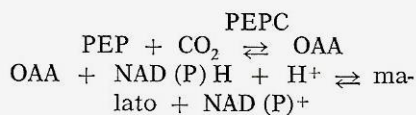


Aspetti ecologici e fisiologici del CAM (Crassulacean Acid Metabolism)

MICHELE BUFFA e MAURIZIO SAJEVA

Nei primi anni del secolo XIX De Saussure metteva in evidenza la capacità di cladodi di *Opuntia* di sottrarre CO₂ all'aria durante la notte. Qualche anno dopo Heyne osservava che nelle foglie di *Bryophyllum calycinum* venivano accumulati acidi organici durante la notte. Questi 2 fenomeni, che sono le principali caratteristiche del CAM: captazione notturna della CO₂ e metabolismo dell'acido malico vennero dapprima studiati separatamente. Soltanto negli ultimi anni ulteriori studi li hanno messi in relazione ed interpretato il CAM fondamentalmente come una variazione del modo con cui le piante possono togliere CO₂ dall'atmosfera.

Il CAM è una via metabolica attraverso la quale si realizza la fissazione della CO₂ al buio con sintesi prevalentemente di acido malico libero. Altri metaboliti hanno un ruolo simile a quello del malato (es. Citrato, isocitrato, aspartato), ma sono presenti in quantità molto inferiori (KLUGE and TING, 1978). La CO₂ viene fissata nel citoplasma dal sistema fosfoenolpiruvato carbossilasi (PEPC) / malico deidrogenasi (MDH) con acido malico come prodotto finale e con produzione intermedia di acido ossalacetico (OAA):



Questa produzione avviene soprattutto di notte e l'acido malico viene trasportato dal citoplasma nel vacuolo, dove può raggiungere una concentrazione superiore a 250

µeq/g peso fresco. A questo punto l'acido malico neosintetizzato si accumula nel citoplasma dove anche a concentrazioni dell'1% di quelle vacuolari è in grado di inibire l'enzima allosterico PEPC. All'inizio del periodo di luce l'acido malico viene decarbossilato nel citoplasma e la CO₂ liberata a questo punto è utilizzata dai cloroplasti per mezzo del Ciclo di Calvin, basato sulla formazione di composti a 3 atomi di carbonio (fotosintesi C₃). Poiché ora la decarbossilazione prevale sulla nuova sintesi di acido malico, il contenuto di quest'ultimo nella cellula diminuisce drasticamente (schema 1).

Da un punto di vista strettamente biochimico il CAM si distingue dal sistema C₃ esclusivamente per la fissazione primaria della CO₂ che viene operata dal sistema PEPC/MDH. Ciò consente una maggiore efficienza nella captazione della CO₂ fotosintetica. La ribulosodifosfato carbossilasi (RuDPC, enzima responsabile della fissazione primaria della CO₂ nelle piante C₃) subisce infatti una competizione tra CO₂ ed O₂ che ne diminuisce l'attività carbossilasica. È probabile che la RuDPC si sia evoluta quando l'atmosfera era quasi priva di ossigeno e la competizione tra CO₂ ed O₂ non interferiva con l'attività dell'enzima. Le caratteristiche della atmosfera odierna non consentono alla RuDPC di lavorare al massimo delle sue possibilità (RAVEN, 1977).

L'ingresso della CO₂ nelle foglie avviene attraverso gli stomi. Le piante a fotosintesi C₃ in cui non vi è una separazione temporale fra captazione della CO₂ e sua organica-

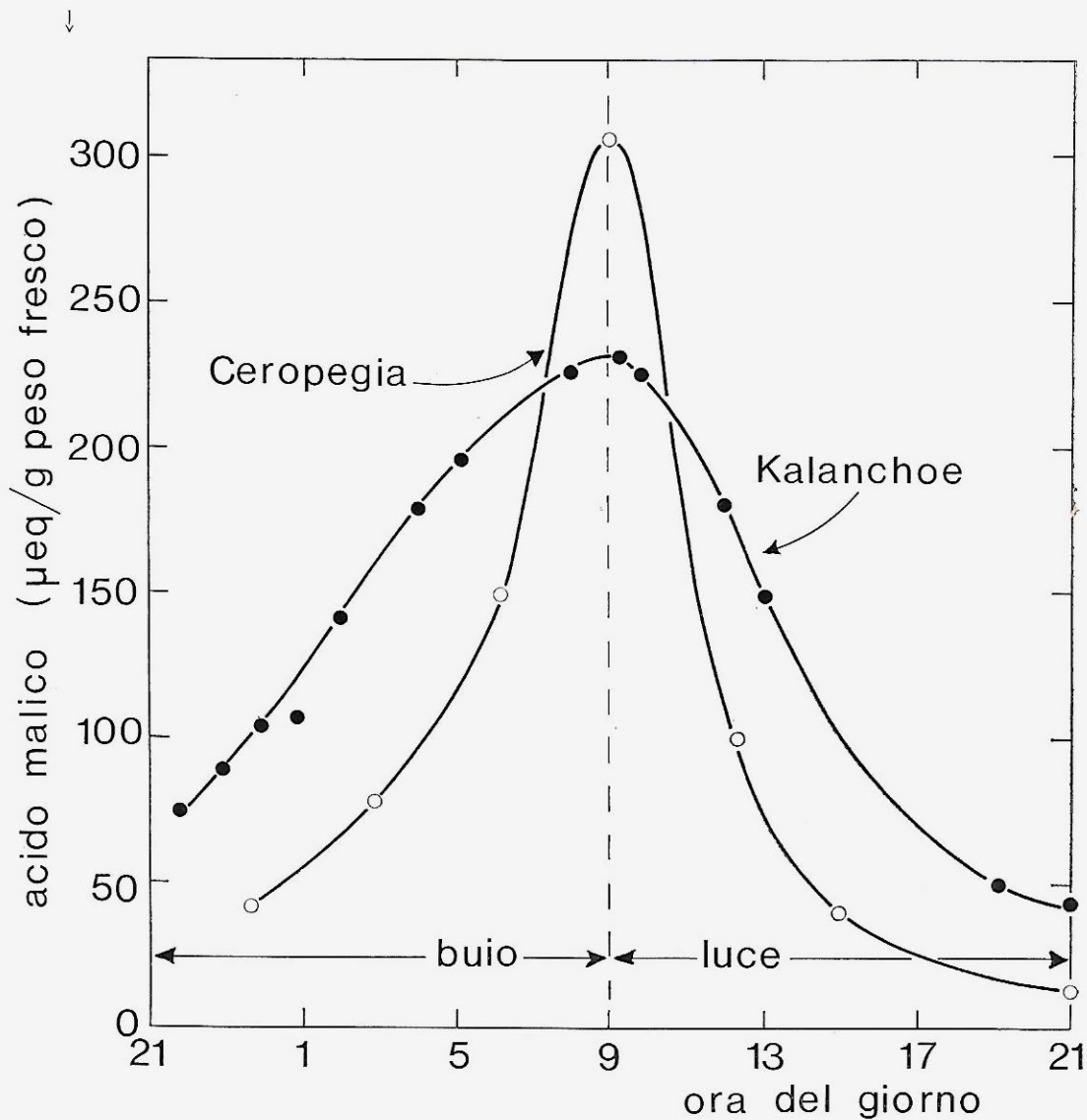
zione, tengono gli stomi aperti durante il giorno e chiusi di notte. Nelle piante CAM, invece, la CO_2 penetra nelle foglie e viene immagazzinata nel vacuolo di notte, quando gli stomi sono aperti e viene organicata attraverso il Ciclo di Calvin durante il giorno, quando gli stomi sono chiusi. (schema 2). Dunque nel CAM fissazione primaria e secondaria della CO_2 sono separate nel tem-

po, ma legate insieme dallo immagazzinamento nell'intermedio della via metabolica: l'acido malico.

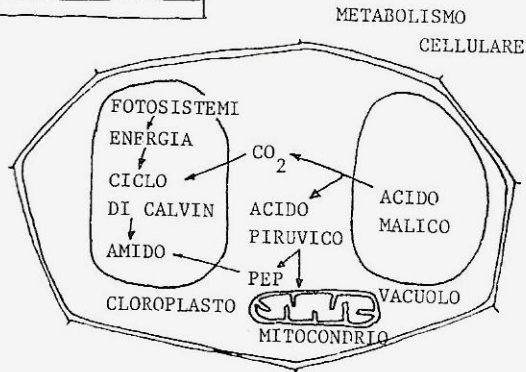
Tipicamente la cellula fotosintetica delle piante CAM è piuttosto grande, con una sottile parete e con una banda di citoplasma disposta perifericamente. Al microscopio ottico queste cellule appaiono come sfere vuote principalmente per la presenza di grossi

Fluttuazione giornaliera del contenuto di acido malico in *Kalanchoe tubiflora* (da Kluge and Ting) e *Ceropegia debilis*. Le determinazioni della quantità di acido malico sono state ottenute usando il metodo enzimatico.

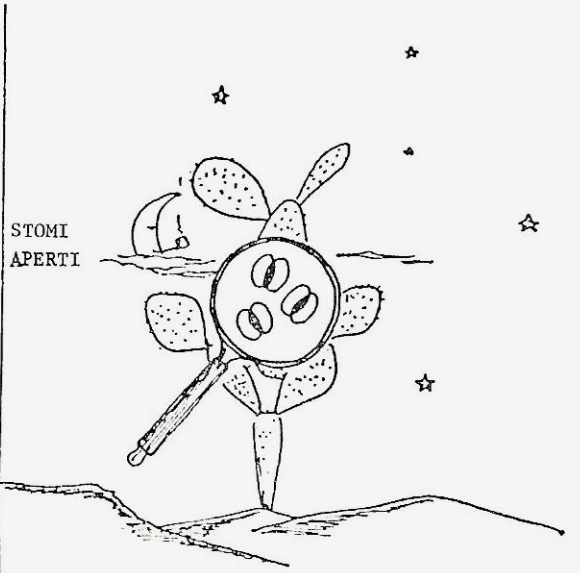
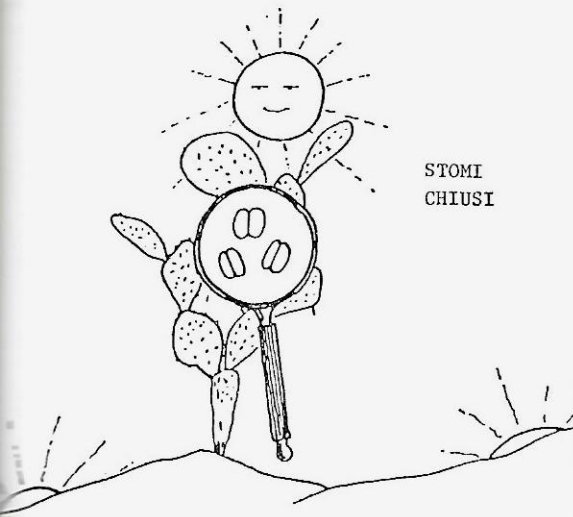
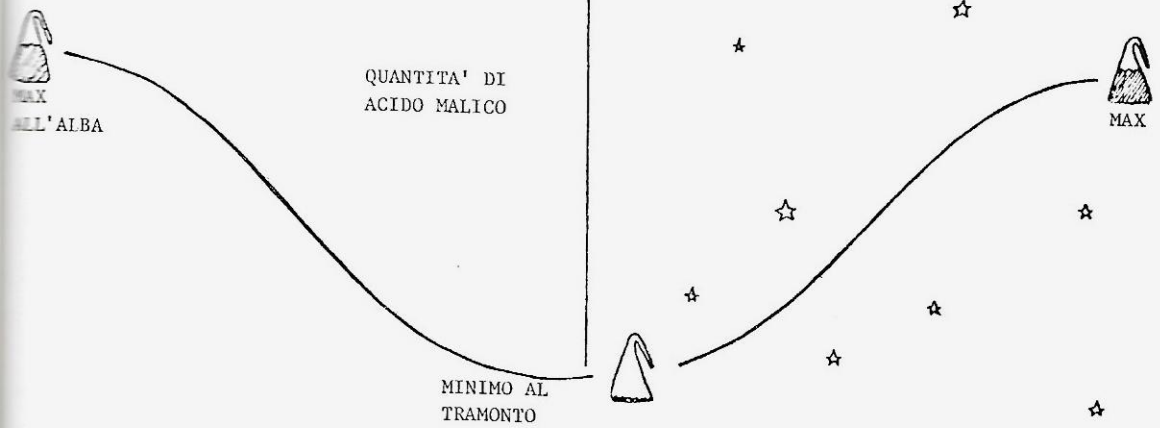
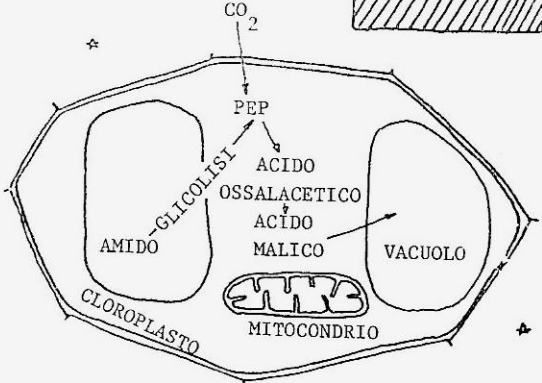
Ciclo giorno/notte delle piante CAM.



GIORNO



NOTTE



ORDINE	FAMIGLIE	SUCCULENZA	CAM
RANALES	MENISPERMACEAE	+	-
PIPERALES	PIPERACEAE	+	+
PAPAVERALES	MORINGACEAE	+	-
VIOLALES	PASSIFLORACEAE - COCHLOSPERMACEAE	+	-
LOSALES	CUCURBITACEAE	+	+
MALVALES	BOMBACACEAE	+	-
EUPHORBIALES	EUPHORBIACEAE	+	+
URTICALES	MORACEAE	+	-
GERANIALES	GERANIACEAE - BALSAMIACEAE	+	+
	OXALIDACEAE - ZYGOPHYLLACEAE	+	+
SAPINDALES	ANACARDIACEAE - BURSERACEAE	+	-
RHAMNALES	VITACEAE	+	+
CARYOPHYLLALES	DIDIERACEAE - MESEMBRYANTHEMACEAE	+	+
	PORTULACACEAE - CHENOPODIACEAE	+	+
CACTALES	CACTACEAE	+	+
GENTIANALES	ASCLEPIADACEAE - APOCYNACEAE	+	+
FOUQUIERIALES	FOUQUIERACEAE	+	-
POLEMONIALES	CONVOLVULACEAE	+	-
LAMIALES	LAMIACEAE	+	+
ROSALES	CRASSULACEAE - FABACEAE	+	+
MYRTALES	THYMELAEACEAE	-	+
ASTERALES	ASTERACEAE	+	+
LILIALES	AGAVACEAE - DIOSCOREACEAE	+	+
	COMMELINACEAE - LILIACEAE	+	+
	BROMELIACEAE	-	+
ORCHIDALES	ORCHIDACEAE	+	+

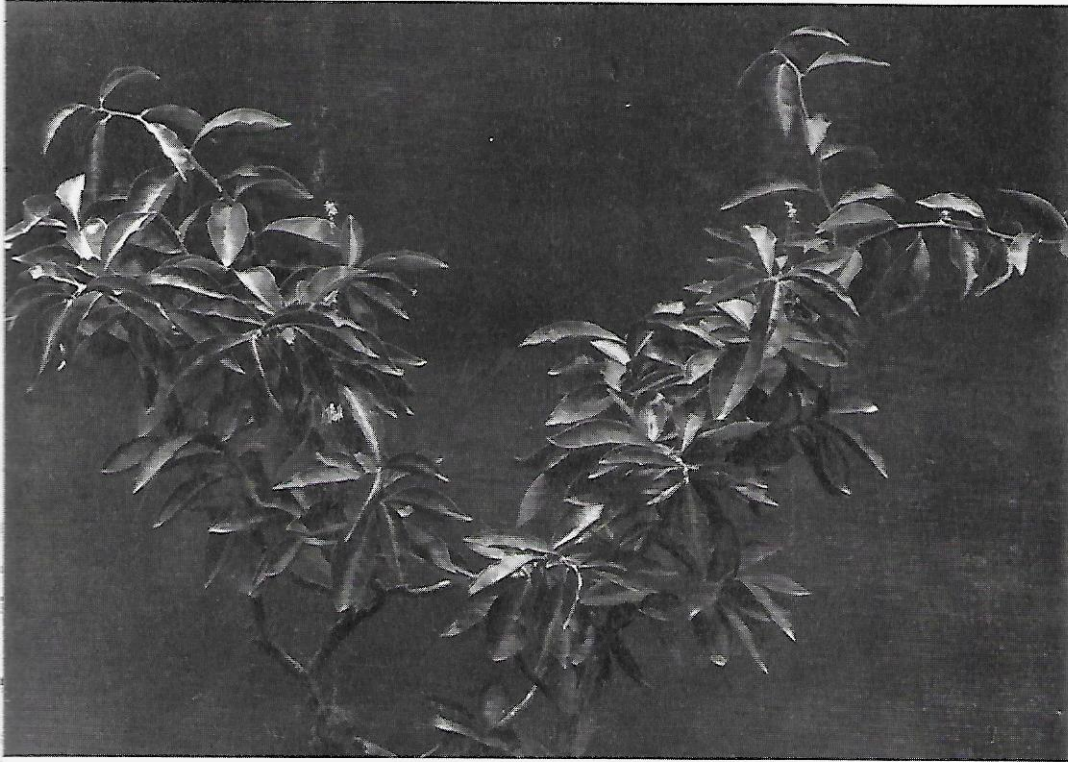
Schema di alcuni ordini di Angiosperme comprendenti famiglie succulente e/o CAM. (Benson 1979)

vacuoli in grado di contenere grandi quantità di acqua e sono circondate da grossi spazi intercellulari che facilitano la diffusione dei gas. Il numero di cloroplasti per cellula è piccolo in relazione al grosso volume cellulare. Il rapporto fra il contenuto in acqua ed il contenuto in clorofilla è un parametro usato nel valutare la succulenza di una pianta e viene indicato come indice di succulenza (KLUGE and TING, 1978).

Il CAM è frequentemente associato alla succulenza come ulteriore adattamento a condizioni di scarsa disponibilità idrica e/o di elevate temperature diurne: gli stomi infatti

si aprono durante la notte, quando l'umidità relativa dell'aria è superiore che durante il giorno.

Benché nella maggior parte delle piante CAM questo metabolismo sia obbligato, esistono piante «CAM facoltative» in cui il CAM è indotto da particolari condizioni ambientali. Ad esempio alcune *Peperomie* succulente, sottoposte ad uno stress idrico mostrano metabolismo CAM (VIRZO DE SANTO et al., 1978). Ancora più interessante è l'esempio della *Welwitschia mirabilis*, gimnosperma della costa occidentale del Sud Africa: le colonie che vivono nel deserto dove le piogge



a)

b)

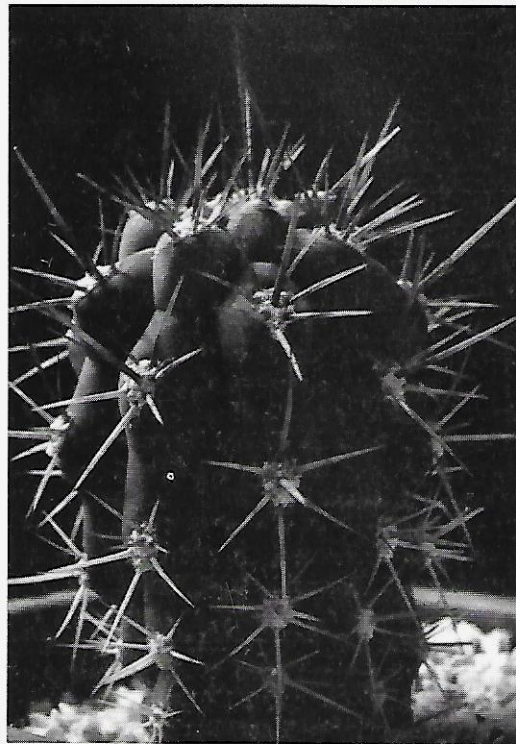
Foto di alcune piante CAM:

- a) *Pereskia aculeata*: una delle Cactaceae più primitive che non presenta la riduzione dell'apparato fogliare tipica della famiglia.
- b) *Azurocereus hertlingianus*: cactacea colonnare.

sono molto scarse e la fonte principale di acqua è la nebbia, adottano la fotosintesi CAM; quelle che vivono in zone meno aride, più temperate, adottano invece la fotosintesi C_3 (BORNAM, 1979).

Il CAM non conferisce alla pianta soltanto un vantaggio selettivo in ambienti xerofitici, ma consente anche una maggiore competitività nella captazione della CO_2 . Recentemente è stata messa in evidenza in *Isoetes howellii*, una pteridofita acquatica, una fluttuazione giorno/notte di acido malico tipica delle piante CAM, con fissazione notturna di CO_2 . È probabile che la presenza del CAM in questa specie sia correlata con la minore disponibilità di CO_2 per la fotosintesi durante il giorno nel suo ambiente acquatico (KEELEY, 1981).

La grande diffusione geografica ed ecolo-





c) Fenestraria aurantiaca: mesembriantemacea di habitat estremamente arido.

gica delle piante CAM suggerisce che esso svolga un ruolo importante da un punto di vista adattativo, in diverse condizioni ambientali, rafforzando l'ipotesi di una sua origine polifletica (schema 3).

D'altra parte un meccanismo metabolico molto simile al CAM sembra essere alla base dei movimenti stomatici. Ad esempio in *Vicia faba* (pianta non CAM) i cambiamenti di volume delle cellule di guardia, che causano l'apertura e la chiusura degli stomi, sono dovuti a cambiamenti di pressione osmotica causati dall'entrata di ioni K^+ , con la concomitante produzione di acido malico come controione (VAN KIRK and RASCHKE, 1978). Questo acido malico deriva indirettamente dall'amido presente nelle cellule di guardia, attraverso la formazione di fosfoenolpiruvato (PEP) e sua carbossilazione ad opera della PEPC. La CO_2 che prende parte a questo processo non viene però avviata alla sintesi di carboidrati (SCHNABL, 1981).

Tutte le principali caratteristiche del CAM

(sintesi ed accumulo di acido malico da CO_2 , e PEP e sua decarbossilazione) sono presenti nel metabolismo delle cellule di guardia degli stomi. In seguito a queste osservazioni è stata proposta l'ipotesi che il CAM prenda origine dall'espressione anche in cellule fotosintetiche di informazioni genetiche che nelle piante C_3 sono espresse soltanto nelle cellule di guardia (COCKBURN, 1981).

È necessario che ulteriori studi chiariscano il significato del CAM senza limitarne l'importanza all'aspetto ecologico, ma tenendo presente la grande portata del fenomeno e la sua presenza anche in piante non succulente ed in particolari organi della pianta, in riferimento alla sua fisiologia ed al suo significato evolutivo.

Si ringraziano il prof. Enrico Bellini per l'accurata revisione critica del manoscritto ed il dr. Pietro Mazzola per i preziosi consigli sulla parte sistematica.

LETTURE CONSIGLIATE

- BENSON L.: *Plant Classification*. (Second Ed.) D. C. Heath & Co. Toronto, 1979.
- BORMAN C. H.: *Welwitschia*. Kirstenbosch, Claremont; 1979.
- BUFFA M.: *Aspetti strutturali e fisiologici del CAM in Ceropegia debilis*. Tesi di laurea in Scienze Biologiche. Palermo, 1981.
- COCKBURN W.: *The evolutionary relationship between stomatal mechanism, Crassulacean Acid Metabolism and C₄ photosynthesis*. *Plant, Cell and Environment*. 4: 417-418; 1981.
- KEELEY J. E.: *Isoetes howellii: a submerged aquatic CAM plant?* *Amer. J. Bot.* 68: 420-424; 1981.
- KLUGE M.: *Regulation of CO₂ fixation in Plants*. In Investigation of activity in the higher plant-Symposium of Soc. Exp. Biol. vol. 31. Jennings D. H. (ed.) pp. 155-175. Cambridge, Cambridge University Press; 1977.
- KLUGE M. and TING I. P.: *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer-Verlag. Berlin, 1978.
- ROWLEY G.: *The illustrated encyclopedia of succulents*. Salamander Books, London, 1979.
- RAVEN J. A.: *Ribulose biphosphate carboxylase activity in terrestrial plant: significance of O₂ and CO₂ diffusion*. *Current advances in Plant Science*. 30: 579-587; 1977.
- SCHNABL H.: *The compartmentation of carboxylating and decarboxylating enzymes in guard cell protoplast*. *Planta*. 152: 307-313; 1981.
- VAN KIRK C. A. and RASCHKE K.: *Release of malate from epidermal strips during stomatal closure*. *Plant Physiol.* 61: 474-475; 1978.
- VIRZO DE SANTO A., ALFANI A., FIORETTO A.: *Relazioni tra CAM e grado di xeromorfismo in alcune Peperomie succulente*. *Delpinoa*. 20: 15-29; 1978.



d) Fiore di *Ceropegia woodii*.

Lavoro eseguito presso l'Istituto ed Orto Botanico dell'Università di Palermo con un contributo della Regione Siciliana.

Gli Autori:

Dott. Michele Buffa e dott. Maurizio Sajevo -
Istituto ed Orto Botanico dell'Università di
Palermo.
