acqua, i minerali, le sostanze chimiche (Baluška et al., 2006), esse sono in grado di valutare tali segnali e "decidere" quale sia prioritario al fine di ottimizzare il loro stato di salute (Massa e Gilroy, 2003).

Il processo di decisione nelle piante non si osserva solo a livello radicale, ma anche nella parte aerea. 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 et al., 2017).

Concludendo, questi studi evidenziano la capacità delle piante di decidere fra 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.

Memoria e apprendimento

Le piante hanno una memoria? Se pensiamo alla memoria come la capacità di immagazzinare informazioni, e di riattin-

gervi dopo un periodo di tempo variabile, allora la risposta è sorprendentemente affermativa. A tal proposito sono numerose le evidenze sperimentali che dimostrano la capacità delle piante di memorizzare le informazioni (Thellier, 2017). 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 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 et al., 2000). Inoltre, è stato osservato che le piante giovani, quelle che non hanno ancora esperito un periodo di freddo intenso, presentano all'interno del loro corredo genetico il gene FLC che guida la tempistica della fioritura. Quindi le "memorie"

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 sostanze sgradevoli per il predatore, limitandone così il consumo delle foglie e portandolo a cibarsi di un altro albero.

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 ripetuta di uno stimolo, ovvero una progressiva abituazione allo stimolo presentato (Eisenstein et al., 2001). L'abituazione 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 di prove di volo 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.

Oltre all'abituazione, l'apprendimento nelle piante è stato indagato mediante il condizionamento classico di Pavlov (1927) che è caratterizzato dalla presentazione in successione di due stimoli: uno biologicamente ininfluente 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. Gagliano e collaboratori (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.

Comunicazione

Il termine comunicazione si riferisce alla capacità di trasmettere un messaggio da un mittente ad un ricevente. 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 la 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 di informazioni con le piante vicine o con varie specie animali. La comunicazione più efficace nel regno vegetale è l'emissione e la ricezione delle componenti organiche volatili (i.e., VOCs, dall'inglese *volatile organic compunds*), ovvero le molecole emesse nell'aria dalla pianta che trasportano "messaggi" 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 vulnerabili agli attacchi degli erbivori se crescono nelle vicinanze di piante precedentemente danneggiate (Dolch e Tscharntke, 2000). E le piante di tabacco (*Nicotiana attenuata* L.) producono una quantità maggiore di semi e di fiori quando percepiscono i VOCs emessi da piante di Artemisia tridentata (*Artemisia tridentata* L.) già infestate (Karban e Maron, 2002). In previsione di un possibile attacco tale strategia permette di aumentare la possibilità di sopravvivenza.

Ad un primo sguardo, sembrerebbe che la comunicazione fra le piante sia "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 (Runyon et al., 2006). Allo stesso tempo, però, rendersi "visibili" e localizzabili ad altri parassiti o insetti potrebbe essere un vantaggio, piuttosto 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 venire in aiuto della pianta attaccata (Heil, 2008). Inoltre, il segnale contenuto nei VOCs potrebbe "allertare" le altre parti della pianta, che, essendo ancora integre, potrebbero aumentare le proprie difese e preservare la sopravvivenza dell'intero organismo (Heil, 2009).

Comunicare non è solo uno scambio di informazioni, ma anche un mezzo per convincere, dissuadere od ottenere qualcosa dall'altro. 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 Desmodio (*Desmodium setigerum* E. Mey. Harv.) una pianta con fiori dal colore lilla che una volta impollinati diventano di colore bianco o turchese e ripiegano i petali verso il basso coprendo così le parti riproduttive. Tale trasformazione rende i fiori meno appetibili per gli impollinatori che saranno invogliati a dirigersi verso i fiori non ancora impollinati (Willmer et al., 2009).

Le piante utilizzano anche la rete radicale per ricevere e trasmettere informazioni. Attraverso questa rete le piante di pisello (*Pisum sativum* L.) sono in grado di avvisare le piante adiacenti dell'arrivo di una possibile siccità (Falik et al., 2012).

Un'ulteriore forma di comunicazione radicale è data dalla capacità delle piante di emettere e ricevere vibrazioni sonore, nonché modificare il proprio comportamento in base a tali informazioni acustiche (Gagliano et al., 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). In termini di emissioni acustiche, le piante producono dei flebili *"click"*, causati dalla rottura delle pareti cellulari della cellulosa durante la fase di crescita. Mediante tali suoni le piante sono in grado di comunicare fra loro (Mancuso e Viola, 2013).

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 sulle condizioni ambientali e sui nutrienti presenti nel terreno (i.e., micorizza; Frank, 1885). Gli alberi adulti utilizzano tale "rete" (i.e., *Wood Wide Web*) per condividere carbonio, azoto o fosforo con le piante più giovani (Simard et al., 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 et al., 2010).

Per concludere, se riprendiamo la definizione di comunicazione intesa come l'insieme delle modalità in cui due "interlocutori" entrano 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.

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 fatto che anche le piante siano in grado di discriminare componenti provenienti dal proprio organismo (il sé) da componenti provenienti da altri organismi (il non-sé) è testimoniato dalla capacità di molte specie vegetali di evitare l'autofecondazione. L'autofecondazione può essere svantaggiosa perché la discendenza dei fiori autofecondati è meno vigorosa in termini strutturali (altezza e peso) e fecondità, rispetto alla discendenza dei fiori incrociati. Per evitare l'autofecondazione la pianta valuta l'identità genetica fra polline e pistillo: il polline "sé" geneticamente identico a quello del pistillo viene respinto mentre quello "non-sé", geneticamente non correlato, può essere accettato per la fecondazione (Nasrallah, 2002).

Se distinguere il sé dal non-sé consente di vedere sotto una luce diversa eventi tanto disparati quali la scelta del partner sessuale, saper distinguere i propri familiari dagli estranei offre una serie di vantaggi a livello comportamentale, ecologico ed evolutivo. Innanzitutto, gli organismi in grado di riconoscere i propri parenti tendono ad evitare la competizione con essi e dunque a regolamentare l'accesso alle risorse attraverso meccanismi meno dispendiosi e più cooperativi (Karban e Shiojiri, 2009).

A lungo si è dibattuto se fosse corretto estendere il termine "cooperazione" anche al regno vegetale (Dudley, 2015). Una serie di studi ha rivelato la capacità delle piante di promuovere interazioni con altri vegetali 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. Nel caso di piante sorelle, che non cercano di crescere l'una a scapito dell'altra, la massa radicale è spesso inferiore rispetto a quella riscontrata tra piante estranee. Inoltre, è stato osservato che, in presenza di piante appartenenti alla stessa famiglia, le piante sviluppano un maggior numero di rami ed uno stelo più lungo. Sebbene l'allungamento dello stelo e una maggiore ramificazione vengono generalmente associate a comportamenti competitivi, in questo studio denotano uno scopo cooperativo: ridurre la sovrapposizione delle foglie con le piante vicine, evitando così di metterle in ombra.

Oltre a comportamenti di tipo cooperativo le piante mettono in atto comportamenti di tipo competitivo nei confronti dei vegetali percepiti come "estranei", ovvero non appartenenti alla stessa famiglia. In tal caso, al fine di accedere a più risorse per favorire la propria crescita a discapito di piante estranee concorrenti, si osserva un incremento significativo della massa radicale (Callaway e Mahall, 2007). I comportamenti competitivi possono essere osservati anche nella parte aerea della pianta che sviluppa più foglie e uno stelo più lungo (Beall et al., 1996). Ciò permette alle piante di accedere più facilmente alla luce mettendo in ombra le piante vicine (Dudley et al., 2013). Ancora, è stato osservato che la pianta di Arabetta comune (*Arabidopsis thaliana*) produce una maggiore quantità 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" (Biedrzycki et al., 2010). 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 piccioli più distanziati fra di loro al fine di evitare di auto-ombreggiarsi e accedere con più facilità alla luce (Kimura e Simbolon, 2002). Le piante evidenziano anche comportamenti altruistici a discapito della propria sopravvivenza (Schöb et al., 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.

Movimento intenzionale

Ad un primo sguardo, le piante possono sembrare immobili, strutture rigide fermamente radicate alla terra. Ma se l'umanità fosse avvezza a vedere la natura ingrandita 100 o 1000 volte o a percepire ciò che accade nel corso di settimane o mesi nell'arco di un minuto questa idea apparirebbe in realtà completamente sbagliata. In altre parole, se il movimento delle piante fosse ricondotto ad una scala temporale più famigliare agli esseri umani ci apparirebbe visibile in tutte le sue forme. Le piante si muovono per garantirsi la fotosintesi, la loro risorsa primaria. Il movimento delle piante è intimamente legato alla loro crescita ed è estremamente utile per esplorare l'ambiente

circostante. E che dire del movimento che compiono le radici, apparentemente casuale, che invece sembrerebbe quasi pianificato per evitare ostacoli e dirigersi in zone ricche di umidità ed elementi minerali? In altre parole, se una pianta smettesse di muoversi, morirebbe.

Per osservatori attenti come Charles Darwin nel 19esimo secolo (1880), fu subito evidente, e senza l'ausilio di particolari accorgimenti, che le piante si muovono parecchio e, da un certo punto di vista, anche molto rapidamente. 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 (Stolarz et al., 2008). 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). 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. 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, 1891). 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 (Trewavas, 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. 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 supporti. 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) ed essere 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 di modulare l'apertura e la velocità dei 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 afferrabili 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 (2020a,b) 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 e in diverse specie animali (Chittka et al., 2009). Come scrisse Darwin (1891) 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".

Le applicazioni

Attribuire al mondo vegetale capacità di cognizione ed una *'intelligenza'* richiede di intraprendere percorsi di ricerca che sfidano diversi paradigmi culturali. Molte discipline scientifiche quali la fisiologia ed ecofisiologia vegetale, la biologia evolutiva o l'ecologia, la bioingegnerie e le scienze biotecnologiche hanno già in qualche modo proposto molte spiegazioni ai processi intelligenti e cognitivi ma spesso la loro trattazione unificata

viene percepita come ridondante e/o non rigorosamente annessa alla storia scientifica delle discipline esistenti (Alpi et al., 2007). Anche per queste ragioni, la ricerca scientifica ed anche le sue applicazioni alle piante coltivate sono per ora solo agli inizi ma non per questo a nostro avviso povere di prospettive.

Riconosciamo l'intelligenza delle piante osservando le risposte fisiologiche, morfologiche e plastiche che permettono alle piante di sopravvivere alle avversità (disturbi) biotici ed abiotici, di utilizzare efficacemente le risorse più scarse, di competere con strategie di ottimizzazione e riduzione dei rischi degni della più sopraffina intelligenza umana. Tali processi traggono origine dalla selezione naturale di innumerevoli mutazioni casuali che attraverso molteplici generazioni hanno generato, e continuano a generare, adattamenti sempre più favorevoli alla sopravvivenza delle specie vegetali. È proprio l'ambiente naturale ricco di diversità biologica e foriero di continui cambiamenti che ha selezionato comportamenti 'intelligenti' in quanto adatti alla sopravvivenza ed alla riproduzione degli organismi.

Molti di questi comportamenti sono anche propri delle piante coltivate che tuttavia hanno subito e continuano a subire una selezione del tutto diversa da quella naturale. La relazione mutualistica tra il genere umano e le circa 7000 specie di piante alimentari e alle 28000 ornamentali (Khoshbakht et al., 2008) ha sovrapposto alla selezione naturale altre pressioni che, se da un lato hanno consapevolmente generato varietà coltivate in grado di fornire prodotti sempre più abbondanti e utili, potrebbero inconsapevolmente aver ridotto alcuni dei meccanismi adattativi che caratterizzavano i genitori ancestrali (Mercuri et al., 2018). In altre parole, le

piante coltivate potrebbero essere meno capaci di conoscere e più *'stupide'* di quelle naturali.

Non desideriamo riferirci con questo solo alla ridotta capacità di sopravvivere e riprodursi senza l'interazione con le tecnologie umane ma soprattutto all'insieme dei processi fisiologici (reversibili) e di sviluppo e crescita (irreversibili) che caratterizzano la vita di un singolo individuo.

In termini temporali, tali processi sono più brevi di quelli della vita di un individuo e riguardano le regolazioni dei processi metabolici, l'espressione genica, la plasticità fenotipica: un insieme di caratteristiche che in numerosi casi contribuiscono a spiegare quella componente delle variabilità conosciuta come interazione genotipo*ambiente e che descrivono i complessi comportamenti adattativi delle specie vegetali.

Fin dalle origini dell'agricoltura, la selezione artificiale ha operato e continua ad operare con pressioni diverse sulle diverse tipologie di coltivazioni (Fig. 1). È stata più rilevante per le piante annuali e via via meno importante per le piante perenni, quelle frutticole ed arboree e forestali. La selezione fenotipica e genotipica è avvenuta sia attraverso la costituzione di nuove cultivar, sia attraverso la

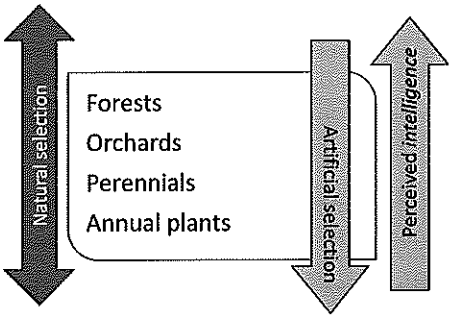

Fig. 1 - L'intensità della selezione artificiale dipende dalla tipologia di piante. Essa è inversamente correlata alla percezione ed all'insieme delle conoscenze dei meccanismi adattativi che sono qui metaforicamente descritti come intelligenza.

selezione delle specie coltivate che meglio soddisfacevano alle esigenze produttive degli agricoltori ed alle richieste del settore agroalimentare e dei consumatori.

Questo processo ha probabilmente ridotto la diversità specifica e genetica delle aree coltivate (Louwaars, 2018). Considerando che l'*intelligenza* delle piante deriva da caratteri complessi e dunque molto difficili da riprodurre, anche con le più moderne tecniche di miglioramento e di *editing* genetico, sappiamo che le possibili applicazioni potranno contare solo sulle irriproducibili combinazioni genetiche e metaboliche che ancora permangono (Brophy, 2018) .

È interessante notare che a questa diversificata pressione selettiva corrisponde anche la percezione di agricoltori, consumatori e 'breeders' rispetto alla proposta metafora relativa alla intelligenza delle piante. Riconosciamo più facilmente l'intelligenza delle piante selvatiche e con ciclo vitale più lungo rispetto alle piante annuali a ciclo breve e soggette ad una consistente selezione artificiale (Calvo et al., 2020).

Le principali ricerche applicative sono ancora in una fase molto preliminare e riguardano spesso solamente piante modello. Esse riguardano non solo le possibilità di miglioramento genetico ma diverse pratiche colturali. Proponiamo, ai soli fini illustrativi, la seguente aggregazione in 5 principali categorie:

Applicazioni nella biosensoristica

Nelle colture protette, il campionamento dinamico dell'aria e la sua analisi cromatografica seguita da spettrometria di massa, permette di identificare numerosi VOCs, il cui profilo può essere associato alla presenza di specifici fitofagi e patogeni. La

messa a punto di sistemi automatici di diagnosi permetterebbe una interventi di difesa tempestivi e mirati. Sebbene il costo di una tale strumentazione rimanga ancora molto elevato, la tecnica si è dimostrata efficace (Jansen et al., 2010).

Applicazioni di condizionamento

Molte piante coltivate rispondono a segnali chimici (fito-ormoni) che sono associati a diverse tipologie di stress. Le applicazioni seguenti prevedono di manipolare artificialmente tali segnali, condizionando così le risposte delle piante coltivate.

Alcune piante emettono e sono sensibili a VOCs in seguito ad attacchi di insetti fitofagi, attivando meccanismi metabolici di difesa. Molte di queste molecole (jasmonati, acido salicilico, phenylpropanoidi,ecc) sono già state indentificate e potrebbero essere utilizzate in alternativa ai pesticidi anche in agricoltura biologica perché di origine del tutto naturale (Heil e Ton, 2008). I meccanismi di difesa sono generici e conferirebbero pertanto una resistenza ad ampio spettro. I composti organici volatili agiscono come attivatori di segnali che poi si propagano per via endogena ai vari tessuti della pianta trasportando metaboliti tossici per i fitofagi ma anche attivando nuovi processi metabolici. Risposte di questo genere sono state dimostrate in pomodoro, trifoglio e pioppo, Ulteriori ricerche sono in corso anche in altre piante coltivate. Un ulteriore applicazione prevede l'individuazione, e l'utilizzo di composti volatili in grado di richiamare parassiti o predatori di fitofagi.

Recenti studi hanno evidenziato che tali segnali possono essere trasmessi anche attraverso la rete delle micorrize presenti nel suolo (Gorzelack et al., 2015). Gli studi riguardano per ora

principalmente piante e suoli forestali ma vi sono evidenze di risposte adattative di difesa a funghi patogeni e a lepidotteri fitofagi in pomodoro (Song et al., 2014)

Un recente studio Kaith et al. (2018) riportano in tabacco e pomodoro un ulteriore modalità di comunicazione basata sulle onde sonore. Alcune piante sarebbero in grado di emettere e percepire i suoni emessi in condizioni di stress idrico ed i fiori di *Oenothera drummondii* produrrebbero in tre minuti dallo stimolo un polline più zuccherino 'ascoltando' i suoni emessi dagli impollinatori (Veits et al., 2019).

Applicazioni di ottimizzazione

L'architettura dell'apparato fogliare e delle radici ed i relativi tropismi prevedono processi di adattamento che massimizzino l'acquisizione delle risorse (luce, acqua e nutrienti) e minimizzino i costi metabolici (Cabal et al., 2020). L'azione coordinata ma decentralizzata dei meristemi apicali e radicali deriva da complesse e strutturate interazioni solo parzialmente note (https://www.merozlab.com). Diversi studi hanno evidenziato le opportunità che tali ricerche possano portare a selezionare piante coltivate più efficienti e modificare densità e strategie di semina e piantumazione e a adottare consociazioni in grado minimizzare la competizione intraspecifica con benefici anche sul controllo delle erbe infestanti, dei patogeni e dei fitofagi.

Applicazioni di sostenibilità e resilienza delle produzioni

Sebbene non siano ancora del tutto chiariti i meccanismi con i quali le piante comunichino l'insorgere di stress abiotici (stress idrico, salino, di sommersione, ecc.) vi sono numero studi che

hanno descritto i profili metabolici di composti organici emessi da piante stressate. La comunicazione di tali segnali sarebbe a vantaggio dei soli riceventi e pertanto lascerebbe presagire un preciso linguaggio comunicativo. Decodificare tale linguaggio potrebbe portare ad utili applicazioni nel biomonitoraggio delle condizioni di stress ma anche alla sintesi di biometaboliti in grado di attivare efficaci processi di resistenza e resilienza agli stress abiotici sia nelle coltivazioni di pieno campo che nelle colture protette (Landi, 2020).

Le piante coltivate sono soggette ad un ambiente variabile che le sottopone a molteplici fonti di stress che ne riducono la produttività. I meccanismi di regolazione prevedono decisioni e capacità di previsione che ancora non del tutto note ma interpretabili mediante algoritmi di intelligenza artificiale (Niazian e Niedbała, 2020). Le attuali possibilità offerte da protocolli veloci di phenotyping assieme alle tecniche di genome editing potranno a breve permettere l'introduzione di varietà di piante coltivate in grado di tollerare a stress multipli (Atkinsons et al., 2012).

Applicazioni di biomimesi

Nell'ultimo decennio si stanno moltiplicando i progetti che prevedono di studiare ed imitare i processi biologici e biomeccanici delle piante come modelli per il miglioramento delle attività e tecnologie umane. Il progetto Plantoid (Barbara Mazzolai, Center for Micro-BioRobotics, Istituto Italiano di Tecnologia) prevede di ricostruire radici artificiali siano in grado di insinuarsi 'intelligentementÈ in diversi substrati come alternativa agli attuali mezzi tecnologici (Lucarotti et al., 2015; Sinibaldi et al. 2014). Il progetto europeo GROWBOT

(https://growbot.eu/) sta proponendo soluzione di biomimesi ancora più differenziate che vanno dalla progettazione delle turbine eoliche, alla individuazione delle strategie di ancoraggio a supporti, alla definizione di nuovi materiali adattativi. Alcune di questi studi hanno già portato a raggiungere risultati significativi (Fiorello et al., 2020).

Bibliografia

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(4), 135-136. https://doi. org/10.1016/j.tplants.2007.03.002.

Atkinson N.J. & Urwin P.E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3523-3543. https://doi.org/10.1093/jxb/ers100.

Baluska F. & Mancuso S. (2007). Plant Neurobiology as a Paradigm Shift Not Only in the Plant Sciences. *Plant Signaling & Behavior*, *2*(4), 205-207. doi:10.4161/psb.2.4.4550.

Bell D.L. & Sultan S.E. (1999). Dynamic phenotypic plasticity for root growth in Polygonum: a comparative study. *American Journal of Botany*, *86*(6), 807-819. doi: 10.2307/2656702.

Biedrzycki M.L. & Bais H.P. (2010). Kin recognition in plants: a mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany*, *61*(15), 4123-4128. doi: 10.1093/jxb/erq250.

Böhm J., Scherzer S., Krol E., Kreuzer I., Von Meyer K., Lorey C. et al. (2016). The Venus Flytrap Dionaea muscipula Counts Prey-Induced Action Potentials to Induce Sodium Uptake. *Current Biology*, *26*(3), 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.

Bouwmeester H., Schuurink R.C., Bleeker, Petra M. & Schiestl F. (2019). The role of volatiles in plant communication. *The Plant Journal*, *100*, 892-907. https://doi.org/10.1111/tpj.14496.

Brophy J.A.N. LaRue T. & Dinneny J.R. (2018). Understanding and engineering plant form. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *79*, 68-77. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.08.051.

Bruce T.J.A. 2010. Exploiting plant signals in sustainable agriculture. In: Baluska F, Ninkovic V, eds. Plant communication from an ecological perspective. Berlin: Springer-Verlag, 215-228.

Cabal C., Martínez-García R., De Castro Aguilar A., Valladares F. & Pacala S.W. (2020). The exploitative segregation of plant roots. *Science*, 1197-1199.

Calvo P., Gagliano M., Souza G.M. & Trewavas A. (2020). Plants are intelligent, here's how. *Annals of Botany, 125*, 11-28. https://doi.org/10.1093/aob/mcz155.

Castiello U. (2019). La mente delle piante. Introduzione alla psicologia vegetale. Il Mulino, Bologna.

Ceccarini F., Guerra S., Peressotti A., Peressotti F., Bulgheroni M., Baccinelli W., Bonato B. & Castiello U. (2020). Speed-accuracy trade-off in plants. Psychonomic Bulletin & Review, 27(5), 966-973. Doi:10.3758/s13423-020-01753-4.

Ceccarini F., Guerra S., Peressotti A., Peressotti F., Bulgheroni M., Baccinelli W., Bonato B. & Castiello U. (2020). "On-line control of movement in plants." Biochemical and Biophysical Research Communications. Doi:10.3758/s13423-020-01753-4.

Darwin C. (1875). *Insectivorous plants*. London, UK: John Murray.

Darwin C. (1891). *The movements and habits of climbing plants*. London, UK: John Murray.

Darwin C. & Darwin F. (1880). *The Power of Movement in Plants*. London, UK: John Murray.

Dener E., Kacelnik A. & Shemesh H. (2016). Pea Plants Show Risk Sensitivity. *Current Biology, 26*(13), 1763-1767. doi: 10.1016/j.cub.2016.05.008.

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.

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*, 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.

Fiorello I., Tricinci O., Naselli G.A., Mondini A., Filippeschi C., Tramacere F., Mishra A.K. & Frank A.B. (1885a). Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 3*, 128-145.

Gagliano M. (2015). In a green frame of mind: perspectives on the behavioural ecology and cognitive nature of plants. *AoB Plants, 7*. doi:10.1093/aobpla/plu075.

Gagliano M. & Grimonprez M. (2015). Breaking the Silence - Language and the Making of Meaning in Plants. *ECOPSYCHOLOGY, 7*(3), 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., Mancuso S. & Robert D. (2012). Towards understanding plant bioacoustics. *Trends in Plant Science, 17*(6), 323-325. doi: 10.1016/j.tplants.2012.03.002.

Gagliano M., Renton M., Depczynski M. & Mancuso S. (2014). Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia, 175*(1), 63-72. 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), 1346-8. 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.

Gorzelak M.A., Asay A.K., Pickles B.J. & Simard S. (2015). Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behavior in plant communities, AoB PLANTS, 7, plv050, https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050.

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., D'Amico E., Gómez A., Massaccesi S., Ceccarini F., Castiello U. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific Report, 9*, 1-9. https://doi.org/10.1038/s41598-019-53118-0.

Heil M., Jurriaan T. & Long, J. (2008). Distance signaling in plant defence, *Trends in Plant Science* 13, 264-272. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.03.005.

Jansen R.M.C., Wildt J., Hofstee J.W., Bouwmeester H.J. & Van Henten E.J. (2010). Plant Volatiles: Useful Signals to Monitor Crop Health Status in Greenhouses. In: Baluška F., Ninkovic V. (eds) *Plant Communication from an Ecological Perspective.* Signaling and Communication in Plants. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-12162-3_13.

Kacelnik A. & Bateson M. (1997). Risk-sensitivity: crossroads for theories of decision-making. *Trends in Cognitive Sciences, 1*(8), 304-309. doi: 10.1016/S1364-6613(97)01093-0.

Karban R., Shiojiri K., Ishizaki S., Wetzel W. C. & Evans R.Y. (2018). Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B, 280*(1756), 20123062. doi: 10.1098/rspb.2012.3062.

KARBAN R. (2015). *Plant Sensing and Communication.* Chicago, USA: The University of Chicaco Press. doi: 10.7208/chicago/9780226264844.001.0001.

KHAIT O., LEWIN-EPSTEIN R. , SABAN S.K., PERELMAN R., BOONMAN A., YOVEL Y. & HADANY L. (2018). Plants emit informative airborne sounds under stress. bioRxiv 507590. https://doi.org/10.1101/507590.

KHOSHBAKHT K., & HAMMER K. (2008). How many plant species are cultivated? *Genet. Resour. Crop Evol.*, 55, 925-928. https://doi.org/10.1007/s10722-008-9368-0.

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.

LANDI M. (2020). Airborne signals and abiotic factors: the neglected side of the plant communication. *Communicative & Integrative Biology*, 13, 67-73. https://doi.org/10.1080/19420889.2020.1767482.

LITRICO I. & VIOLLE C., Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework. *Trends in Plant Science*, 20, 604-613. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.07.007.

LOUWAARS N.P. (2018). Plant breeding and diversity: A troubled relationship?. *Euphytica, 214*, 114. https://doi.org/10.1007/s10681-018-2192-5.

LUCAROTTI C., TOTARO M., SADEGHI A., MAZZOLAI B. & BECCAI L. Revealing bending and force in a soft body through a plant root inspired approach, *Scientific Reports*, doi:10.1038/srep08788 (2015).

MANCUSO S. & VIOLA A. (2013). *Verde Brillante: Sensibilità e intelligenza del mondo vegetale.* Milano: Italia, Giunti.

MAZZOLAI B. (2020). Climbing Plant-Inspired Micropatterned Devices for Reversible Attachment. *Advances in Functional Materials*, 30, 2003380. https://doi.org/10.1002/adfm.202003380.

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.

MERCURI A.M., FORNACIARI R., GALLINARO M. et al. (2018). Plant behaviour from human imprints and the cultivation of wild cereals in Holocene Sahara. *Nature Plants*, 4, 71-81. https://doi.org/10.1038/s41477-017-0098-1.

NASRALLAH J.B. (2002). Recognition and Rejection of Self in Plant Reproduction. *Science, 296*(5566), 305-308. doi: 10.1126/science.296.5566.305.

NIAZIAN M. & NIEDBAŁA G. (2020). Machine Learning for Plant Breeding and Biotechnology. *Agriculture*, 10, 436. https://doi.org/10.3390/agriculture10100436.

PAVLOV I.P. (1927). *Uslovnyj rfleks.* Mosca: M.G.U. Trad. ital.: *I riflessi condizionati.* Torino: Boringhieri, 1977.

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), 1964-7. 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.

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.

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.

Sinibaldi E., Argiolas A., Puleo G.L. & Mazzolai B. (2014). Another Lesson from Plants: The Forward Osmosis-Based Actuator, *PLoS ONE*, 9(7): e102461. doi:10.1371/journal.pone.0102461 (2014).

Song Y.Y., Ye M., Li C., He X., Zhu-Salzman K., Wang R.L., Su Y.J., Luo S.M. & Zeng R.S. (2014). Hijacking common mycorrhizal networks forherbivore-induced defence signal transfer between tomatoplants. Scientific Reports 4:3915.

Thellier M. (2017). *Plant responses to environmental stimuli: The role of specific form of plant memory.* Versailes, France: Springer.

Trewavas A. (2017). The foundations of plant intelligence. *Interface Focus, 7*(3), 1-18. doi: 10.1098/rsfs.2016.0098.

Veits M. et al. (2019). Flowers respond to pollinator sound within minutes by increasing nectar sugar concentration. *Ecology Letters*, 22, 1483-1492 https://doi.org/10.1111/ele.13331.

Willmer P.G., Nuttman C.V., Raine, N.E., Stone G.N., Pattrick 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.

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.