

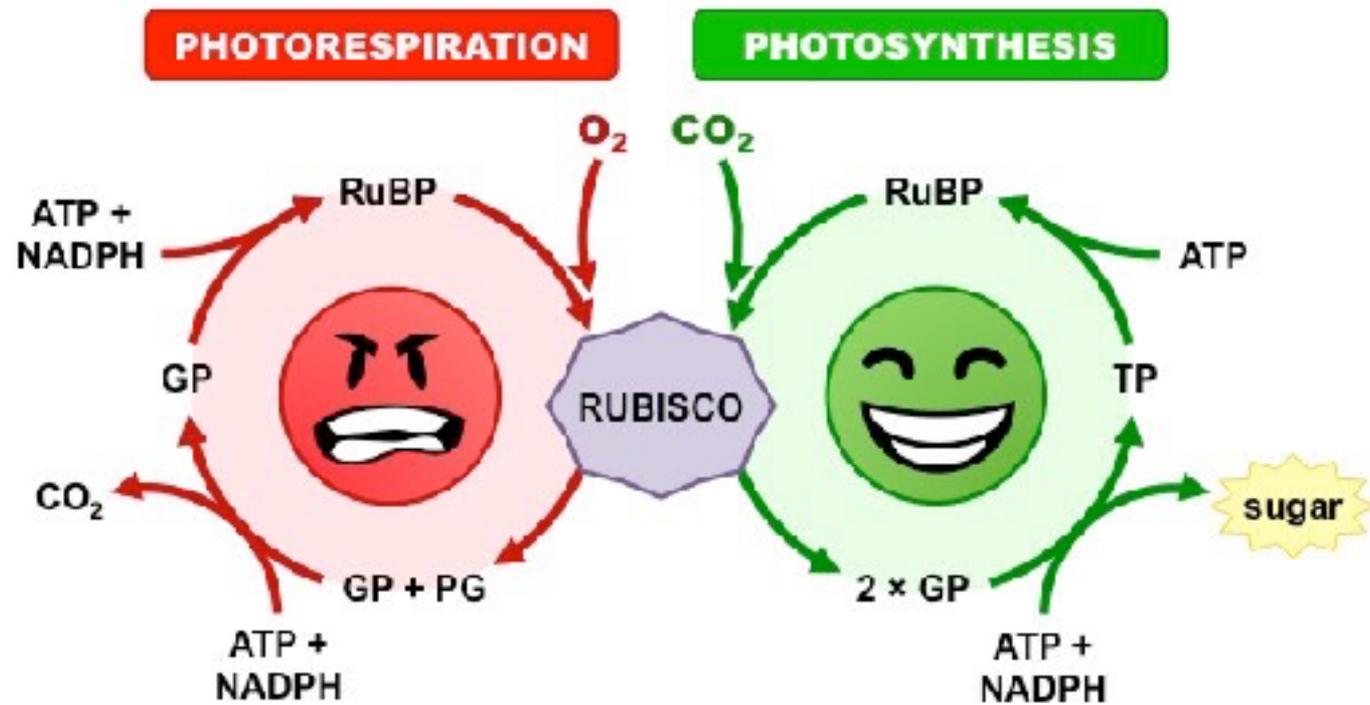


FOTOSINTESI



Fotosintesi C3, C4 e CAM







La estrema variabilità delle condizioni ambientali sul pianeta ha spinto le piante ad adattarsi per prosperare in ambienti diversi, sviluppando adattamenti che incrementassero l'efficienza fotosintetica anche in condizioni ove la fotorespirazione renderebbe la strategia C3 limitante, o addirittura inadatta alla sopravvivenza. Per questo si sono evoluti dei metabolismi aggiuntivi al classico ciclo **C3**, denominati **C4** e **CAM**.

La fotosintesi nelle piante **C4** prevede una **separazione spaziale** della fase luminosa da quella oscura, separazione che consente il “distanziamento” della fotolisi dell'acqua dal ciclo di Calvin.

Le piante **CAM** invece operano una **separazione temporale** tra la cattura dell'anidride carbonica (di notte) e la fotosintesi (di giorno), con conseguente possibilità di tenere gli stomi chiusi durante tutto il giorno.



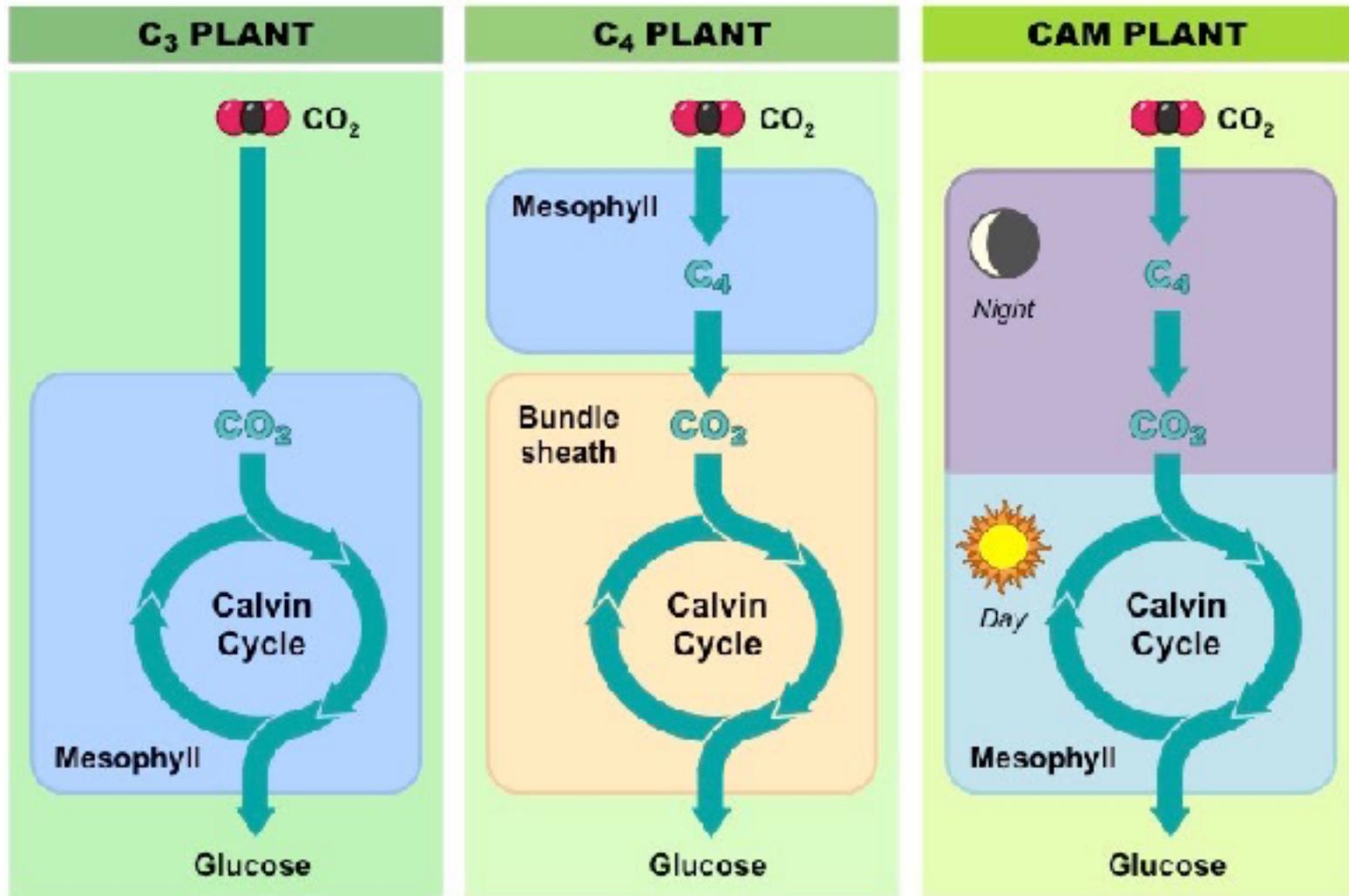


Si tratta di adattamenti fisiologici di piante che vivono in ambienti caratterizzati in genere da forte irraggiamento luminoso e temperature elevate.

Introducendo delle fissazioni temporanee pre-Ciclo di Calvin, alcune specie hanno raggiunto:

- i più elevati ratei fotosintetici (piante C4);
- il più efficiente uso dell'acqua (piante CAM).







Comparison of C₃, C₄, and CAM plants

C3 plants	C4 plants	CAM plants
Most plants	Tropical grasses like corn, sugarcane	Succulents, pineapple, agave
Fix carbon in Calvin cycle - attach CO ₂ to RuBP	Fix carbon in cytoplasm - attach CO ₂ to PEP	Fix carbon at night only, fix it to organic molecules
Enzyme - Rubisco	Enzyme - PEP-ase	Enzyme - PEP-ase
Most energy efficient method	1/2 way between these two	Best water conservation
Loses water through photorespiration	Loses less water ←→	Loses least water



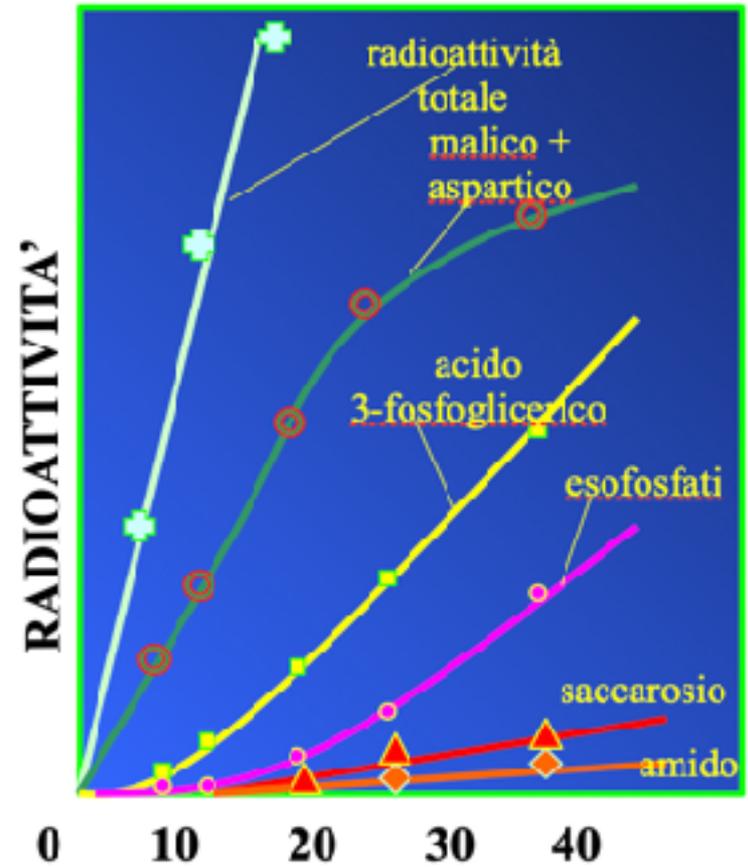
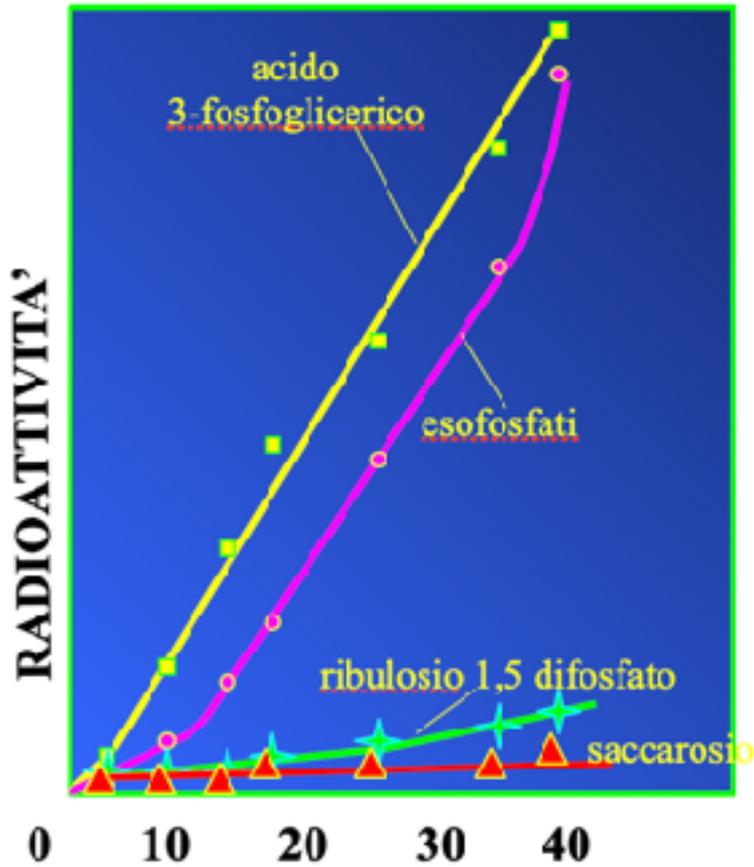


Fotosintesi nelle piante C4





Il loro primo prodotto di fissazione (temporanea) della CO_2 è un acido organico a 4 atomi di carbonio anziché acido 3-fosfoglicerico.





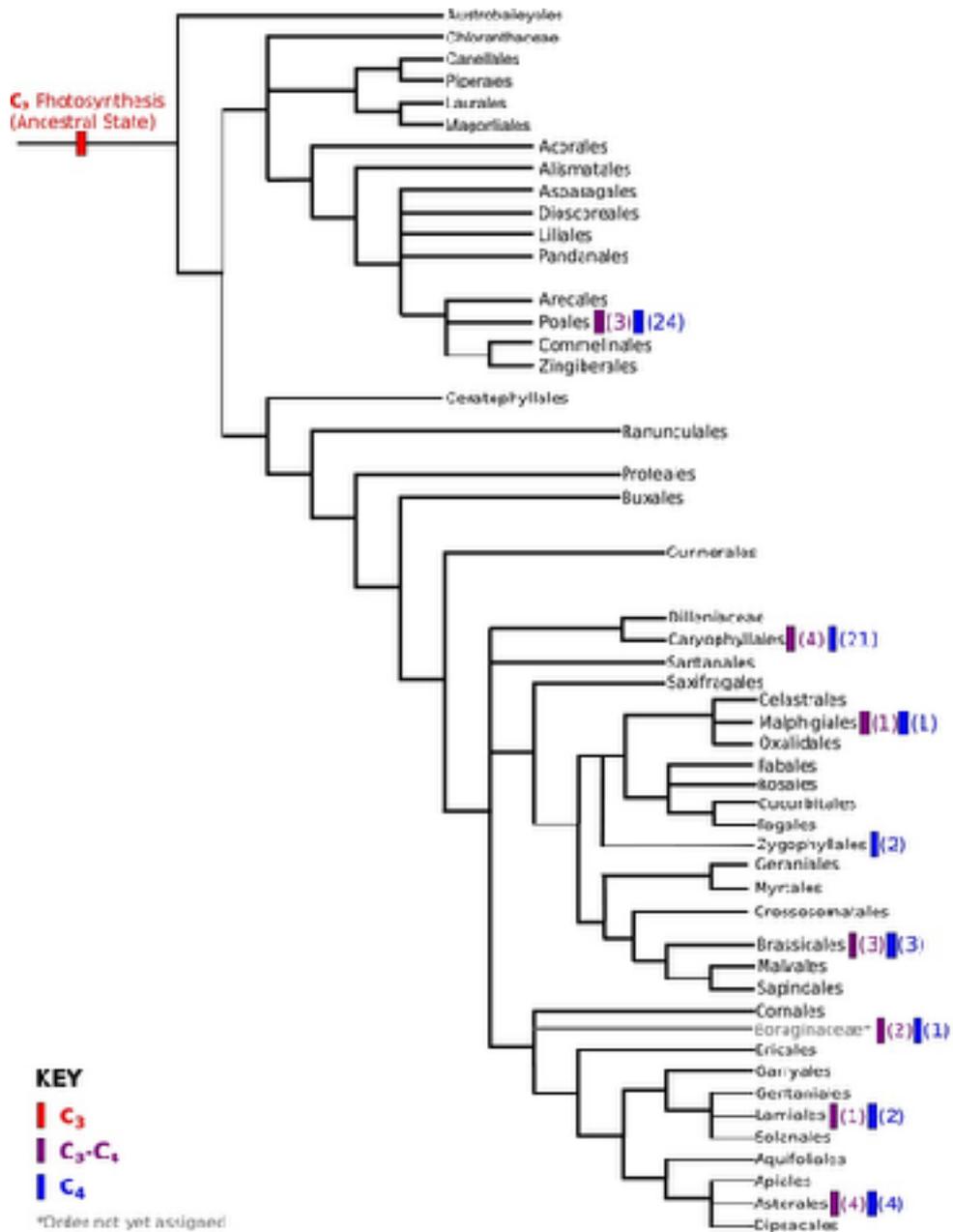
Se compariamo i prodotti che si formano dopo una breve esposizione a CO_2 radioattiva in una pianta che possiede solo il ciclo di Calvin (*Chlorella*, un'alga unicellulare) e in una pianta C_4 (canna da zucchero), noteremo che in *Chlorella* il primo prodotto fotosintetico che compare, già dopo un'esposizione brevissima alla CO_2 radioattiva è l'acido 3-fosfoglicerico.

Al contrario, nella canna da zucchero compaiono per primi gli acidi malico e aspartico.

Questi derivano dalla fissazione provvisoria della CO_2 ad opera della PEP carbossilasi.

Saccarosio e amido, i prodotti finali della fotosintesi compaiono notevolmente più tardi in entrambi i casi. Il comportamento di tutte le piante C_3 è simile a quello di *Chlorella*.







La via metabolica **C4**, o di **Hatch–Slack**, si è evoluta indipendentemente diverse volte. Le piante **C4** quindi non sono un clade monofiletico tra le piante.

Questa via metabolica si è evoluta, stando alle ultime evidenze, 62 volte diverse in 19 diverse famiglie di mono- e dicotiledoni.

Il nome di questa via metabolica deriva dal nome dei due ricercatori che nel 1966 ne chiarirono gli aspetti: Marshall Davidson Hatch, e Charles Roger Slack.

Il fatto di essersi evoluto diverse volte da piante C3, ha fatto sì che, nonostante la strategia rimanga la stessa in tutte le piante C4, vi siano diverse varianti.





Quali sono le piante C4?

Solo un numero ridotto delle 250.000 angiosperme sono piante C4.

Si trovano ad esempio tra le Poaceae e le Chaenopodiaceae, indicando una origine polifiletica, che è relativamente recente (10 milioni di anni fa...).

Le graminacee C4 sono in buona parte erbe tropicali (tra cui il “nostro” **mais**, **la canna da zucchero**, **il sorgo**, ma anche molte “malerbe” dei nostri campi...).

Le Chenopodiaceae C4 sono in gran parte piante che vivono sulle spiagge o nelle depressioni saline nei deserti e semideserti.



Canna da zucchero
Saccharum officinarum L.



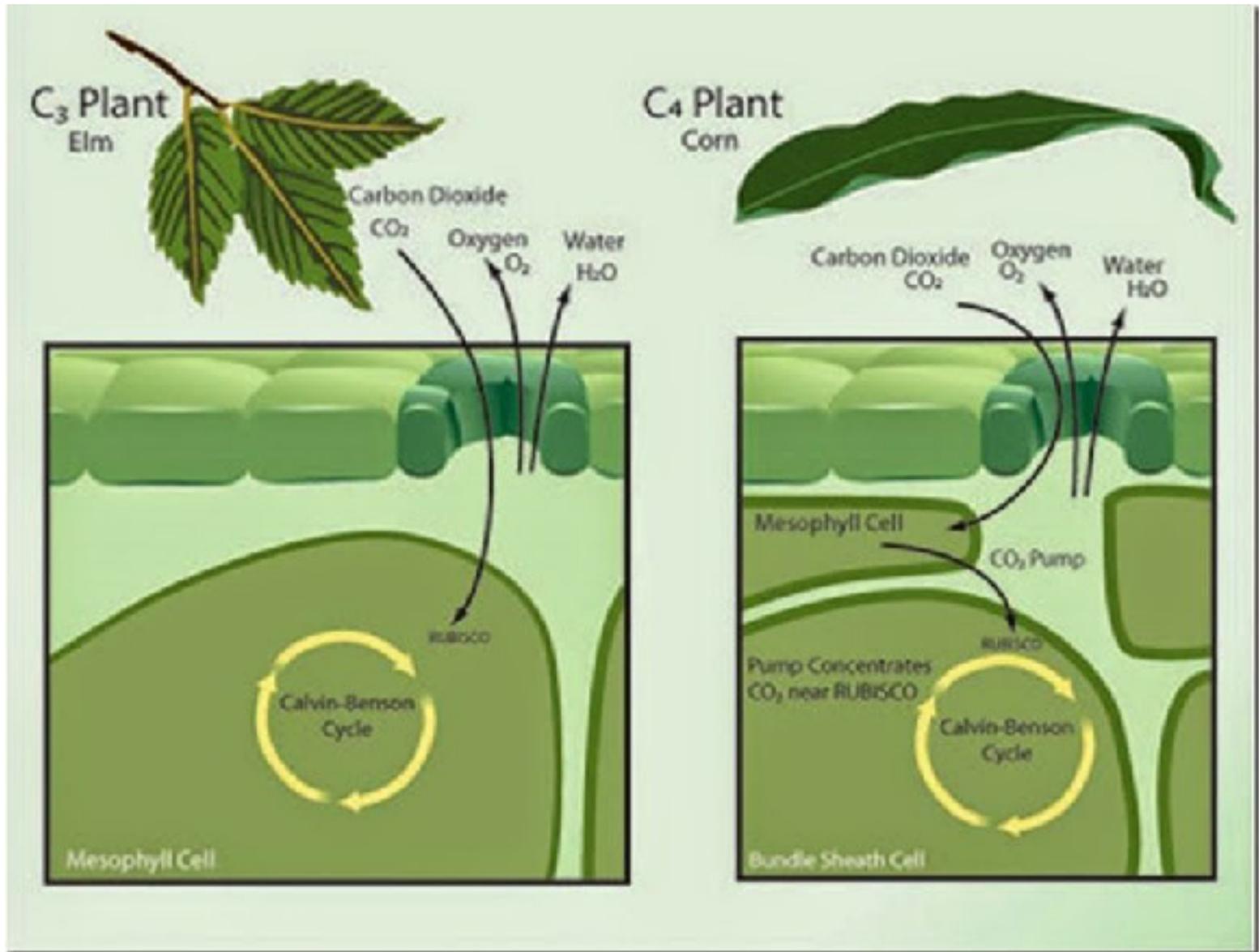


Nelle piante C4 si osserva un meccanismo che incrementa la pressione parziale della CO_2 in alcune cellule specializzate, in modo da ottimizzare l'attività carbossilasica della RuBisCO.

A monte del ciclo di Calvin compare infatti una precedente fissazione provvisoria di CO_2 , per opera di un enzima particolare (nelle cellule del mesofillo), cui segue (in un diverso distretto, le cellule della guaina del fascio) la fissazione definitiva di CO_2 .

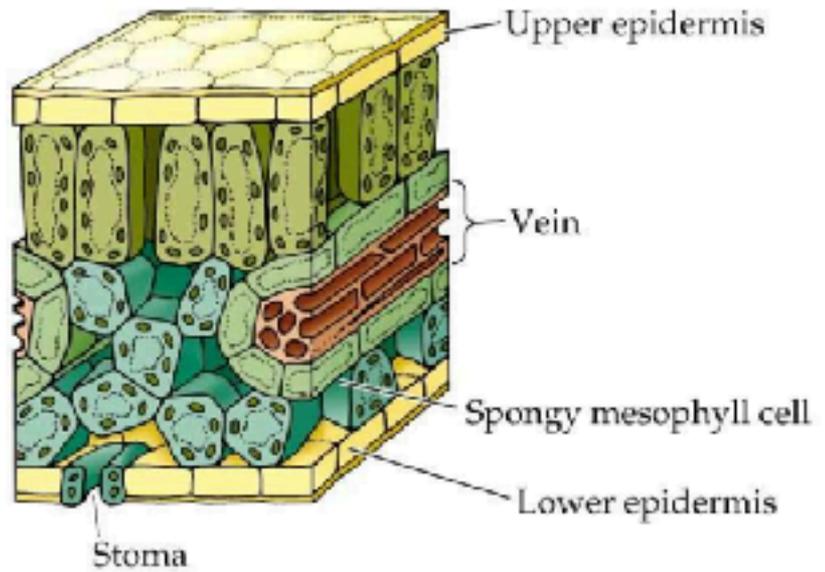
Il tutto avviene grazie ad una compartimentazione spaziale, in due tipi di cellule diverse, che sono anche provviste di cloroplasti con ultrastruttura diversa, e quindi con funzioni diverse.



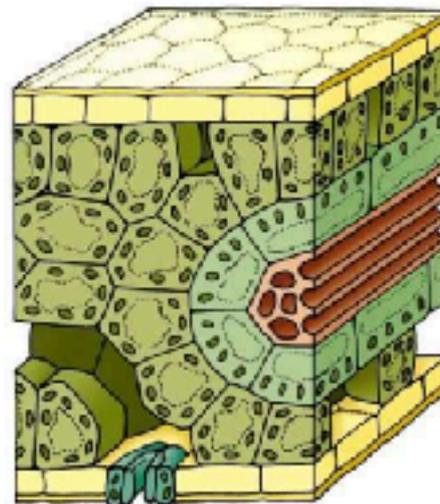




(a) Arrangement of cells in a C_3 leaf

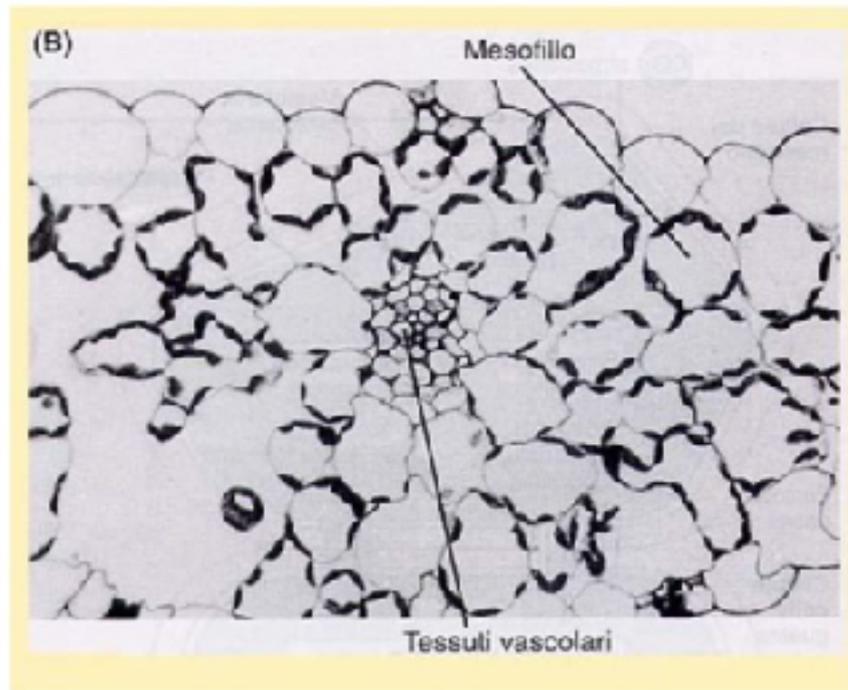


(b) Arrangement of cells in a C_4 leaf



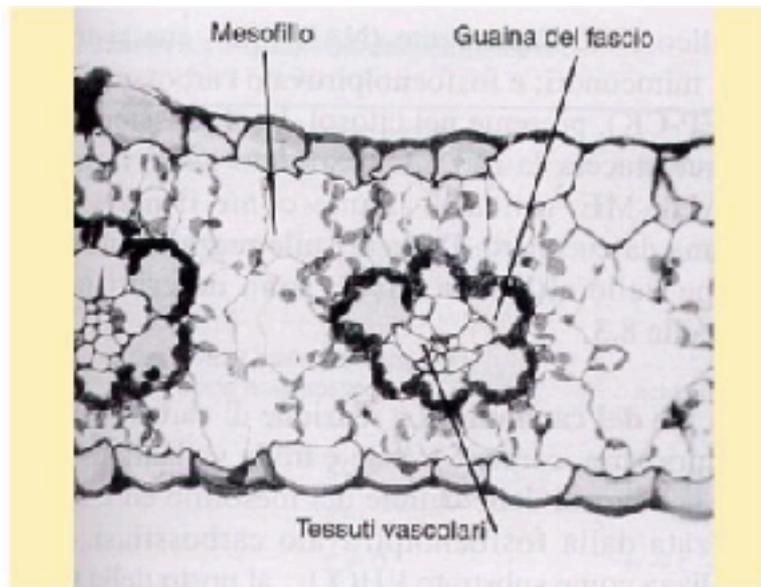
Anatomia Kranz





***Avena sativa* (C3)**





Zea mays (C4)
monocotiledone

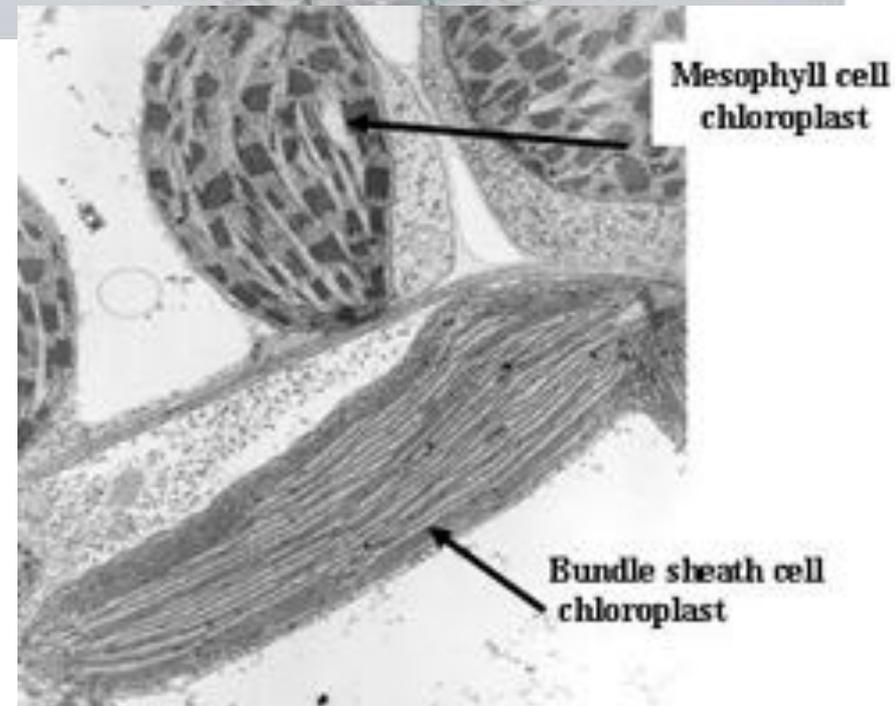


Gomphrena (C4)
dicotiledone



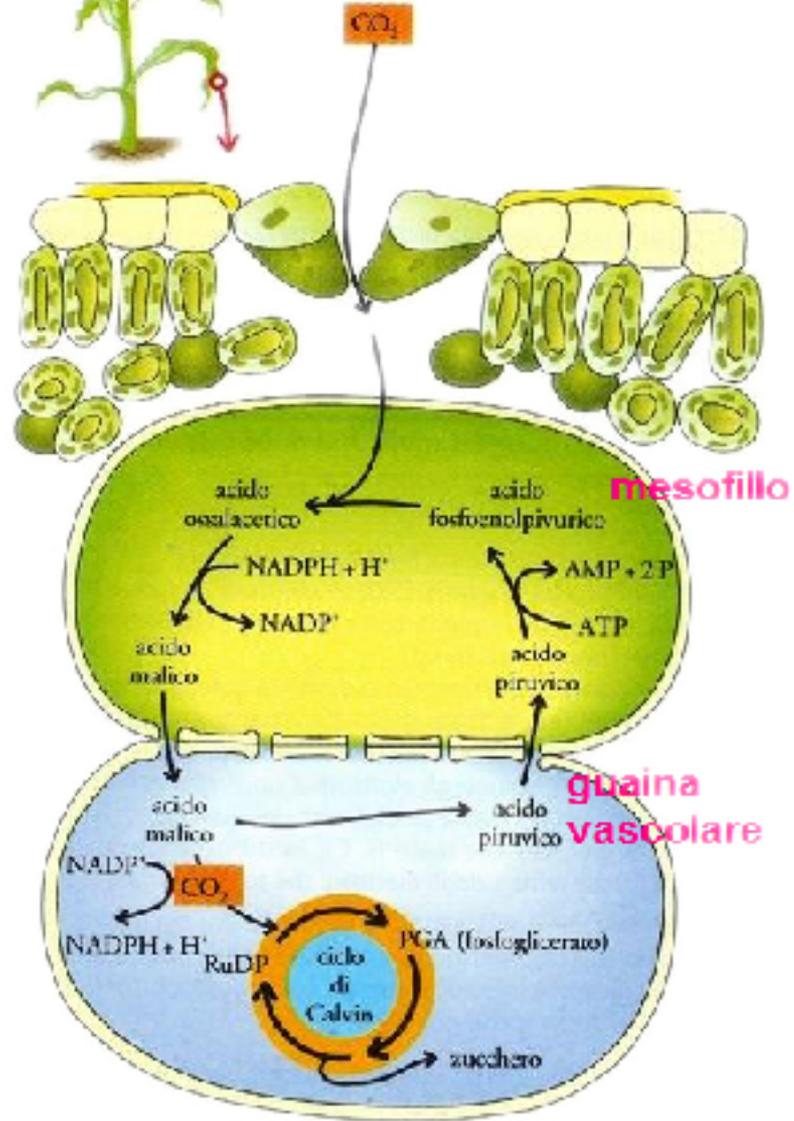


Le cellule della guaina del fascio contengono (spesso) cloroplasti senza grana e pieni di granuli d'amido. Questi cloroplasti non contengono il PS II (questo fotosistema è localizzato nei tilacoidi dei grana che qui mancano).





Serie di reazioni per la fissazione del carbonio nelle piante C4





**Il bello del mondo reale:
é QUASI sempre così, ma....**





Flaveria brownii
Asteraceae

Questa pianta è sia una C3 che una C4. A seconda della quantità di luce, si comporta più come una C3 o più come un C4. Questo dimostra che il passaggio da C3 a C4 non è troppo complesso, motivo per cui è avvenuto diverse volte nella storia evolutiva delle piante.





Un altro caso interessante è quello di *Suaeda* (*Borszczowia*) *aralocaspica*, una Amaranthacea che è nota per i deserti dell'Asia centrale.

In questa piante abbiamo fotosintesi C4 senza anatomia Kranz. Questo è un caso affascinante, in cui assistiamo a una compartimentazione all'interno della stessa cellula, anziché in cellule diverse.

Uno studio ha infatti evidenziato come i diversi enzimi coinvolti nella fotosintesi si distribuiscano in modo ineguale all'interno della stessa cellula. Inoltre, vi sono due diversi tipi di cloroplasti, e diversi organuli seguono la compartimentazione all'interno della cellula.



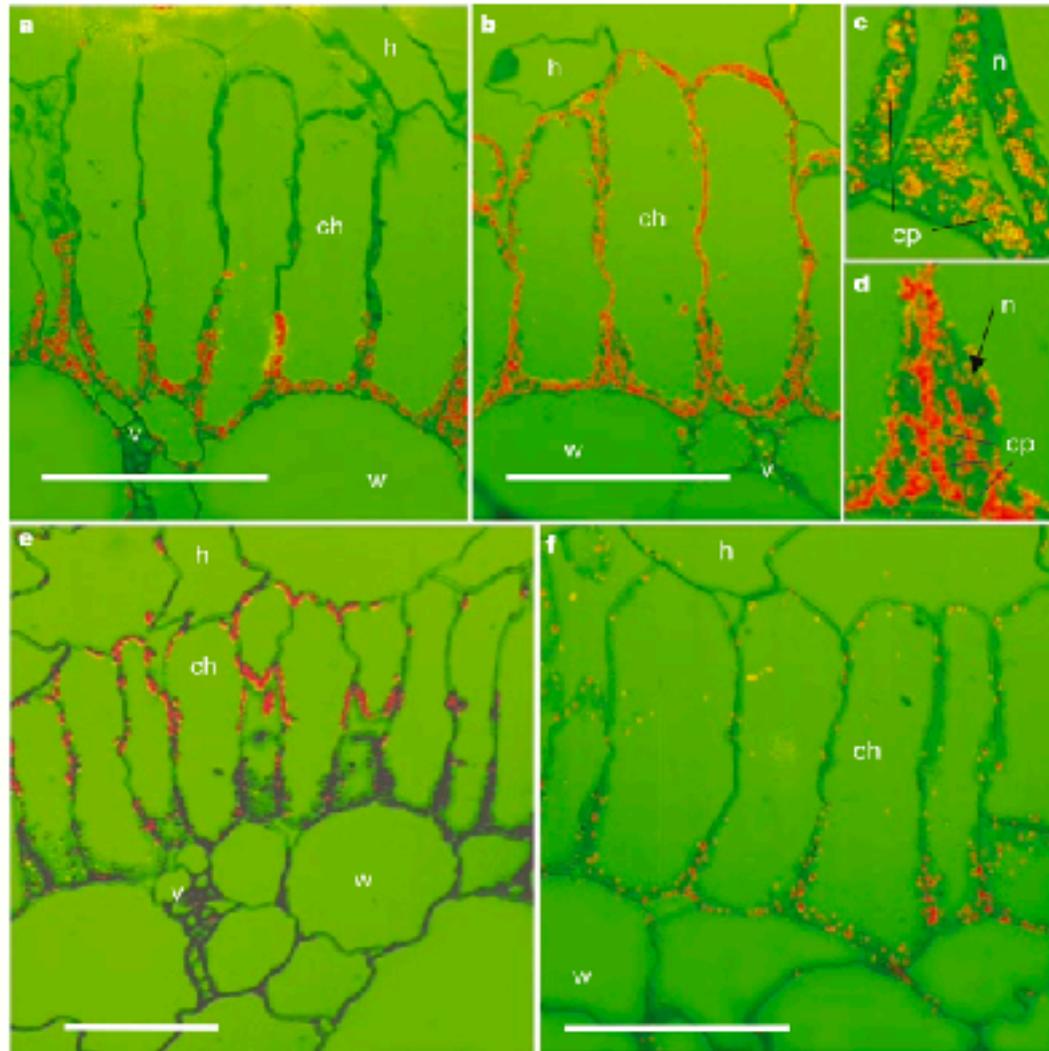


Figure 2 Immunolocalization of photosynthetic enzymes in leaves of *Berceaeae arefocaspica* by confocal laser scanning microscopy. Immunolocalization of Rubisco (a), PEP carboxylase (b), higher magnification showing Rubisco in chloroplasts in proximal end of cell (c), higher magnification showing PEP carboxylase in cytosol (d), pyruvate, Pi

dikinase (e) and NAD-malic enzyme (f). Red dots indicate where the enzyme is present. cp, chloroplast; ch, chlorenchyma cell; h, hypodermal cell; n, nucleus; v, vascular tissue; w, water storage cell. Scale bars, 50 μ m.





OOOK... ma....

Come funziona?



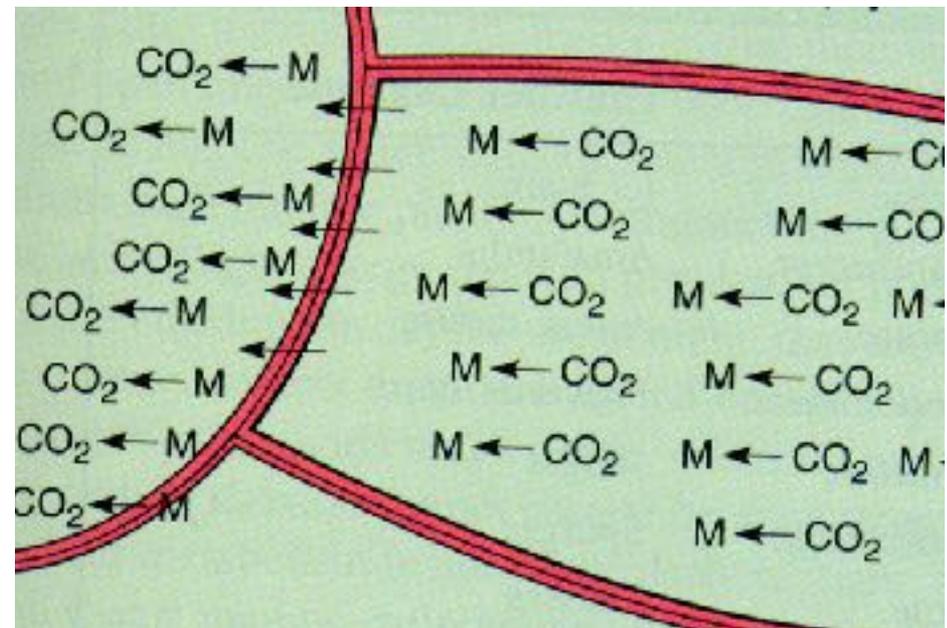


La fissazione provvisoria della CO_2 avviene nelle cellule del mesofillo per opera **dell'enzima PEP (fosfoenolpiruvato) carbossilasi**, che ha **altissima affinità per la CO_2 in forma di ione bicarbonato**; il substrato è il PEP (fosfoenolpiruvato).

L'acido ossalacetico che ne deriva viene ridotto ad acido malico e quest'ultimo viene trasportato nelle cellule della guaina, dove viene decarbossilato ad acido piruvico, liberando CO_2 .

Cellula del fascio

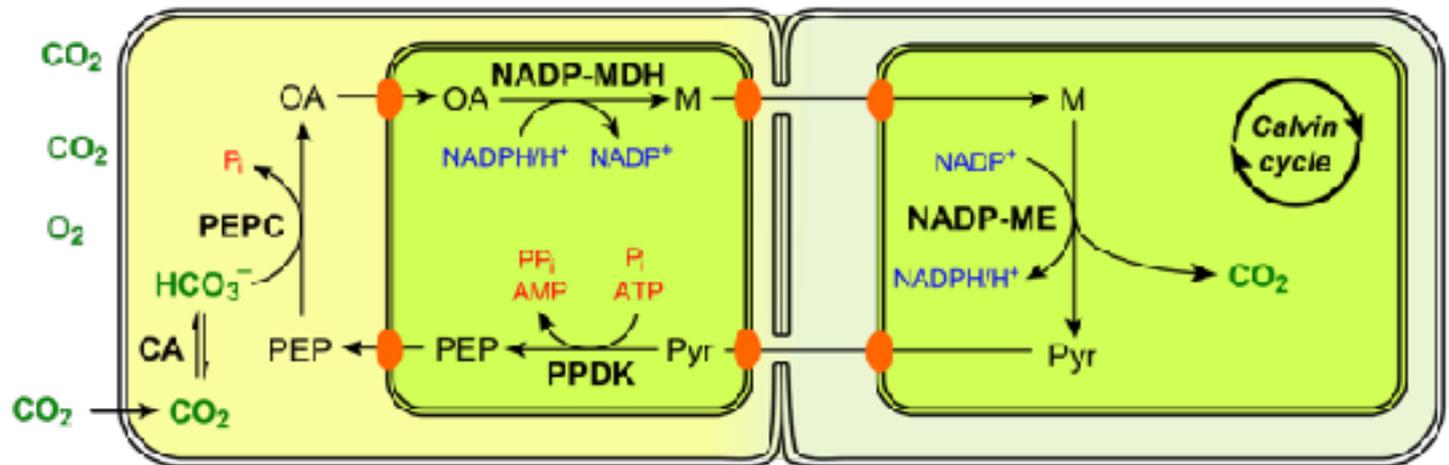
Cellula del mesofillo





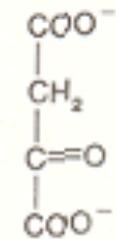
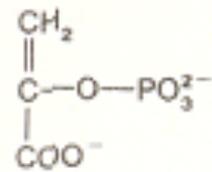
La CO_2 liberata all'interno delle cellule del fascio entra nel «normale» ciclo di Calvin: viene fissata sul ribulosio-1,5-bifosfato dando acido 3-fosfoglicerico ecc ecc.

L'acido piruvico derivato dalla decarbossilazione del malico viene riportato nelle cellule del mesofillo e lì ritrasformato in PEP attraverso una reazione che richiede 2 molecole di ATP.

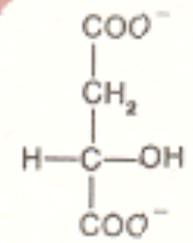
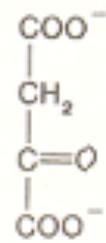




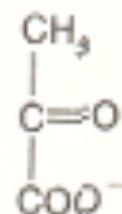
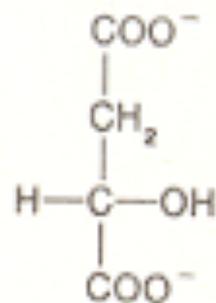
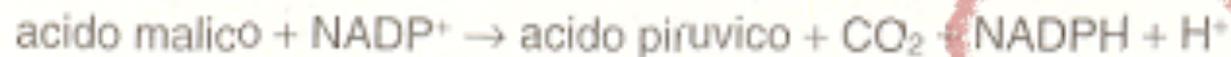
1. *Fosfoenolpiruvato carbossilasi*
acido fosfoenolpiruvico + $\text{HCO}_3^- \rightarrow$ acido ossalacetico + HOPO_3^{2-}



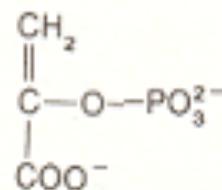
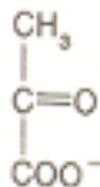
2. *NADP malico deidrogenasi*
acido ossalacetico + $\text{NADPH} + \text{H}^+ \rightarrow$ acido malico + NADP^+



4. *Enzima NADP malico*



Piruvato, ortofosfato dichinasi





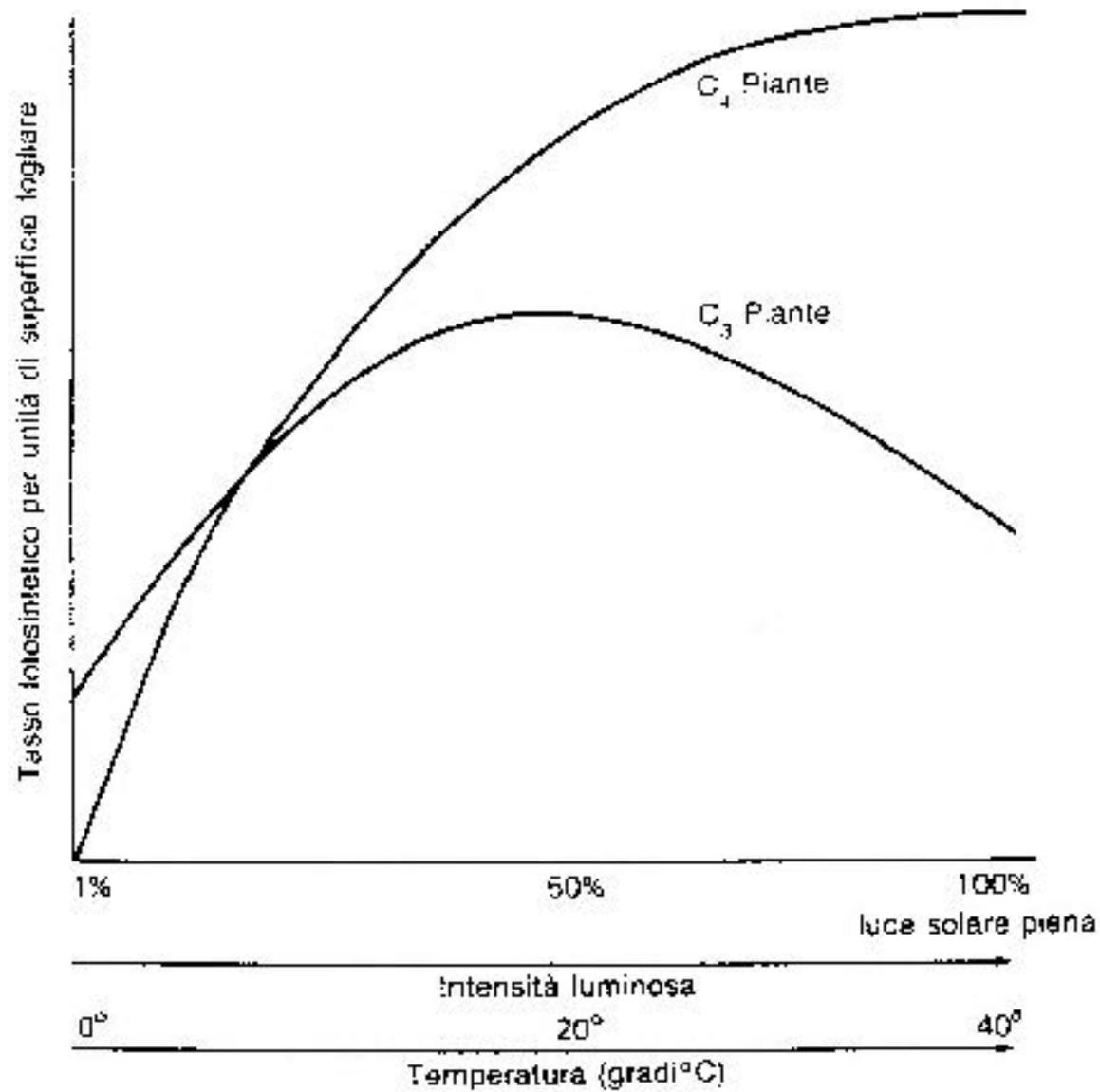
Questo processo, al completamento del ciclo che rigenera il PEP, consuma una molecola di ATP. Il NADPH viene speso nella conversione da ossalacetato a malato, ma viene rigenerato nella decarbossilazione del malato a piruvato.

Di conseguenza, le piante C4 “spendono” un ATP in più rispetto alle piante C3 per ciascun atomo di carbonio fissato.

Ne vale la pena? Nelle condizioni in cui la “spesa” energetica per rigenerare il RuDP è elevata, sì.

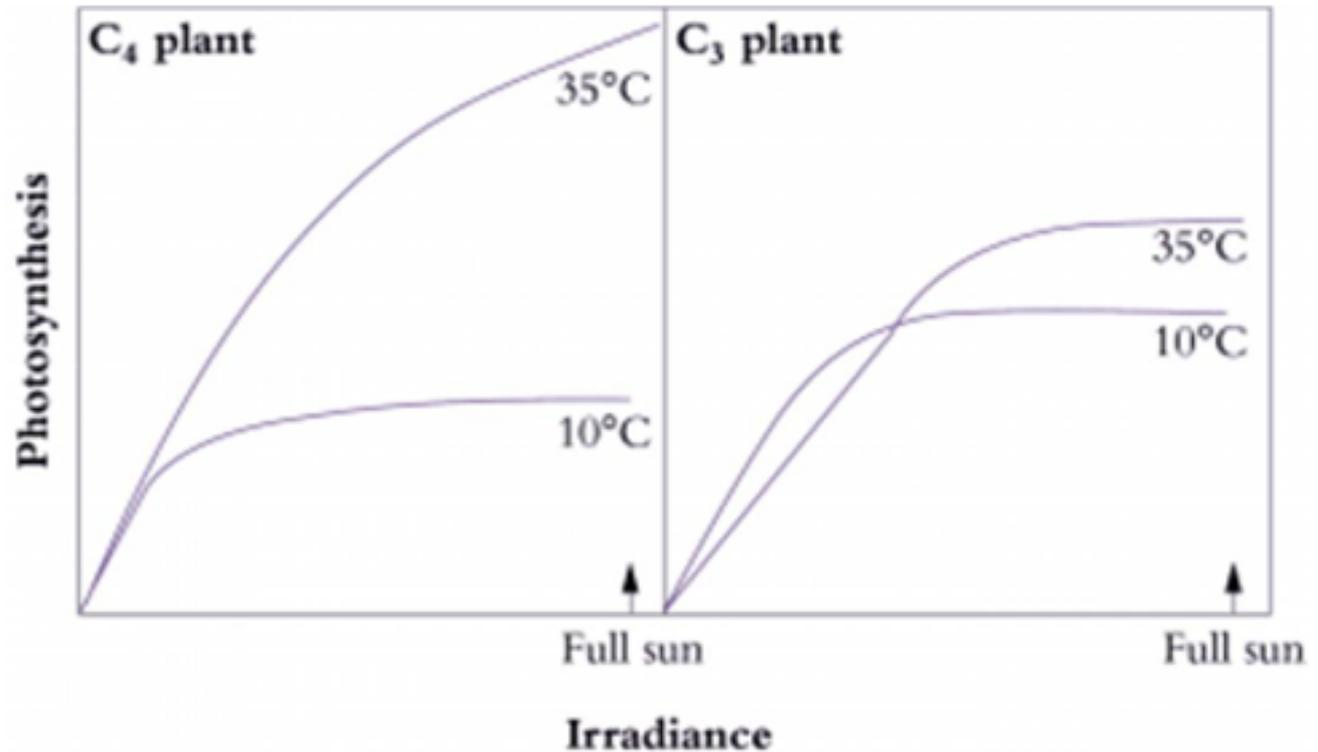
Infatti, le piante C4 cominciano a essere performanti quanto le C3 quando le temperature superano i 10°C, e stravincono la competizione a temperature superiori ai 20°C.







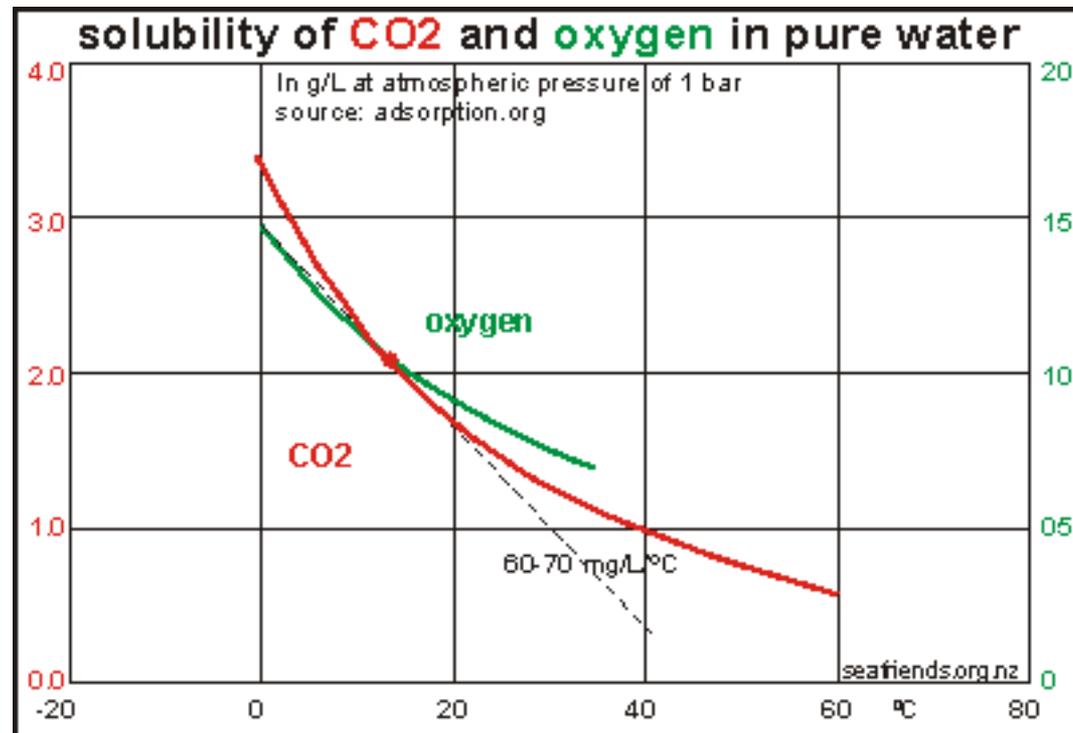
A temperature elevate le piante C4 sono molto più performanti delle C3. Queste sono invece più efficienti a basse temperature.





Questo a causa della ridotta solubilità dell'anidride carbonica, che decresce più rapidamente di quella dell'ossigeno, causando quindi un incremento della concentrazione relativa di quest'ultimo.

Questa è anche incrementata dalla aumentata velocità della fase luminosa della fotosintesi con la temperatura.





In conclusione, nelle piante C_4 la formazione di sostanze organiche da CO_2 avviene esattamente come nelle altre piante: essa è però preceduta da una fissazione provvisoria di CO_2 sotto forma di acidi organici, che vengono scambiati tra due tipi cellulari diversi: le cellule del mesofillo e le cellule della guaina.

Le piante C_4 hanno il problema del costo di rigenerare l'acido fosfoenolpiruvico partendo dall'acido piruvico. Questo le fa consumare più ATP delle C_3 a parità di numero di carboidrati sintetizzati. Come risultato, la fotosintesi C_4 è competitiva solo in ambienti caldi e luminosi o nelle stagioni caratterizzate da questa combinazione di condizioni (per es. la nostra estate).





L'acido malico è praticamente un veicolo per trasportare la CO_2 nelle cellule della guaina del fascio concentrandola in quest'ultime.

Questo trasporto è facilitato dai numerosissimi plasmodesmi che collegano le due tipologie di cellule. Una volta liberata dal suo veicolo in seguito alla decarbossilazione la CO_2 non può più tornare indietro in quanto le cellule della guaina del fascio sono pochissimo permeabili alla CO_2 grazie alla parete suberificata.

In questo modo si crea all'interno della cellula della guaina un ambiente ad alta concentrazione di CO_2 , **favorendo l'attività carbossilasica della RuBisCO e inibendo quella ossigenasica.** In altre parole si crea un microambiente ideale per favorire la fotosintesi e inibire la fotorespirazione.





Le condizioni di “paradiso fotosintetico” delle cellule della guaina vengono ulteriormente esaltate dall’assenza del fotosistema II a livello dei cloroplasti delle cellule della guaina. Inoltre la presenza di perossisomi fa sì che l’anidride carbonica persa per fotorespirazione possa essere subito ricatturata prima che raggiunga gli stomi.

Questo grazie all’enzima PEP carbossilasi che lavora efficientemente anche a basse concentrazioni di substrato.





Le C_4 permettono anche un discreto risparmio di acqua. Questo perchè **l'enzima PEP carbossilasi è molto efficiente, e mantiene la concentrazione della CO_2 molto bassa negli spazi intercellulari** durante il giorno – più bassa che nelle piante C_3 .

Si crea così un gradiente di concentrazione della CO_2 tra aria esterna e spazi intercellulari della foglia particolarmente ripido, che consente una più rapida entrata della CO_2 negli stomi. Una pianta C_4 con stomi parzialmente chiusi può fotosintetizzare alla stessa velocità di una C_3 con stomi completamente aperti ed evitare perdite eccessive di H_2O .

L'uso altamente economico della CO_2 fatto dalle piante C_4 è dimostrato anche dal punto di compensazione per la CO_2 che in queste piante si avvicina a zero. Invece nelle C_3 la fotosintesi netta si annulla quando la concentrazione per la CO_2 è scesa al 10-20% rispetto a quella normale dell'atmosfera.





Il fatto che il metabolismo C4 si sia evoluto più volte nella storia delle angiosperme ha fatto sì che si sviluppassero diverse varianti, che differiscono principalmente per:

A) La natura del composto a 4 atomi di carbonio che fa da *carrier* per la CO₂ (**acido malico o aspartico**), e del composto a 3 atomi di carbonio che torna alle cellule del mesofillo (**piruvato o alanina**)

B) L'enzima che catalizza la decarbossilazione nelle cellule della guaina del fascio.

Inoltre, vi sono delle varianti intermedie.

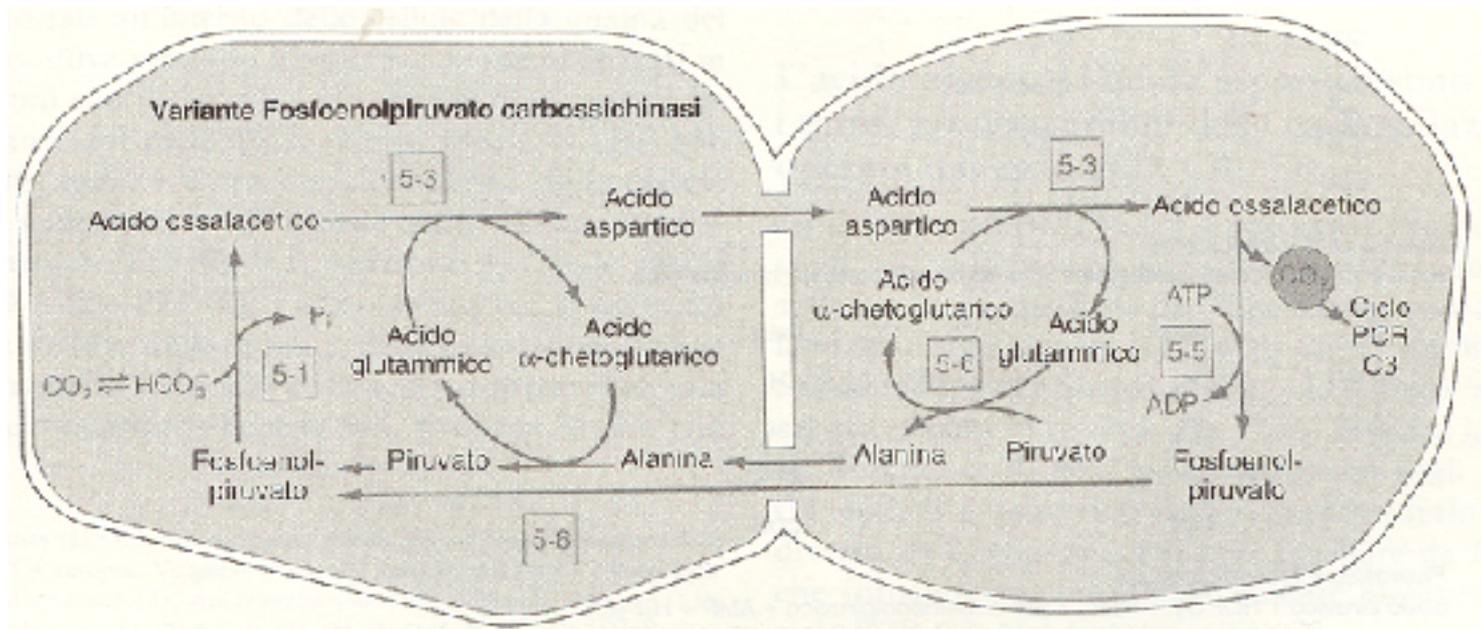
La tipologia di metabolismo C4 fino a ora vista è quella probabilmente più diffusa, in cui il carrier è l'acido malico, e l'enzima che catalizza la reazione di decarbossilazione è una **malato deidrogenasi (enzima NADP-malico)**.





Tipo PEPCK

In questo caso l'enzima coinvolto è la **fosfoenolpiruvato carbossichinasi**. Il carrier è l'acido aspartico, che viene convertito in ossalacetato, poi decarbossilato nel citosol delle cellule della guaina del fascio con consumo di ATP.





Tuttavia, come spesso in natura, la cose non sono così “semplici”.

Recenti studi hanno posto l’ipotesi che la terza “via”, quella che è contraddistinta dalla PEPCK, non sia mai presente come unica via metabolica C4, ma sia sempre accoppiata a una delle altre due, quale via supplementare per la decarbossilazione dell’ossalacetato nelle cellule della guaina del fascio. In diverse specie, questa via supplementare può essere completamente assente, o presente a vario grado.

Di fatto quindi, le classiche tre vie metaboliche C4 dovrebbero essere ridotte a due, con un ulteriore metabolismo supplementare che può andare a supportarle a vario grado in diverse specie.



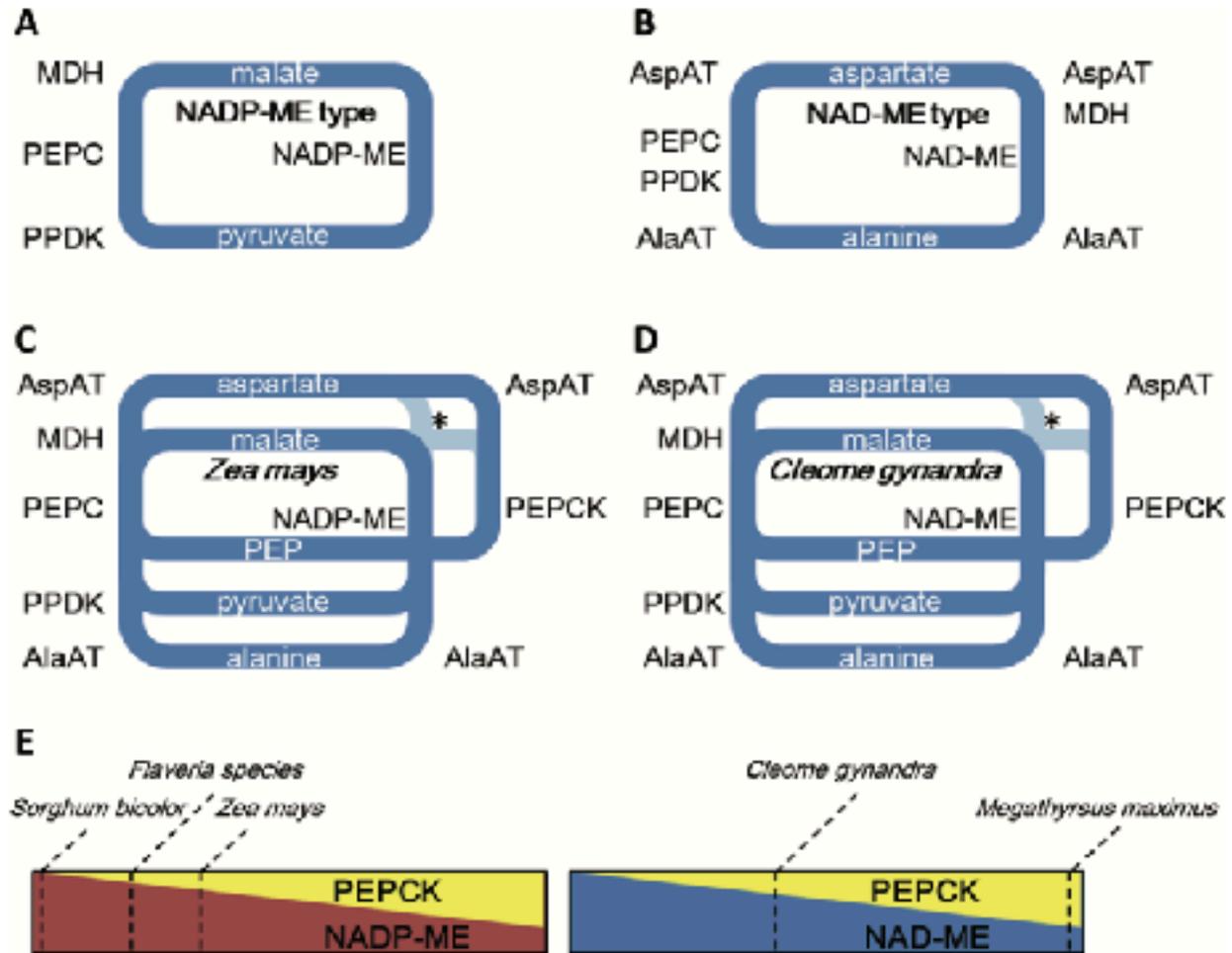


Fig. 8. Textbook pathways (A, B) in comparison with the situation in the plant (C, D) for the NADP-ME type (A, C) and the NAD-ME type (B, D). Asterisks indicate where it is not clear whether the circles are also connected at this point by Asp aminotransferase and MDH. The C_4 cycles have to be rewritten as branched cycles that split at the position of C_4 transfer acid into aspartate and malate and at the position of C_3 transfer acid into pyruvate, alanine, and (for PEPCK-using species) PEP. The proportions of different transfer acids probably vary with changing environmental conditions: for example, light for malate reduction or nitrogen availability for amino acids as transfer acids. (E) Contribution of PEPCK to malic enzyme activity in five different C_4 species. AlaAT, alanine aminotransferase; AspAT, aspartate aminotransferase; MAL, malate; MDH, malate dehydrogenase; NADP-ME, NADP-malic enzyme; PEP, phosphoenolpyruvate; PEPC, phosphoenolpyruvate carboxylase; PEPCK, phosphoenolpyruvate carboxykinase; PPDK, pyruvate phosphate dikinase.



Sorghum bicolor (L.) Moench
Poaceae

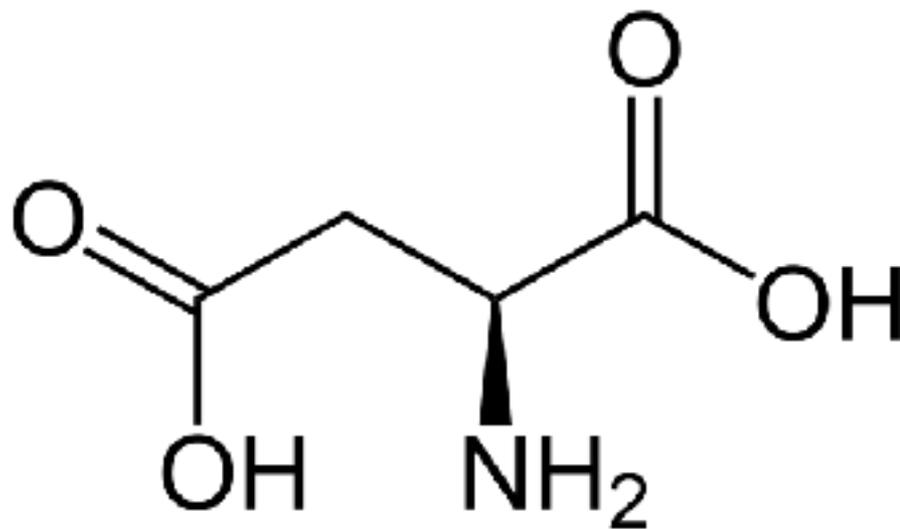
Coltivato anche in Italia come
alimento per il bestiame. Nei
paesi in via di sviluppo usato
per l'alimentazione umana



Megathyrsus maximus (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L.Jacobs
Poaceae

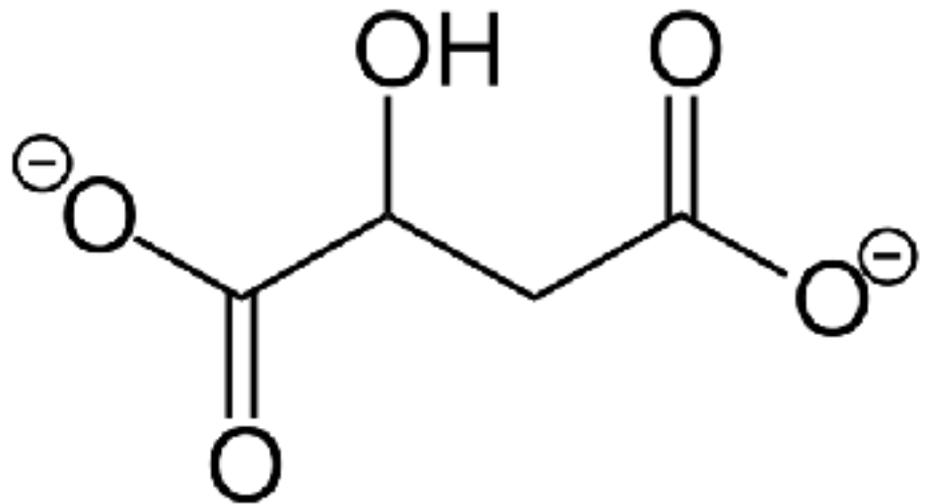
Pianta erbacea perenne dei climi caldi e secchi, nativa del
continente africano





Acido aspartico

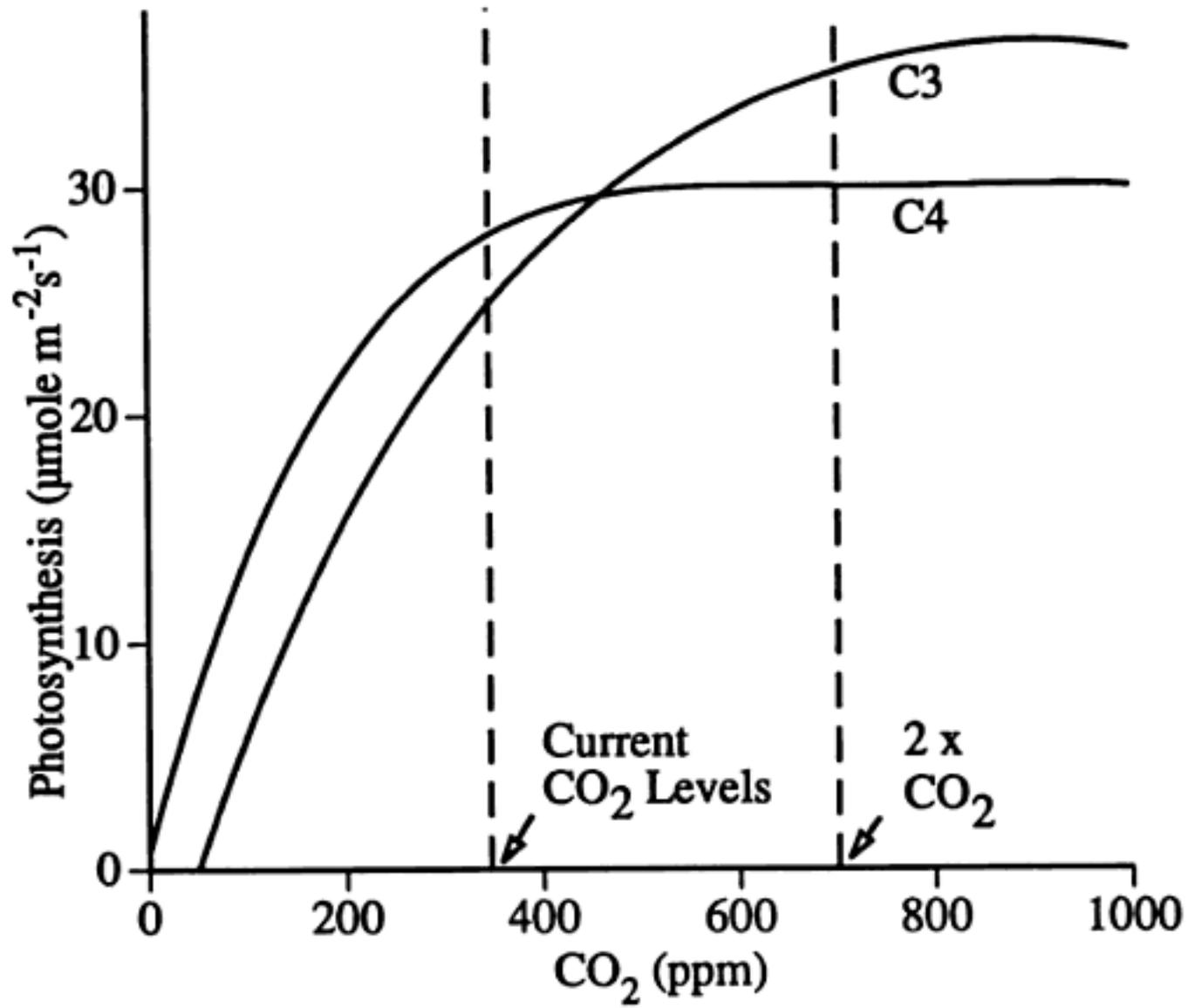
Malato





Effetto del cambiamento climatico sulle piante C3 e C4







Diversi studi hanno messo in evidenza che un aumento della concentrazione di anidride carbonica in atmosfera favorisce maggiormente le piante C3 rispetto alle C4. Questo avviene come conseguenza della presenza stessa dei metabolismi di trasporto della anidride carbonica, che oltre una certa soglia raggiungono una velocità massima, che non può essere superata.

Quindi, considerato che un aumento di temperatura favorisce le C4, e un aumento di CO₂ favorisce le C3, quale potrebbe essere lo scenario futuro?

Obiettivamente difficile fare ipotesi, anche se l'aumento della CO₂ in atmosfera è stato enorme, circa il 30% negli ultimi 50 anni.

Tuttavia, i ricercatori scommettono molto sull'efficienza del metabolismo C4....



Riso.... C4?

Il riso (*Oryza sativa*, con tutte le sue varietà coltivate) è una pianta C3.

Tuttavia, essendo il riso la principale fonte di calorie per una enorme fetta della popolazione mondiale, un aumento della produttività per ettaro conseguente a una aumentata efficienza fotosintetica sarebbe una panacea per la fame nel mondo. Attualmente in Asia circa 600 milioni di persone sono a rischio malnutrizione, e la popolazione totale dell'Asia è destinata a aumentare di circa 1,5 miliardi da qui al 2050.

Per questo motivo, i ricercatori stanno analizzando la possibilità di indurre in un cultivar di riso delle modificazioni che portino a una anatomia Kranz, e all'evoluzione di un metabolismo C4, che nelle condizioni ottimali rende le piante fotosinteticamente più efficienti di circa il 50% (un miglioramento della produttività per ettaro sufficiente a risolvere i problemi alimentari dell'Asia da qui al 2050).



Oryza sativa L.
Poaceae





Fotosintesi nelle piante CAM





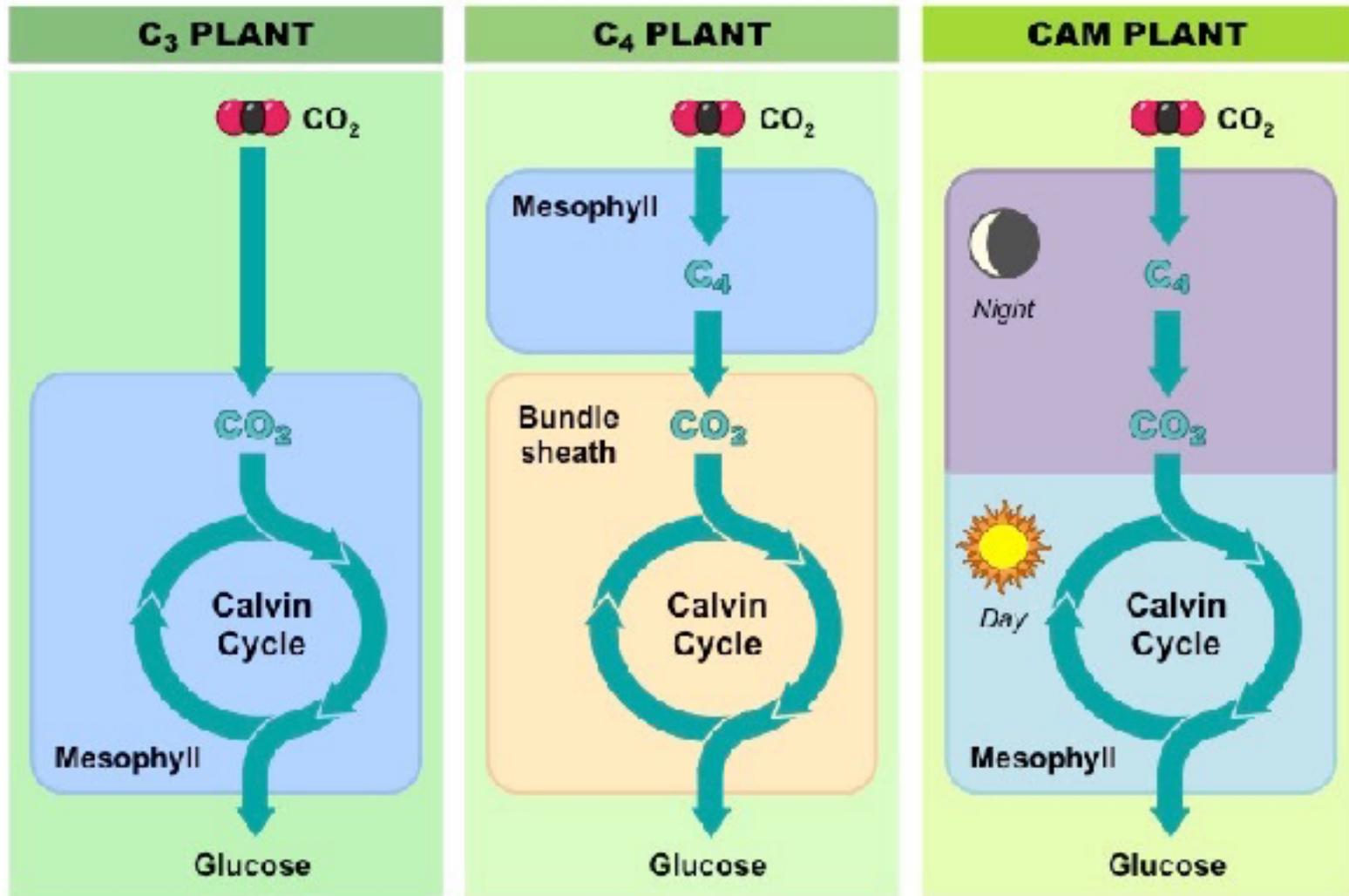
Piante CAM

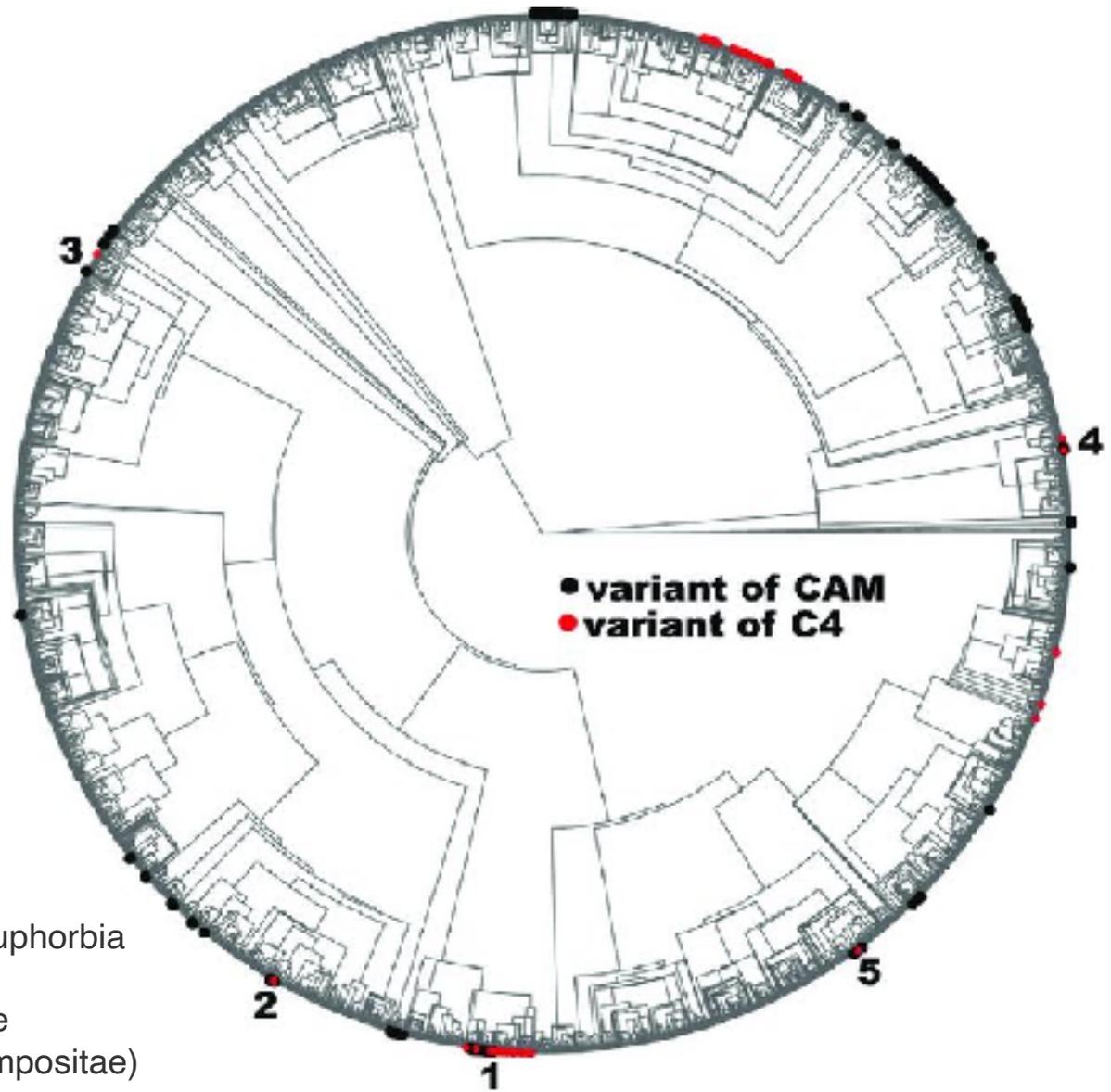
Un altro gruppo di specie che fissano CO_2 in modo provvisorio è costituito dalle piante CAM (**C**rassulacean **A**cid **M**etabolism = Metabolismo Acido delle Crassulacee).

Mentre le piante C4 sono circa il 3% del totale delle piante vascolari, le CAM sono circa il 6%.

Sono praticamente delle C4 che “non ce l’hanno fatta”, perché hanno un metabolismo C4, ma non la separazione spaziale. Infatti, sia la cattura della CO_2 in forma di malato che la sua decarbossilazione avvengono nelle cellule del mesofillo, e manca l’anatomia Kranz.







- (1) Caryophyllales
- (2) Chamaesyce/Euphorbia
- (3) Brassicales
- (4) Hydrocharitaceae
- (5) Asteroideae (Compositae)





Tra le piante CAM più note troviamo:

- le tipiche piante succulente della famiglia delle **Crassulaceae**, adattate a vivere in ambienti aridi, anche di casa nostra;
- le **Cactacee**;
- piante epifite (es. **Bromeliaceae**) delle foreste tropicali, tra cui qualche felce, e la mitica *Welwitschia*.

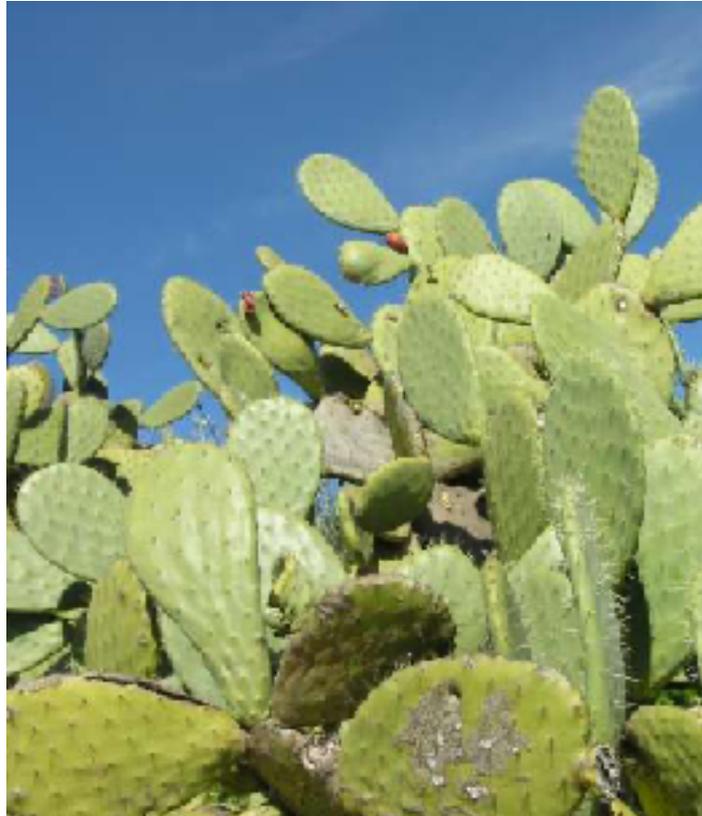
Si noti che mentre le C4 sono tutte angiosperme, le CAM sono anche gimnosperme, isoete e felci



Sedum album L.
Crassulaceae



Opuntia ficus-indica (L.) Mill.
Cactaceae



Ananas comosus (L.) Merr.
Bromeliaceae



Welwitschia mirabilis Hook.f.
Welwitschiaceae





Le piante CAM separano nettamente nel tempo il momento dell'entrata della CO_2 nella foglia da quello della sua fissazione nel ciclo di Calvin.

Il funzionamento è relativamente semplice:

Di notte esse aprono gli stomi, fanno entrare la CO_2 e la fissano in modo analogo alle C_4 formando acidi organici a 4 atomi di C (tipicamente acido malico).

Di giorno esse tengono gli stomi chiusi (tanto ormai la CO_2 è stata assorbita e immobilizzata negli acidi organici) e decarbossilano gli acidi generati durante la notte liberando nuovamente la CO_2 . Questa viene ora fissata normalmente attraverso la RuBisCO nel ciclo di Calvin.



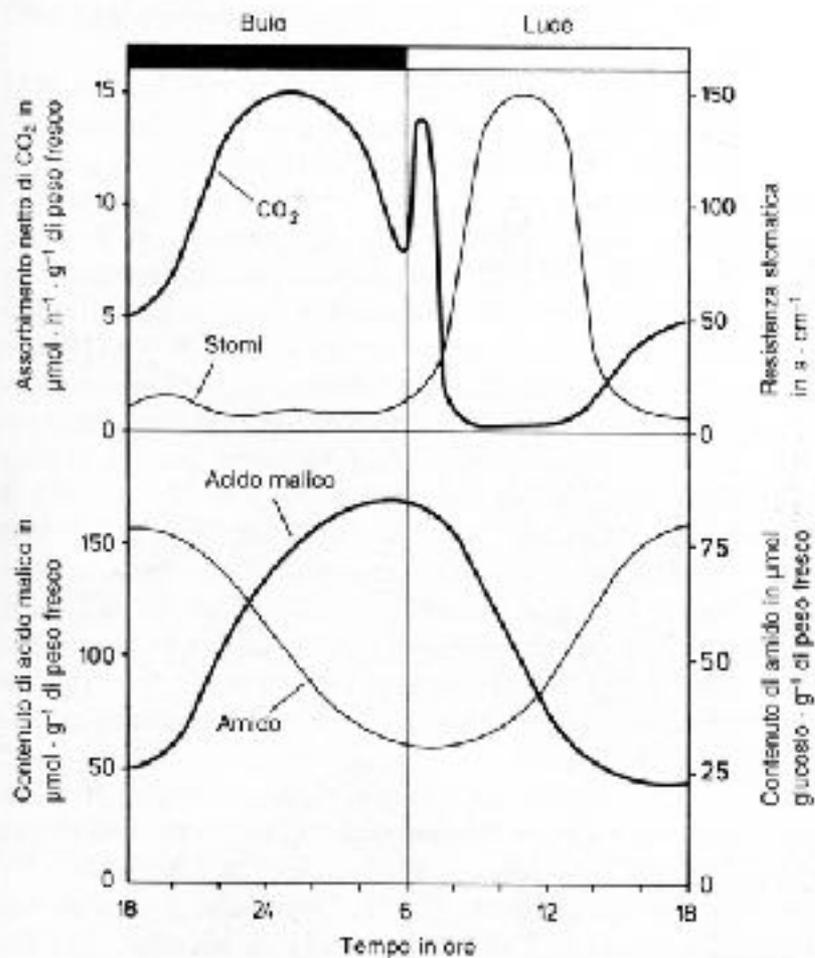


Nei periodi aridi, questa variante della fotosintesi normale consente alle piante CAM di tenere gli stomi aperti solo di notte quando la temperatura è più bassa e chiuderli di giorno quando il pericolo di andare in deficit d'acqua sarebbe maggiore.

La “politica” fotosintetica delle CAM cerca di ottenere un risparmio d'acqua attraverso una fissazione provvisoria della CO_2 .

Nelle piante CAM la pre-fissazione e la fissazione vera e propria avvengono in un solo tipo cellulare, ma in due momenti diversi, la notte e il giorno.





Andamento di alcuni tipici fenomeni del metabolismo degli acidi carbossilici nelle *Crassulaceae* durante il ciclo notte-giorno. In alto: assorbimento netto di CO_2 nelle foglie e resistenza stomatica alla diffusione. In basso: contenuto in acido malico e in amido nelle foglie. I valori indicati corrispondono a valori medi che possono variare molto secondo le specie e le condizioni esterne.





Distretto fondamentale dell'accumulo è il **grande vacuolo vegetativo**. L'ingresso di malato avviene progressivamente contro un gradiente sempre più pronunciato, quindi richiede consumo di energia (ATP). L'efflusso durante il giorno è ad opera di acido malico indissociato (per le alte concentrazioni intravacuolari), dal vacuolo verso il citoplasma, dove l'acido malico viene decarbossilato.

Il funzionamento del metabolismo CAM si basa su una regolazione negativa della PEP-carbossilasi, enzima che viene inibito (*=non riesce a lavorare*) dall'acido malico, una molecola del quale si lega alla catena proteica, modificandone la struttura terziaria. Questo inibisce la fissazione della CO_2 da parte della PEP-carbossilasi, eliminando la possibilità che la PEP-carbossilasi citoplasmatica leghi la CO_2 al posto della RUBISCO plastidiale.

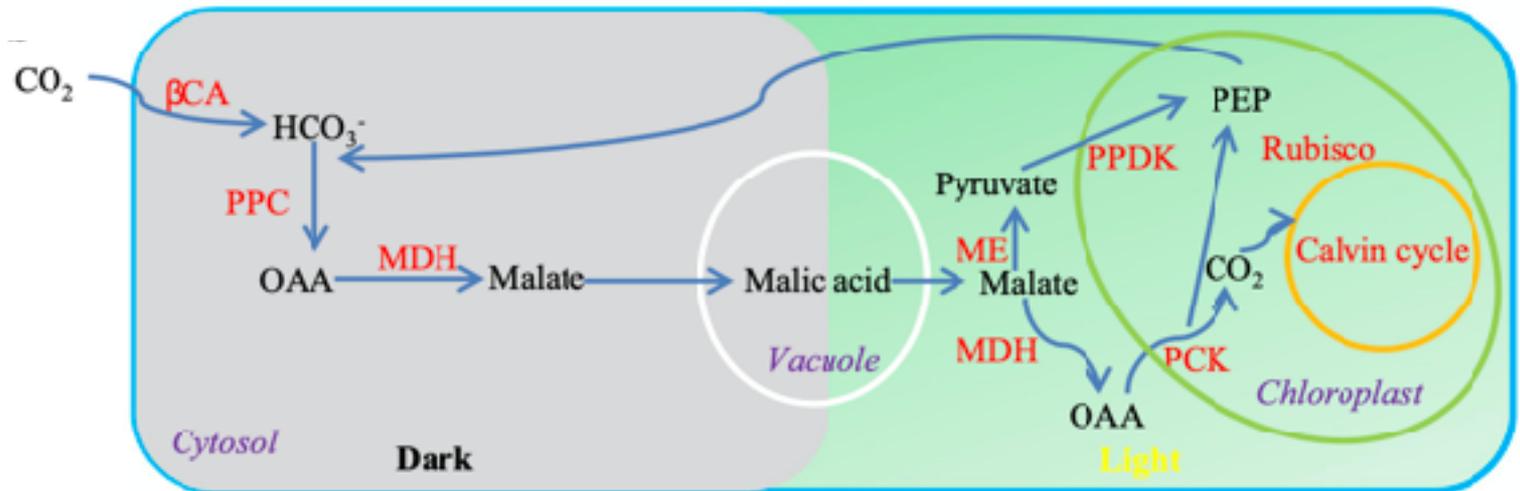


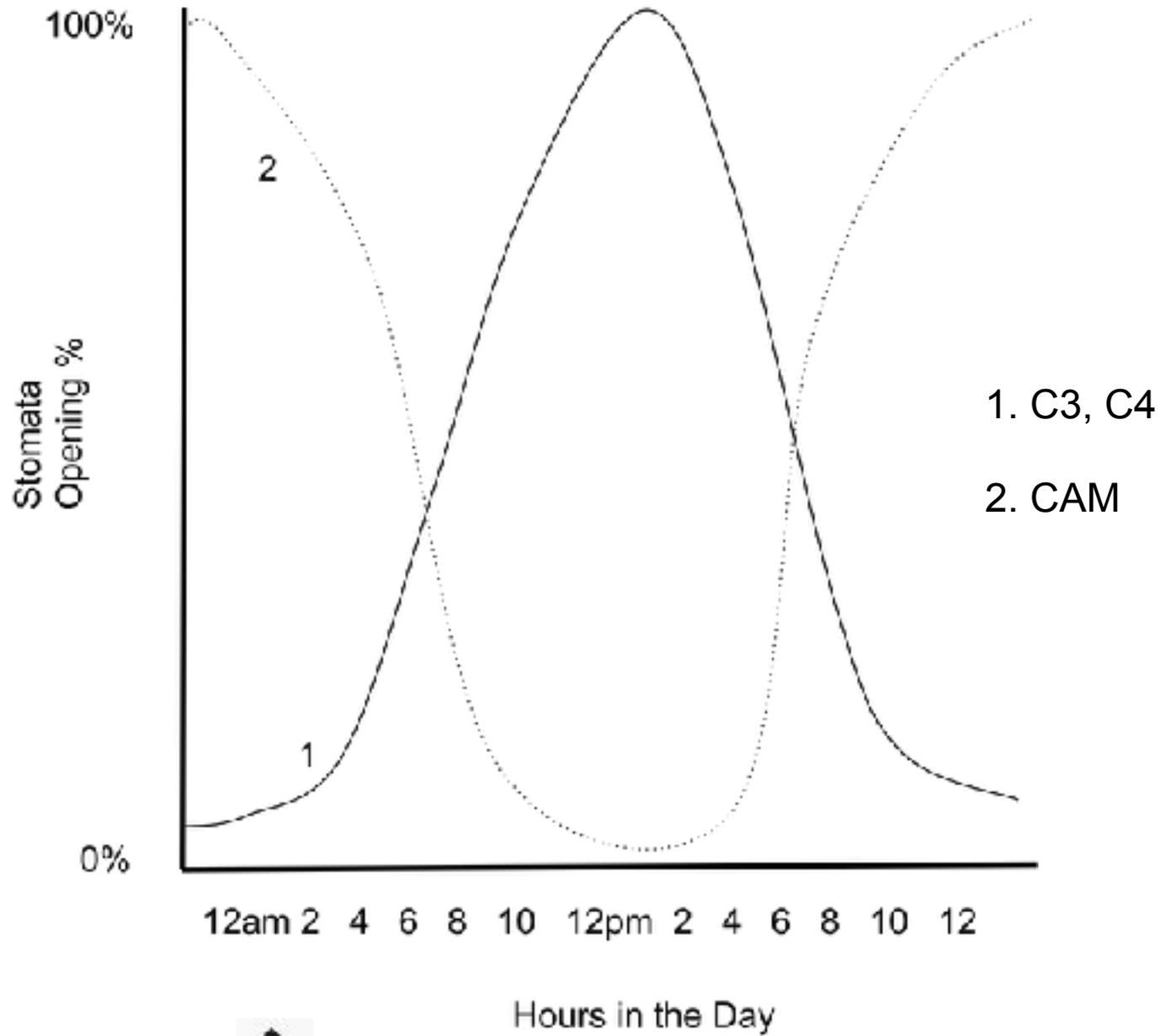


Il rilascio della CO₂ dal malato può avvenire o tramite la malato deidrogenasi (enzima NADP-malico), o tramite le fosfoenol-piruvato carbossichinasi (PEPCK).

Inoltre, a seconda dello stato di idratazione, sembra che la regolazione dell'azione del PEPCK vari durante il giorno.

Di certo, i due meccanismi di decarbossilazione possono lavorare contemporaneamente nelle piante CAM.







Due aspetti chiave del metabolismo CAM:

- (i) L'apertura degli stomi è regolata (anche) dalla concentrazione parziale interna della CO_2 , che dipende da questa attività enzimatica particolare. Di notte gli stomi stanno aperti per il forte consumo della CO_2 interna per opera della PEP-carbossilasi, di giorno stanno chiusi perché c'è CO_2 a sufficienza.
- (ii) L'elevata concentrazione di malato a livello vacuolare di notte determina un incremento della pressione osmotica, che si accompagna di conseguenza ad una aumentata efficienza di assorbimento radicale: la pianta riesce a recuperare più acqua, proprio quando l'ambiente offre eventuali fenomeni di condensa sulla superficie del terreno.



Metabolismo fotosintetico e consumo d'acqua.

Alcuni dati riguardanti l'economia dell'acqua e del carbonio nel corso della fotosintesi delle piante C_3 , C_4 e CAM (da C. BLACK). Il quoziente di traspirazione indica quanti g d'acqua vengono perduti quando viene assorbito dall'atmosfera e assimilato mediante la fotosintesi 1 g di carbonio.

	C_3	C_4	CAM
Quoziente di traspirazione in $g\ H_2O \cdot g^{-1}$ di C	Da 450 a 950	Da 250 a 350	Da 18 a 100 (per la fissazione di CO_2 durante la notte) Da 150 a 600 (per la fissazione di CO_2 durante il giorno)
Velocità massima della fotosintesi netta in $mg\ CO_2 \cdot m^{-2}$ di sup. fogliare s^{-1}	Da 0,41 a 1,10	Da 1,1 a 2,2	Da 0,027 a 0,360
Velocità massima dell'aumento di sostanza secca in $g \cdot m^{-2}$ di sup. fogliare d^{-1}	Da 50 a 200	Da 400 a 500	Da 1,5 a 1,8





Le specie con metabolismo CAM sono specie adattate a condizioni di forte stress idrico, sia esso permanente, come nei deserti, o periodi, come in tutti quegli ambienti ove a periodi di relativa abbondanza d'acqua si alternano periodi di aridità intensa.

Si pensi anche a molte specie epilitiche, dove l'acqua non permane nel substrato.

Queste specie sono contraddistinte anche da adattamenti morfologici per resistere alle condizioni spesso estreme in cui si trovano a crescere. In particolare, spesso esibiscono un basso rapporto superficie/volume, riducendo così la superficie attraverso la quale può avvenire l'evapotraspirazione. Spesso hanno anche stomi infossati, e spesse cuticole.





Esistono anche piante che non sono CAM obbligate, ma che usano questo metabolismo quando le condizioni lo rendono utile.

Si tratta di piante C3 o C4 in cui il metabolismo CAM può essere indotto da condizioni di elevato stress idrico prolungato. Queste sono in grado di cambiare completamente la strategia fotosintetica durante l'anno.

Un altro caso sono le specie che hanno un metabolismo CAM pur non aprendo, o aprendo molto poco gli stomi di notte. Queste accumulano (e usano) CO₂ durante il giorno, e al contempo riciclano la CO₂ prodotta dalla fotorespirazione.

Si tratta probabilmente di casi intermedi di passaggio da metabolismi C3 o C4 e CAM vere e proprie



Ricapitolando, quindi....

