

ROMPERE LO ZOOCENTRISMO: VERSO UNA PSICOLOGIA ECOLOGICA DELLE PIANTE*

Paco Calvo

Abstract

This chapter argues that overcoming the longstanding zoocentric bias in cognitive science requires placing plant behavior and perception squarely within an ecological-psychological framework. Drawing on Gibson's notions of direct perception and affordances, it reviews how plants – far from being passive, insentient objects – possess sensory organs, contractile tissues, decentralized “decision-making” architectures and exhibit flexible, goal-directed behaviors (e.g. phototropism, salt-stress responses, root navigation). After documenting historical misconceptions (“plant blindness”) and countering Gibson's own exclusion of plants, it develops a neo-Gibsonian account in which plant–environment systems are unitary ecological agents. A time-lapse study of *Phaseolus vulgaris* illustrates how circumnulatory movements may exploit tau-based timing information to guide climbers to supports, while classical-conditioning experiments in *Pisum sativum* demonstrate associative learning beyond mere habituation. Finally, direct-learning theory is extended to plants, showing that the same invariants guiding perception also underlie ecological learning. By integrating empirical findings on sensory transduction, movement control, affordance perception and memory, this chapter lays the groundwork for a truly universal, non–zoocentric psychology of cognition.

Keywords: Plant Cognition; Ecological Psychology; Affordances; Plant Learning; Plant Memory.

Le foglie di un albero sono rivolte in tutte le direzioni al fine di raccogliere l'*energia* della luce ambientale e utilizzarla per la fotosintesi. Tuttavia, l'albero non può raccogliere le *informazioni* contenute in tale luce e avvalersene per il comportamento.

J.J. Gibson, *The Senses Considered as Perceptual Systems*¹

* Questa ricerca è stata finanziata dall'ONR-Global (U.S. *Office of Naval Research* – Progetto n.º N62909-19-1-2015). Il saggio è apparso in spagnolo nel volume dal titolo: *Affordances y ciencia cognitiva: Introducción, teoría y aplicaciones*, Heras-Escribano, M., Lobo, L. & Vega, J. (a cura di), Tecnos, Madrid 2021.

1 Cfr. J.J. Gibson, *The Senses Considered as Perceptual Systems*, Cornell University, New York 1983, p. 208 [traduzione nostra (N.d.T.)].

1. Introduzione

Non è facile trovare una citazione talmente infelice come quella in esergo a questo saggio². Infelice perché, se da un lato il testo del 1966 riflette fedelmente la carenza di conoscenze e i pregiudizi sul mondo vegetale, dall’altro l’ambito della psicologia ecologica offre un prezioso quadro di riferimento per affrontare lo studio della percezione e del comportamento delle piante.

Il termine “cecità alle piante” [*plant blindness*] (Wandersee e Schussler 1999) richiama un’affezione (una condizione) che colpisce tutti noi in misura maggiore o minore. Con questo intendiamo la manifesta incapacità di apprezzare il comportamento vegetale. Qualcuno potrebbe ritenere, tuttavia, che la citazione scelta non rappresenti il sentire di Gibson, o che riflette magari un’interpretazione precedente, limitata alle sue opere più importanti degli anni Cinquanta e Sessanta: *The Perception of the Visual World* (1950) e *The Senses Considered as Perceptual Systems* (1966). Se così fosse, Gibson avrebbe avuto l’opportunità di rettificare la sua posizione nel libro pubblicato postumo del 1979. Ma non è stato così, e l’incipit al Capitolo Primo di *Un approccio ecologico alla percezione visiva* non lascia spazio ad equivoci:

In questo libro, parlando di *ambiente* ci riferiremo a ciò che circonda quegli organismi che percepiscono e si comportano, vale a dire gli animali. L’ambiente delle piante, organismi privi di organi di senso e di muscoli, non è rilevante per lo studio della percezione e del comportamento. Noi tratteremo la vegetazione del mondo come fanno gli animali, come se costituisse una massa unica con i minerali inorganici del mondo, con l’ambiente fisico, chimico e geologico. In generale, le piante non sono animate; non si muovono attorno, non si comportano, sono prive di sistema nervoso e non hanno sensazioni. Sotto questi aspetti, sono come gli oggetti della fisica, della chimica e della geologia (Gibson 1999, p. 41).

In quest’ottica, sembra paradossale che Wandersee e Schussler, autori dell’espressione “cecità alle piante”, facciano appello proprio all’idea di visione da un punto di vista ecologico gibsoniano per risolvere la questione. A loro avviso, la cecità avrebbe a che fare maggiormente con i principi psicologici della percezione visiva invece che con uno zoocentrismo di fondo. Wandersee e Schussler (2001) sostengono che una descrizione ecologica dell’ambiente vegetale sarebbe in grado di fornire le chiavi per comprendere tale fenomeno, per capire perché le piante passano inosservate:

2 Sono grato a Vicente Raja per averla portata alla mia attenzione.

Le superfici delle piante sono incredibilmente varie e complesse: le microtessiture delle foglie, ad esempio, possono produrre schemi (*pattern*) di riflessione irregolari, causando la variazione della quantità e del colore della luce in base all'ambiente e agli angoli di illuminazione della fonte, nonché all'angolo di osservazione. Le variazioni del livello di illuminazione, come quando il sole si nasconde temporaneamente dietro una nuvola per poi riemergere, complicano ulteriormente l'elaborazione delle informazioni visive (Wandersee e Schussler 2001, pp. 4-5).

Tuttavia, fare affidamento su una prospettiva ecologica al fine di spiegare la cecità alle piante non può condurci molto lontano. Occorre notare che il problema non risiede nel fatto che le foglie degli alberi passino inosservate. Gibson osserva che quest'ultime guardano in tutte le direzioni ("Le foglie di un albero sono rivolte in tutte le direzioni..."). Si tratta, dunque, di un'osservazione rigorosa, e non di un impedimento alla rilevazione di informazioni visive. Osservazione rigorosa e *non corretta*, aggiungo io. Come abbiamo recentemente evidenziato (Calvo, Sahi e Trewavas 2017), le lamine fogliari di molti alberi sono orientate ad angolo retto rispetto alla direzione della luce solare. I pulvini e i piccioli agiscono come un organo motore, permettendo di regolare la loro torsione per ottimizzare la quantità di luce ricevuta. Infatti, quando quest'ultima è eccessiva e tende ad essere dannosa, l'organo motore provvede a ridurre l'esposizione, modificando l'angolo di incidenza.

Sembrerebbe, quindi, che alleviare la cecità alle piante sia piuttosto una questione pedagogica, tale è l'obiettivo finale del presente capitolo: educare per separarci dallo zoocentrismo che domina le scienze cognitive (Linson e Calvo 2020).

Nel mettere l'accento sulla presunta contrapposizione tra regno animale e regno vegetale, Gibson prosegue così nella citazione dell'intestazione:

Gli animali possono farlo. I loro recettori utilizzano l'energia, naturalmente, per le reazioni fotochimiche e l'eccitazione nervosa, ma i loro occhi si servono delle differenze di energia in direzioni diverse. L'informazione risiede nella struttura della luce ambientale, ossia nella sua disposizione [*arrangement*] o matrice [*array*] (Gibson 1966, p. 208).

Unendo i due passaggi del 1966 e del 1979, possiamo registrare l'ampia sintomatologia che caratterizza la cecità alle piante. Secondo l'ortodossia dominante, le piante mancano di organi sensoriali, muscoli e sistema nervoso; sono sessili e incapaci di un comportamento flessibile. Banalizzando, potremmo ritenere alcune di queste affermazioni vere. Le piante non hanno né neuroni, né un sistema nervoso centrale con cui elaborare informazioni.

Tantomeno sono dotate di muscoli. Tuttavia, possiedono organi sensoriali (Chamovitz 2012), con fibre gelatinose dalle proprietà contrattili equivalenti a quelle dei muscoli animali (Mellerowicz 2011; Gorshkov *et al.* 2017) e con strutture vascolari analoghe per funzionalità ai neuroni e al sistema nervoso (Calvo, Sahi e Trewavas 2017; Calvo e Trewavas 2020a); strutture che contribuiscono all'emergere di un comportamento adattativo marcatamente flessibile e sofisticato (Baluška *et al.* 2006; Trewavas 2014 e 2017; Calvo 2018a; Calvo *et al.* 2020). Mi auguro che le pagine seguenti contribuiscano a chiarire queste e altre questioni, sempre all'interno di una prospettiva ecologica.

2. Comportamento delle piante e decentramento

Le piante devono affrontare tutta una serie di problemi: in quale direzione far crescere i fusti e le radici per raggiungere la luce o le sostanze nutritive, come liberarsi degli erbivori in agguato o avvertire le altre piante dell'imminente pericolo, e così via. Cosa fare, ad esempio, quando la concentrazione di sale diventa nociva? Mentre in alcune specie l'apparato radicale cresce al fine di evitare una simile situazione, in altre si verifica un efflusso di sale attraverso i tessuti meristematici. Ancora, alcune specie tollerano l'eccesso salino trattenendo più acqua della quantità abituale, tra gli altri meccanismi messi in atto (Parida e Das 2005). In altri casi, una serie di ghiandole ha la funzione di bloccare il sale nelle foglie, dove – cristallizzando – diventa innocuo (Taiz e Zeiger 2010).

Non occorre specificare che il comportamento adattivo non è di *per sé* sinonimo di intelligenza. Il comportamento delle piante non si riduce a istinti o riflessi involontari (Calvo e Keijzer 2009; Raja *et al.* 2020). Se le differenti strategie per superare lo stress salino osmotico, potrebbero essere interpretate, prese singolarmente, come semplici adattamenti, il repertorio comportamentale di interesse per la scienza cognitiva si fonda sull'integrazione delle informazioni e sul processo decisionale (Calvo e Friston 2017). Le piante integrano parametri biotici e abiotici di ogni tipo (Calvo, Baluška e Sims 2016; Trewavas 2009). Ciò si traduce in risposte globali e flessibili.

Oggi sappiamo che le piante esibiscono un comportamento anticipatorio, sono dotate di memoria e sono in grado di apprendere; comunicano tra loro e con specie di altri regni (Karban 2008; Calvo e Keijzer 2011; Calvo 2016). Tutto questo è reso possibile da costanti cambiamenti morfologici e fisiologici che devono essere letti alla luce di un contesto ontogenetico. Gli esemplari manifestano la capacità di selezionare un'azione piuttosto

che un'altra in maniera flessibile e indipendente nei confronti dei fattori contingenti e sempre sulla base della propria esperienza (Trewavas 2014; Calvo e Trewavas 2020b).

Possiamo quindi intendere il comportamento intelligente del mondo vegetale come *plasticità fenotipica* (Calvo 2018a; Trewavas 2014 e 2017). Ciò ne consente l'operazionalizzazione in termini di conseguenze osservabili, per esempio sotto forma di modelli di crescita o di sviluppo.

Ad ogni modo, non tutte le forme di plasticità fenotipica sono utili dal punto di vista “architettonico”. Essendo sessili, non avendo la possibilità di “prendere il largo” di fronte a una minaccia, le piante richiedono una struttura altamente decentralizzata. Le strategie di sopravvivenza nel regno vegetale si basano su strutture modulari. La plasticità fenotipica è ottimizzata da modelli di crescita iterativi a partire da tessuti meristematici totipotenti (Silvertown e Gordon 1989), con una tattica di decentramento che può essere definita come *divide et impera*. A differenza dell'animale “monarchico”, la pianta è – potremmo dire – “repubblicana” (Calvo, Sahi e Trewavas 2017).

Partendo dal comportamento decentralizzato delle piante, il nostro obiettivo è quello di applicare l'apparato concettuale ed empirico della psicologia ecologica allo studio della cognizione vegetale (Calvo e Trewavas 2020b; Segundo-Ortin e Calvo 2019).

3. Pianta e ambiente

Prendendo avvio dal sistema pianta-ambiente come unità ecologica di analisi (Richardson *et al.* 2008), dovremo interpretare il binomio in entrambe le direzioni (Calvo 2018b): la pianta si inserisce nell'ambiente e l'ambiente si inserisce intorno alla pianta. Detta in altro modo, dalla prospettiva epistemica dell'ecosistema pianta-ambiente, dovremo prestare attenzione all'essere vegetale nella comprensione che abbiamo dei dintorni, nella misura in cui osserviamo l'ambiente come riflesso della pianta.

In aggiunta, specie vegetali diverse mostrano repertori comportamentali diversi, che determinano quali *affordances* possono essere rilevate. Ad esempio, i “peli” sensibili (tricomi), le sottili escrescenze sul lato interno dei lobi della Venere acchiappamosche (*Dionaea muscipula*) permettono alla trappola di chiudersi dopo il contatto ripetuto con un insetto. Nonostante la corrispondenza tra i tricomi e i tentacoli di altre piante carnivore della stessa famiglia, come la “rugiada del sole” (*Drosera*), ogni specie individua diverse possibilità di interazione. Mentre la *Dionaea* registra,

come un conteggio elettrofisiologico, il numero di volte in cui i tricomi vengono stimolati (Böhm *et al.* 2016), la *Drosera* si serve di una serie di ghiandole mucillaginose che ricoprono i tentacoli in cui gli insetti rimangono invisschiati. Pertanto, la compatibilità delle diverse piante carnivore riguardo agli aspetti del loro ambiente varia sensibilmente. Nel linguaggio ecologico, giacché ogni specie vegetale ha un’*efficacia* diversa (Shaw e McIntrye 1974), in quanto differenti sono i potenziali comportamenti intenzionali, è possibile prestare attenzione solo a ogni particolare rapporto pianta-ambiente.

Sebbene tutto ciò possa sembrare ovvio al lettore che ha familiarità con la letteratura ecologica – d’altronde, le capacità funzionali di qualsiasi organismo vengono determinate dall’adattamento a una particolare nicchia ecologica a sua volta modificata dalle attività dell’organismo in questione – è a volte complesso applicare la scala di analisi ecologica, specialmente quando l’organismo considerato è una pianta e non un animale.

Da un lato, definire peli “sensibili” i tricomi della Venere acchiappamosche può essere fuorviante. Benché le piante possiedano organi *sensoriali* (Chamovitz 2012), è l’idea di percezione in quanto tale, non di sensazione quella da sottolineare. Come le piante percepiscono l’ambiente, o più precisamente, come lo percepiscono *direttamente*, attraverso i loro sensi o sistemi percettivi (Gibson 1966) è la questione di prevalente interesse.

Tuttavia, quando parliamo di “percezione diretta” ci scontriamo, ancora una volta, con il fenomeno della cecità alle piante. In *Direct Perception*, Claire Michaels e Claudia Carello considerano le piante solo come parte dell’ambiente animale. È sintomatico che, per illustrare il binomio *animale-ambiente*, Michaels e Carello facciano riferimento, ad esempio, al modo in cui:

Alcuni fiori si sono evoluti in modo da aumentare la probabilità di essere impollinati dalle api raccoglitrici di nettare [...] Il fatto che gli ambienti siano complementari agli animali è implicito nel concetto stesso di nicchia ecologica (Michaels e Carello, 1981, p. 43).³

L’idea di nicchia ecologica si applica all’animale e al suo ambiente, e la pianta in fiore è parte dell’ambiente dell’ape impollinatrice. Ciò che trascuriamo, tuttavia, è che l’ape partecipa dell’ambiente della pianta. Trattandosi di un modello di co-evoluzione simbiotica (Willmer 2011), con un naturale beneficio per entrambi gli attori coinvolti, dobbiamo intendere

3 [Il corsivo è dell’autore che riporta la citazione (N.d.T.)]

l’interazione in senso strettamente mutualistico, un processo in cui la pianta svolge un ruolo attivo quanto l’impollinatore, e non è riduttivamente parte della nicchia ecologica di quest’ultimo. Solo in questo modo sarà possibile comprendere i recenti risultati che evidenziano il contributo delle piante angiosperme nella selezione proattiva di buoni impollinatori (Betts *et al.* 2015).

Come affermato all’inizio di questo saggio, la psicologia ecologica fornisce un quadro ottimale per affrontare lo studio della cognizione vegetale. Già negli anni Settanta troviamo infatti approcci ecologici, come quello di Edward Reed e Rebecca Jones, in sintonia con il concetto dell’ecosistema pianta-ambiente come unità di analisi⁴:

Anche le piante sembrano possedere sistemi percettivi, per lo meno in una forma primitiva. Prendiamo in considerazione la pianta rampicante *Monstera gigantea*, che ha dimostrato di condurre la sua “ricerca a tappeto” verso l’alto con fototropismo positivo (o ricerca al buio), una strategia di successo nel localizzare gli alberi, almeno negli habitat tropicali (Reed e Jones, 1977, p. 156).

In breve, pianta e ambiente formano un ecosistema in cui l’informazione ecologica si presenta come particolare messaggio per l’*agente* vegetale in questione. Sempre in termini evolutivi, c’è da tenere presente che, se la pressione selettiva agisce sui sistemi percettivi, ciò porterà all’individuazione di determinati aspetti dell’ambiente dalla portata informativa significativa per la pianta. In fin dei conti, niente di nuovo sotto il sole, se non fosse per i nostri *radicati* pregiudizi zoocentrici (vogliate perdonare l’ossimoro!).

4. *Affordances e cognizione vegetale: un approccio neo-gibsoniano*

I concetti di *affordance* e *specificità* ci permettono di gettare le basi per una teoria neo-gibsoniana della percezione vegetale. In questa sezione, cercheremo di illustrare la percezione delle *affordances* dalla prospettiva delle radici stesse delle piante. In quella successiva, guidati da uno studio pilota sulle piante rampicanti, cercheremo quindi di approfondire il legame esistente tra *affordances* e informazioni specifiche.

4 Ringrazio Manuel Heras-Escribano per avermi segnalato l’articolo di Reed e Jones. Detto per inciso, la stessa Carello ha contribuito in tempi più recenti allo sviluppo di un modello ecologico del comportamento vegetale (Carello *et al.*, 2012, pp. 241-264).

Se l’idea di *affordance* implica che l’ambiente abbia un significato per l’agente, possiamo affermare che le piante non mancano di percepire i loro dintorni in termini di interazioni biologicamente significative. Ciò è vero sia per quelle interazioni che coinvolgono la parte aerea del corpo della pianta (fusti, foglie, etc.) che per quelle che hanno luogo nel terreno. A dire il vero, non è un’operazione complicata individuare, per analogia con il regno animale, proprietà ecologiche relazionali nella parte sotterranea del corpo vegetale. Si noti a proposito che un sistema radicale i cui apici regolano la direzione e la velocità di crescita al fine di raggiungere le sostanze nutritive presenti nel sottosuolo (Yokawa e Baluska 2018) non si discosta in maniera sensibile dall’attività di un animale predatore intento ad inseguire la sua preda.

Affermazioni simili sono giustificate non solo in relazione all’oggetto di interesse metabolico; è il suolo stesso ad offrire sostegno e possibilità di “navigazione”, sia in superficie che in profondità. Una pianta non può sviluppare un apparato radicale funzionante senza una particolare tipologia di substrato che le garantisca la giusta stabilità. La percezione della capacità di “supporto” [*support-ability*] da parte delle radici è funzionalmente equivalente al bisogno animale di avere una superficie “sotto i piedi” che permetta di esercitare il movimento. Nel complesso, sia l’animale che la pianta sono in grado di percepire le proprietà relazionali di “commestibilità” [*eatability*] e “sostenibilità” – nel caso delle radici, ancora una volta grazie alle capacità plastiche (anche se non locomotorie) espresse dal loro fenotipo.

Parafrasando Gibson, potremmo sostenere che le *affordances* dell’ambiente rappresentano quanto esso *offre* alla pianta, nel bene e nel male⁵. Tuttavia, non scopriamo nulla di nuovo affermando che per Gibson l’analogia animale/pianta non è motivata:

Le *affordances* positive e negative delle cose nell’ambiente sono ciò che rende la locomozione attraverso il mezzo un tipo di comportamento tanto fondamentale per l’animale. A differenza delle piante, l’animale può andare verso i benefici e star lontano dai danni. Ma deve essere capace di percepire le *affordances* da lontano. Una regola per il controllo visivo della locomozione potrebbe essere questa: muoversi per ottenere contatti positivi con oggetti e posti, e per prevenire contatti dannosi (Gibson 1999, p. 232).

Mi auguro di non dover sottolineare ulteriormente l’errore di questa osservazione. Numerosi esempi potrebbero servire a mostrare le *pre-*

5 “Le *affordances* dell’ambiente sono quel che questo *offre* all’animale, quello che *fornisce* o *assegna*, buono o cattivo che sia” (Gibson 1999, p. 205).

ferenze nel regno vegetale. Le radici preferiscono, per dare un’idea, penetrare nel terreno attraverso i fori lasciati dal passaggio di lombrichi e artropodi precedentemente inseriti nel suolo (Yokawa e Baluska 2018). Oppure, anticipando lo studio della prossima sezione, potremmo far riferimento a quelle piante rampicanti che una volta incontrato un supporto inadatto, magari per la sua consistenza liscia, staccano i loro viticci da questo alla ricerca di un supporto maggiormente adeguato in virtù della sua rugosità (Trewavas 2017). Lo stesso Darwin, in una delle sue opere fondamentali sulla botanica, *Le piante rampicanti: movimenti e abitudini*, registrava come un singolo viticcio potesse compiere questa manovra di attorcigliamento e disattorcigliamento fino a quattro volte, nel tentativo di trovare il supporto migliore per i suoi interessi. In sintesi, anche le piante sono in grado di percepire e valutare interazioni benefiche e dannose.

5. Phaseolus vulgaris: uno studio pilota

Abbiamo visto come la pianta e l’ambiente costituiscano l’unità di analisi ecologica e come le diverse specie vegetali (e i singoli esemplari) percepiscano *affordances* diverse. Ma cosa significa affermare che le piante sono capaci di riconoscere interazioni potenzialmente benefiche o dannose?

Nel binomio pianta-ambiente, la nicchia ecologica sostiene quelle interazioni possibili per ogni esemplare o specie; fornisce, ad esempio, l’albero sul quale arrampicarsi. La particolarità risiede nel fatto che non è necessario che a percepire l’“arrampicabilità” sia un animale. L’ambiente presenta alla pianta rampicante un’impalcatura sotto forma di “opportunità di arrampicarsi”, vale a dire sotto forma di proprietà relazionale tra pianta e dintorni vegetali. Se si osserva attentamente, si noterà che non c’è organo vegetale che non si muova⁶. Darwin coniò il termine ‘circumnutazione’ – il prefisso *circum-* in latino sta per “intorno” e *nutare* per oscillare o ondeggiare – per riferirsi ai modelli osservati di nutazione per moto di rivoluzione. Tali schemi sono riscontrabili ovunque. Radici, viticci, foglie, fiori,

6 Darwin predispose numerose osservazioni ponendo diverse piante tra uno sfondo su cui era segnato un punto di riferimento e una campana di vetro o una superficie emisferica. Allineando l’organo di interesse con il punto individuato, il naturalista poteva tenere traccia dei movimenti sul vetro per poi trasferirli su carta e studiare la traiettoria unendo i diversi punti consecutivamente (Darwin e Darwin, 1884). Al giorno d’oggi la tecnica di osservazione per eccellenza è la fotografia time-lapse.

stoloni; non c’è a dire il vero nessun organo che, a un attento esame, non mostri un modello di circumnutatione⁷.

Oggi sappiamo che tali movimenti sono dovuti a una combinazione di allungamento cellulare e cambiamenti dello stato di turgore (Caré *et al.* 1998; Mugnai *et al.* 2007; Stolarz 2009). Darwin, autore per cui il regno vegetale non era in alcun modo subordinato a quello animale, dedicò *Le piante rampicanti: movimenti e abitudini* agli intriganti movimenti di circumnutatione della vite del rosario (*Ceropegia*). Tra le numerose altre annotazioni, descrive:

quando fu collocato un bastone alto in modo da arrestare gli internodi inferiori e rigidi della *Ceropegia*, alla distanza prima di 15 e poi di 21 pollici dal centro di rivoluzione, il germoglio dritto scivolò adagio e gradatamente su per il bastone, ma non ne superò la sommità. Allora, dopo un intervallo sufficiente perché potesse aver luogo una semirivoluzione, il germoglio balzò improvvisamente dal bastone e cadde dal lato opposto o al punto opposto della circonferenza e riassunse la sua leggera inclinazione primiera. Ora esso ricominciò a girare col suo corso solito, sicché dopo una mezza rivoluzione venne di nuovo in contatto con il bastone, vi scivolò sopra un’altra volta, e di nuovo balzò da esso e cadde dalla parte contraria (Darwin 1878, p. 18).

Le osservazioni del naturalista non sono andate perse. Darwin avrebbe potuto esprimersi in termini simili a quelli di Reed e Jones, se non fosse stato per l’anacronismo della terminologia ecologica per quegli anni. Nelle parole di questi ultimi:

Darwin (1876) spiega come i rampicanti si muovano verso l’alto con ampi movimenti circolari dal terreno fino a quando non entrano in contatto con un albero, dopodiché i movimenti subiscono una trasformazione in modo da rendere l’albero un supporto per una crescita ulteriore verso l’alto mediante l’azione di circumnutatione. [...] Si dice che un albero, o un oggetto con un circostante tronco ampio e solido, rappresenti un’affordance per le piante rampicanti e le loro capacità. L’albero è infatti complementare al comportamento della pianta rampicante, in quanto offre costantemente un supporto durante tutta l’attività di avvitamento di quest’ultima. È la fornitura stabile di un sostegno durante un atto comportamentale che definiamo come affordance di un oggetto (Darwin 1876, pp. 155-6).

Sebbene il corsivo di questa citazione richieda di contestualizzare la discussione di Reed e Jones nel suo complesso, ai nostri fini è sufficiente

7 Le traiettorie descritte possono essere più o meno circolari, ellittiche, a zig-zag, a forma di rosa o completamente irregolari (Stolarz 2009, pp. 380-387).

sottolineare come la vite del rosario (o qualsiasi altra pianta rampicante) e il suo supporto costituiscano un sistema combinato in cui i movimenti di circumnutatione e la percezione delle *affordances* formano uno schema continuo e ciclico (Calvo, Martin e Symons 2014). Il risultato è l'ottenimento di proprietà relazionali invarianti, come messo in luce da Reed e Jones. Ci chiediamo: è possibile rilevare direttamente queste proprietà? Al *Minimal Intelligence Lab* (MINT Lab)⁸, dove, tra gli altri casi sperimentali, indaghiamo il comportamento del fagiolo comune (*Phaseolus vulgaris*) utilizzando tecniche di osservazione fotografica time-lapse, crediamo di poter fornire risposta positiva.

Questa tecnica di osservazione si rivela di particolare importanza per quelli che sono i nostri interessi di ricerca, dal momento che uno dei pilastri del nostro approccio neo-gibsoniano è proprio la tesi secondo cui la struttura di un modello energetico in un dato momento si configura come caso limite della struttura di un modello energetico in un punto di osservazione in movimento (Gibson 1979). Nel caso della pianta, tale punto di osservazione seguirebbe una traiettoria di circumnutatione. Pertanto, le caratteristiche del modello varieranno in modo conforme con il progredire del movimento (e in aggiunta a questo, con il punto di osservazione dell'agente), come la fotografia time-lapse ci permette di registrare.

Affermare che una pianta percepisce informazioni *specifiche* cosa implica? Nell'ambito della letteratura ecologica, una delle linee sperimentali che ha ricevuto un'attenzione degna di nota per la sua accuratezza su questo tema è la teoria *tau* di David Lee (1976). Secondo questa teoria, l'unica informazione di cui un soggetto in movimento ha bisogno per controllare l'avvicinamento a un obiettivo (i cosiddetti tempi-di-contatto o collisione) è quella temporale. Ciò comporta che l'agente non necessita di informazioni spaziali, né sulla distanza dal punto di contatto né sulle dimensioni dell'oggetto in un determinato momento. Tale informazione temporale assume la forma matematica di τ , τ , un'invariante percettiva direttamente accessibile che individua il momento di contatto anticipato di un organismo che collide con una superficie, data una velocità costante (Aznar *et al.* 1995)⁹.

Solo nel 2009 la teoria del τ ha cessato di concentrarsi esclusivamente sul controllo guidato del movimento animale. La “teoria generale del

8 www.um.es/web/minimal-intelligence-lab

9 Nel caso dei flussi ottici, i più studiati finora, τ è definito operativamente come il tasso di espansione retinica ed è equivalente al rapporto tra la dimensione angolare dell'oggetto divisa per la sua derivata temporale.

tau” (Lee 1998; Lee *et al.* 2009) è stata testata con successo in specie appartenenti ad altri regni, come i parameci (Delafield-Butt *et al.* 2012). Di conseguenza, se τ è uno strumento in grado di specificare il tempo-di-contatto nei membri unicellulari del regno dei protisti, non sembra esserci una ragione convincente per cui non possa essere applicata in linea di principio allo studio del controllo del movimento di circumnutatione vegetale. D’altronde, tale teoria ha come obiettivo quello di rendere conto dei movimenti di controllo orientativo di qualsiasi organismo. Pertanto, le piante come gli animali non rileverebbero proprietà intrinseche degli oggetti come dimensioni o peso. Rilevano invece proprietà invarianti che definiscono le potenzialità di comportamento offerte dai supporti o da altri oggetti nelle vicinanze o da altri eventi in questione (Calvo, Raja e Lee 2017).

Nel caso dello studio pilota con *Phaseolus vulgaris*, il processo di avvicinamento a un potenziale supporto su cui avvitarsi richiede che il fagiolo guidi il viticcio a raggiungere una particolare posizione (quella del supporto a una determinata altezza) e con un particolare orientamento angolare. L’ipotesi di lavoro che stiamo testando è quindi che il fagiolo sfrutta le informazioni a cui ha accesso continuo e diretto al fine di controllare la manovra di avvicinamento mediante circumnutatione (Frazier *et al.* 2020). I nostri video rivelano che il fagiolo non entra in contatto in modo incontrollato con il supporto, fatto coerente con l’idea che esso “risponda” a informazioni specifiche dello schema fornito dall’invariante τ^{10} .

I filmati time-lapse sembrano dunque lo strumento ideale per far luce sulla percezione ecologica, attraverso l’osservazione dei modelli di plasticità fenotipica sulla particolare scala temporale dei casi sperimentali vegetali. I flussi di energia determinano le informazioni sotto forma di *affordances*. In altre parole, le *affordances* trovano specificazione nomologica nell’energia ambientale, nella misura in cui esistono proprietà del mondo che corrispondono inequivocabilmente a tali modelli energetici (Calvo, Martín e Symons 2014).

10 Purtroppo, a causa dell’intervallo di registrazione del time-lapse impiegato, non ci è possibile determinare da questo singolo studio il tipo di manovra di avvicinamento, ovvero se il fagiolo si avvicina al supporto con accelerazione o decelerazione costante. La nostra attuale linea di ricerca mira a chiarire il ruolo che potrebbe svolgere il tasso di variazione τ di per sé, dal momento che la velocità non è costante (Frazier *et al.* 2021).

6. Affordances e apprendimento nelle piante di piselli

Nonostante quanto detto finora, il lettore potrebbe trovare l’idea stessa di “percezione vegetale” (ecologica o meno) difficile da digerire. Se è questo il caso, vi consiglio di preparare i sali di frutta per evitare una digestione pesante, poiché in quest’ultima sezione affronteremo, seppur brevemente, la possibilità che le piante non solo siano capaci di apprendimento, ma che imparino ecologicamente.

In un recente articolo, Fred Adams critica l’ipotesi stessa dell’apprendimento vegetale: “il termine “imparare” non può avere lo stesso significato nella bocca di uno scienziato delle piante come quando viene pronunciato dall’esperto teorico di apprendimento animale” (Adams 2018, p. 21). A suo avviso, la biologia vegetale sarebbe più rigorosa se si esprimesse nei termini di cambiamenti genotipici e non di apprendimento inteso in senso psicologico, casi quest’ultimi in cui un animale può “imparare nel corso della sua vita e non a livello del genoma” (p. 22).

Tuttavia, la questione sembra essere diversa (Segundo-Ortin e Calvo 2019). Esiste un’evidenza per cui specie come la Sensitiva o *Mimosa pudica* si dimostrano in grado di apprendere per abitudine (Gagliano *et al.* 2014)¹¹. Malgrado ciò, l’assuefazione o abituazione potrebbe essere etichettata come forma di apprendimento eccessivamente semplice, trattandosi di una modalità non associativa. Ma le capacità vegetali non si limitano a un simile schema. Sotto la guida del lavoro pionieristico di Holmes e Gruenberg (1965), che hanno esplorato l’apprendimento associativo tipico della *Mimosa pudica*, Gagliano *et al.* (2016) hanno più recentemente indagato la possibilità del condizionamento classico in esemplari di piante di pisello (*Pisum sativum*) con risultati sorprendenti.

Rifacendosi ai modelli pavloviani di stimolo-risposta del condizionamento classico, Gagliano e gli altri studiosi hanno utilizzato il flusso d’aria di un ventilatore come stimolo condizionato e una luce blu come stimolo non condizionato. Hanno così scoperto che le piante di pisello rispondevano in modo direzionale alla presenza di un fattore neutrale verso il quale le piante non manifestano alcun tropismo in linea di principio, vale a dire il movimento d’aria (l’equivalente della campanella dei cani di Pavlov), dopo averlo associato all’attesa comparsa della luce blu (l’equivalente del “pranzo”). In breve, contrariamente a quanto sostiene Adams, il termine

11 Per una rassegna storica della letteratura sull’apprendimento vegetale, si veda Abramson e Chicas-Mosier (2016). Una compilazione scientifica più recente è fornita da F. Baluska *et al.*, *Memory and Learning in Plants*, Springer, New York 2018.

“apprendimento” può avere lo stesso significato nella bocca dei teorici dell’apprendimento animale e vegetale. Le piante hanno la capacità di imparare sulla base di esperienze passate, svincolando questa abilità da spiegazioni ancorate alle possibilità offerte dalle modificazioni genotipiche.

È certamente vero che per far sì che i modelli di apprendimento vegetale trovino spazio all’interno del paradigma ecologico, i risultati presentati devono essere motivati. Non solo i modelli stimolo-risposta hanno bisogno di una controparte nella letteratura ecologica¹², ma è necessario operare una chiara distinzione tra il condizionamento classico e le declinazioni dell’ecologia in cui sono fondamentali tanto il contenuto dell’apprendimento (Rescorla 1988) quanto il contesto naturale in cui avviene (Affifi 2018; Michmizos e Hilioti 2018). Per dirla senza mezzi termini, è da bandire l’idea classica comportamentista di un’ipotesi di equivalenza di associabilità (“equivalence of associability assumption”, Seligman 1970). Secondo questo assunto, due coppie qualsiasi stimolo-risposta, indipendentemente dal contenuto e dal contesto, sono ugualmente associabili. Eppure, ci sono vincoli *naturali* che contano, e contano in grande misura (Michaels e Carello 1981). Come evidenziano Michaels e Carello, l’impossibilità di un’associazione indica che la risposta non incontra *affordance* nel tipo di stimolo in questione.

La letteratura sull’apprendimento animale è piena di esempi che rivelano la falsità dell’ipotesi di equivalenza associativa, dagli esempi di condizionamento classico nei topi a quelli di addestramento strumentale nei colombi, gatti o cani (Seligman 1970). Se le cose stanno così, la letteratura scettica nei confronti dell’apprendimento vegetale che adduce prove contrarie e ostili dovrebbe essere rivista in chiave ecologica, tenendo conto tenendo conto delle idiosincrasie dei disegni sperimentali dal punto di vista delle possibilità di combinazione tra flussi energetici direttamente percepibili o meno. Piuttosto che dimostrare l’incapacità di animali e piante di apprendere in determinate circostanze, dovremmo affermare che la tipologia di informazioni fornite non offre possibilità concrete di interazione.

Inoltre, bisogna chiedersi come possa avvenire l’apprendimento se la percezione delle *affordances* è diretta (Frazier *et al.* 2020). La stessa Michaels, insieme a David Jacobs, avanza la tesi di un modello di apprendimento diretto che si collega all’idea di percezione diretta. Secondo questa teoria (Jacobs e Michaels 2007), gli stessi cambiamenti esperienziali (non legati al genotipo) sono specifici delle proprietà dell’ambiente. In questo modo, proprio come la percezione diretta risiede nella selezione delle in-

12 Si noti che nel quadro gibsoniano è la nozione di informazione, e non di stimolo, ad essere operativa (Abramson e Calvo, 2018).

formazioni, l'apprendimento diretto indica quale informazione in particolare è in grado di portare un organismo a individuare invarianti più specifiche di quelle precedentemente selezionate (Lobo *et al.* 2018).

7. Conclusioni

Spero che questo capitolo sia servito ad apprezzare come la psicologia ecologica, con grande disappunto di Gibson, fornisca una cornice teorica impareggiabile per cercare di comprendere l'intelligenza delle piante, quelle grandi sconosciute. I vantaggi di considerare il comportamento vegetale sono molteplici. Non solo la psicologia ecologica presenta un quadro ottimale da cui partire per lo studio della cognizione vegetale, ma la rottura con lo zoocentrismo che domina le scienze cognitive ci permette di affrontare tale studio in modo più attento e universale, facendo luce sul comportamento adattivo degli organismi biologici indipendentemente dal loro regno di origine (Linson e Calvo 2020).

Dal lato della filosofia è possibile impegnarsi in un modo *speciale*, libero da pregiudizi, contribuire cioè allo sviluppo di un quadro di riferimento per la discussione teorica e l'interpretazione dei risultati sperimentali delle scienze cognitive. Prestare un'attenzione eccessiva, se non esclusiva, all'attività intracranica di un singolo *phylum* tassonomico è inutilmente riduttivo. Inoltre, si corre il rischio di trascurare ciò che è veramente importante nello studio dell'intelligenza: il suo carattere intrinsecamente ecologico. Forse attraverso lo studio delle piante saremo in grado di imparare qualcosa in più su noi stessi, scrollandoci di dosso costrutti mentali di ogni tipo. Mi auguro che questo saggio sia stato utile nell'alleviare anche in piccola parte la cecità (non solo nei riguardi delle piante) di cui siamo tutti, in un modo o nell'altro, colpevoli e vittime; che convinca, per quanto possibile, gli animali umani a un piccolo bagno di umiltà. *Eppur si muove!*

(Traduzione di A. Napolione)

Bibliografia

- Abramson, C., Calvo, P.
2018 *General issues in the cognitive analysis of plant learning and intelligence*, in F. Baluška (a cura di), *Memory and Learning in Plants*, Springer, New York.

- Abramson C., Chicas-mosier A.M.
2016 Learning in plants: lessons from *Mimosa pudica*. *Frontiers in Psychology*, 7, p. 417.
- Adams F.
2018 Cognition wars. *History and Philosophy of Science*, Part A 68, p 21.
- Affifi, R.
2018 *Deweyan Psychology in Plant Intelligence Research: Transforming Stimulus and Response*, in F. Baluška, M. Gagliano, G. Witzany, *Memory and Learning in Plants*, Springer, New York.
- Aznar, J.A., Ferré, J., Bayo, J.
1995 Detección del tiempo de evitación de la colisión. *Anuario de Psicología*, 65, pp. 115-128.
- Baluška, F., Mancuso, S., Volkmann, D. (a cura di)
2006 *Communication in plants: Neuronal aspects of plant life*, Springer, New York.
- Baluška, F., Gagliano, M., Witzany, G.
2018 *Memory and Learning in Plants*, Springer, New York.
- Betts, M.G., Hadley, A.S., Kress, W.J.
2015 Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, pp. 3433-3438.
- Böhm, J., Scherzer, S., Krol, E., Kreuzer, I., von Meyer, K., Lorey, C., Mueller, T., Shabala, S., Neher, E., Hedrich, R.
2016 The Venus flytrap *Dionaea muscipula* counts prey-induced action potentials to induce sodium uptake. *Current Biology*, 26, pp. 286-295.
- Calvo, P.
2016 The philosophy of plant neurobiology: A manifesto. *Synthese*, 193, pp. 1323-1343.
2018a *Plantae*, in J. Vonk, T. Shackelford (a cura di), *Encyclopedia of animal cognition and behavior*, Springer, New York.
2018b Caterpillar/basil-plant tandems. *Animal Sentience*, 11-16.
- Calvo, P., Baluška, F., Sims, A.
2016 “Feature detection” vs. “predictive coding” models of plant behavior. *Frontiers in Psychology*, 7, p. 1505.

- Calvo, P., Friston, K.
2017 Predicting green: Really radical (plant) predictive processing. *Journal of the Royal Society Interface*, 14.
- Calvo, P., Gagliano, M., Souza, G., Trewavas, A.
2020 Plants are intelligent, here's how. *Annals of Botany*, 125, pp. 11-28.
- Calvo, P., Keijzer, F.
2009 *Cognition in plants*, in F. Baluška (a cura di) *Plant-environment interactions: Signaling & communication in plants*, Springer, Berlin.
2011 Plants: adaptive behavior, root-brains, and minimal cognition. *Adaptive Behavior*, 11, pp. 155-171.
- Calvo, P., Martín, E., Symons, J.
2014 *The Emergence of Systematicity in Minimally Cognitive Agents*, in P. Calvo, J. Symons (a cura di), *The Architecture of Cognition: Rethinking Fodor and Pylyshyn's Systematicity Challenge*, MIT Press, Cambridge.
- Calvo, P., Raja, V., Lee, D.
2017 *Guidance of circumnutiation of climbing bean stems: An ecological exploration*. <https://doi.org/10.1101/122358>
- Calvo, P., Sahi, V., Trewavas, A.
2017 Are plants sentient? *Plant, Cell & Environment*, 40,
- Calvo, P., Trewavas, A.
2020a Physiology and the (Neuro)biology of plant behaviour: A farewell to arms. *Trends in Plant Science*, 25, pp. 214-216.
2020b Cognition and intelligence of green plants: Information for animal scientists. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2020.07.139>.
- Caré, A., Nefed'ev, L., Bonnet, B., Millet, B., Badot, P.
1998 Cell elongation and revolving movement in *Phaseolus vulgaris* L. twining shoots. *Plant Cell Physiology*, 39, pp. 914-921.
- Carelo, C., Vaz, D., Blau, J., Petrusz, S.
2012 Unnerving intelligence. *Ecological Psychology*, 24, pp. 241-264.
- Chamovitz, D.
2012 *What a Plant knows: A field guide to the senses*, Staus & Giroux, New York 2012.

Cvrčková, F., Zársky, V., Markoš, A.

2016 Plant studies may lead us to rethink the concept of behavior. *Frontiers in Psychology*, 7, p. 622.

Darwin, C.

1876 *The Movements and Habits of Climbing Plants*, 2nd ed., Appleton, New York.

1878 *I movimenti e le abitudini delle piante rampicanti*, UTET, Torino.

2024 *Le piante rampicanti: movimenti e abitudini*, Mimesis, Milano-Udine.

Darwin, C., Darwin, F.

1884 *Il potere di movimento nelle piante*, UTET, Torino.

Delafield-butt, J., Pepping, G-J., Mccaig, C., Lee, D.

2012 Prospective Guidance in a Free-swimming Cell. *Biological Cybernetics*, 106, pp. 283-293.

Frazier, P., Calvo, P., Lee, D.

2021 *The neuro-power of movement in plants*. <https://marcinmilkowski.pl/2021/02/27/frazier-calvo-lee-the-neuro-power-of-movement-in-plants/>

Frazier, P., Jamone, L., Althoefer, K., Calvo, P.

2020 Plant bioinspired ecological robotics. *Frontiers in Robotics and AI*, 7, pp. 7-79.

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, pp. 63-72.

Gagliano, M., Vyazovskiy, V., Borbély, A., Grimonprez, M., Depczynski, M.

2016 *Learning by association in plants*. *Scientific Reports*, 6.

Gibson, J.J.

1983 *The Senses considered as a Perceptual Systems*, Cornell University, New York.

1999 *Un approccio ecologico alla percezione visiva*, il Mulino, Bologna 1999.

Gorshkov, O., Mokshina, N., Ibragimova, N., Ageeva, M., Gogoleva, N., Gorshkova, T.

2017 Phloem fibres as motors of gravitropic behavior of flax plants: level of transcriptome. *Functional Plant Biology*, 45(2), 203-214.

Holmes, E., Gruenberg, G.

1965 Learning in plants. *Worm Runner's Dig*, 7, pp. 9-12.

Jacobs, D., Michaels, C.

2007 Direct learning. *Ecological Psychology*, 19, pp. 321-349.

Karban, R.

2008 Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 11, pp. 727-739.

Lee, D.

1976 A theory of visual control of braking based on information about time-to-collision. *Perception*, 5, pp. 437-459.

1998 Guiding Movement by Coupling Taus. *Ecological Psychology*, 10, pp. 221-250.

Lee, D., Reddish, P.

1981 Plummeting gannets: a paradigm of ecological optics. *Nature*, 293, pp. 293-294.

Linson, A., Calvo, P.

2020 Zoocentrism in the weeds? Cultivating plant models for cognitive yield. *Biology & Philosophy*, pp. 35-49.

Lobo L., Heras-escribano M., Travieso D.

2018 The History and Philosophy of Ecological Psychology. *Frontiers in Psychology*, 9, p. 2228.

Mellerowicz, E., Gorshkova, T.

2011 Tensional stress generation in gelatinous fibres: a review and possible mechanism based on cell-wall structure and composition. *Journal of Experimental Botany*, 63 (2), pp. 551-565.

Michaels, C., Carello, C.,

1981 *Direct Perception*, Prentice-Hall, New Jersey.

Michmizos, D., Hilioti, Z.

2018 A roadmap towards a functional paradigm for learning and memory in plants. *Journal of Plant Physiology*, 232, pp. 209-215.

Mugnai S., Azzarello E., Masi E., Pandolfi C., Mancuso S.

2007 *Nutation in Plants*, in S. Mancuso, S. Shabala (a cura di), in *Rhythms in Plants: Phenomenology, mechanism, and adaptative significance*, Springer, Berlin.

Parida, A., Das, A.

2005 Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60, pp. 324-349.

- Raja, V., Silva, P., Holghoomi, R., Calvo, P.
2020 The dynamics of plant nutation. *Scientific Reports* 10.
- Reed, E., Jones, K.
1977 Towards a definition of living systems: A theory of ecological support for behavior. *Acta Biotheoretica*, 26, pp. 153-163.
- Rescorla, R.
1988 Pavlovian conditioning: It's not what you think it is. *American Psychologist*, 43, pp. 151-160.
- Richardson, M., Shockley, K., Fajen, B., Riley, M., Turvey, M.
2008 *Ecological Psychology: Six Principles for an Embodied-Embedded Approach to Behavior*, in P. Calvo, T. Gomila (a cura di), *Handbook of Cognitive Science: An Embodied Approach*, Elsevier, Amsterdam.
- Shaw, R., McIntryre, M., Mace, W.
1974 *The Role of Symmetry in Event Perception*, in R. MacLeod e H. Pick (a cura di), *Perception: Essays in Honor of James J. Gibson*, Cornell University Press, New York.
- Segundo-Ortin, M., Calvo, P.
2019 Are plants cognitive? A reply to Adams. *Studies in History and Philosophy of Science*, Part A.
- Seligman, M.
1970 On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, pp. 406-418.
- Silvertown, J., Gordon, G.
1989 A framework for plant behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, pp. 349-366.
- Stolarz, M.
2009 Circumnutation as a visible plant action and reaction: Physiological, cellular and molecular basis for circumnutations. *Plant Signalling & Behavior*, 4, pp. 380-387.
- Taiz, L., Zeiger, E.
2010 *Plant physiology*, Sinauer Associates, Sunderland.
- Trewavas, A.
2009 What is plant behavior? *Plant, Cell and Environment*, 32, pp. 606-616.
2014 *Plant behaviour and intelligence*, Oxford University Press, Oxford.

2017 The foundations of plant intelligence. *Journal of the Royal Society Interface*, 7.

Wandersee, J., Schussler, E.

1999 Preventing plant blindness. *American Biology Teacher*, 61, pp. 82-86.

2001 Toward a Theory of Plant Blindness. *Plant Science Bulletin*, 47, pp. 2-9.

Willmer, P.

2011 *Pollination and Floral Ecology*, Princeton University Press, Princeton.

Yokawa, K., Baluška, F.

2018 Sense of space: Tactile sense for exploratory behavior of roots. *Communicative & Integrative Biology*, 11, pp. 1-5.