

# Les plantes CAM pour "Crassulacean Acid Metabolism" = Métabolisme Acide Crassulacéen

STOLIAROFF Bertrand - Juin 2003

Point de départ du débat : un message de Jean DEXHEIMER du 2 février 2003 :

« J'ai besoin d'un renseignement plutôt d'ordre physiologique, mais peut être que quelqu'un pourra m'aider. Je sais que la photosynthèse de type CAM a été décrite chez les Crassulacées, mais qu'en est il des autres succulentes (Aizoacées, Cactacées, Asclépiadacées et Euphorbes succulentes, Aloéacées,...)? Mes recherches pour préciser ce point ont été vaines. »

1°) Qu'est ce qu'une plante C4 ou CAM ?

La photosynthèse comporte deux suites de réactions, une phase photochimique (anciennement phase claire) où l'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique dans une molécule relais = ATP et une phase non photochimique (anciennement phase sombre) où l'énergie convertie sert à transformer le dioxyde de carbone en sucres (trioses puis hexoses, notamment glucose et fructose). Les réactions qui permettent la transformation du dioxyde de carbone en sucre forment une suite de réactions appelée cycle de Calvin. Ce cycle existe chez toutes les plantes photosynthétisantes, et la première molécule formée est un acide organique à 3 carbones, l'acide phosphoglycérique, d'où le nom de plante en C3 pour les plantes qui ne font que le cycle de Calvin.

**Les plantes C4**, avant les réactions du cycle de Calvin, effectuent une "préfixation" du dioxyde de carbone sur un acide organique à 3 carbones (souvent le phospho-énolpyruvate) et le transforment en un acide organique à 4 carbones (souvent l'oxaloacétate, retransformé ensuite en malate), d'où le nom de plante en C4. Cet acide est transféré depuis les parties externes de feuilles vers des parties plus internes et est alors retransformé en l'acide organique (pyruvate) de départ, relibérant un dioxyde de carbone qui est utilisé par le cycle de Calvin.

L'intérêt est que les enzymes des plantes en C4 travaillent avec des pressions partielles en dioxyde de carbone plus faibles que celles nécessaires aux enzymes du cycle de Calvin. La plante ouvre moins ses stomates, mais fixe quand même du dioxyde de carbone qui est concentré vers les zones plus internes.

**Les plantes CAM** (Métabolisme Acide Crassulacéen ou en anglais Crassulacean Acid Metabolism) utilisent un principe un peu comparable, mais différé dans le temps :

- nuit : stomates ouverts à entrée de dioxyde de carbone et fixation sur un acide en C3 qui devient un acide organique en C4,

- jour: stomates fermés (plus d'alimentation en dioxyde de carbone), mais phase photochimique de la photosynthèse qui donne l'énergie nécessaire au cycle de Calvin, cycle qui utilise la retransformation de l'acide en C4 qui redonne un acide en C3 + dioxyde de carbone.

Une plante CAM peut être vue comme une plante C4 différée jour / nuit.

## 2°) Intérêt écologique

Classiquement, les plantes C4 et CAM sont deux adaptations aux milieux secs (voir arides).

Pour compléter à propos de l'écologie :

- C4 : forte croissance rapide, exploitant au maximum une période de végétation courte (à cause de l'humidité insuffisante ou trop élevée pendant la saison de repos, voire de conditions de température); préfère peut être des sols riches en nutriments ;
- CAM : croissance lente, constante; se trouve surtout sur sol à réserve en eau réduite. Type : plante grasse.

Mais une synthèse a été publiée voici 5 ans concernant le métabolisme CAM chez les hydrophytes (autrement dit ce ne serait pas uniquement une adaptation à des conditions xériques) : KEELY J.E., 1998 - CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. *Botanical Review* 64 : 121-175

Ainsi, la démonstration de l'existence d'une photosynthèse CAM dans une plante aquatique doit nous amener à réviser notre conception. Plutôt que de dire la photosynthèse CAM est une adaptation à la sécheresse (idée lancée à l'origine par les physiologistes), il est plus correct de dire que la photosynthèse CAM est bien adaptée à la vie en milieux arides, raison qui explique qu'elle ait été sélectionnée chez les plantes succulentes, ce qui n'exclut pas qu'elle puisse être présente ailleurs, sans lien évident avec les conditions environnementales.

## 3°) Listes de plantes CAM ou C4 :

Il n'existe pas une liste exhaustive d'espèces de plantes ayant un métabolisme CAM ou C4 mais il est cependant possible de trouver des listes non exhaustive de familles :

Dans le livre de H. JUPIN et A. LAMANT sur la photosynthèse (MASSON, 1997), les auteurs écrivent à la page 246 : "le métabolisme CAM est apparu indépendamment de nombreuses fois dans diverses familles". Il existe chez des plantes des régions arides, mais aussi chez certaines épiphytes (Orchidacées et Broméliacées). Il y a des euphorbes CAM; il n'y a donc pas que les Crassulacées qui peuvent être CAM.

D'après le (si mal traduit) *Botanique systématique* de JUDD et al. : Aizoaceae: généralement de type CAM ou en C4; Cactaceae: de type CAM.

A.RAYNAL-ROQUES, dans *La Botanique redécouverte* écrit p.70 : "La photosynthèse de type CAM caractérise plusieurs familles de plantes grasses (Crassulacées, Aizoacées)", mais ne précise pas davantage.

Trouvé également dans le *Dictionnaire de la botanique - Encyclopaedia Universalis* (Albin Michel)

p 940-941 "Au moins 26 familles de Phanérogames et quelques fougères possèdent des espèces de type CAM."

Toujours dans cet article : *Opuntia ficus-indica* est du type C4 et un peu plus loin : "Il faut noter aussi que dans la même famille botanique (Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae...) se trouvent des représentants des trois types métaboliques.

Le monde du vivant - Science Flammarion - p 666 "Le comportement CAM et les particularités stomatiques qui l'accompagnent sont observés chez de nombreuses espèces de familles autres que les Crassulacées."

Liste des familles dans lesquelles il est possible de trouver des espèces ayant un métabolisme C4 ou CAM (mais cela ne donne pas quelles espèces dans ces familles sont C4 ou CAM), trouvée page 157 du MAZLIAK :

#### **Plante C 4 :**

- Aizoaceae,
- Amaranthaceae,
- Asteraceae,
- Chenopodiaceae,
- Gramineae,
- Nyctaginaceae,
- Portulacaceae,
- Zygophyllaceae.

#### **Plante CAM :**

- Agavaceae,
- Aizoaceae,
- Asclepiadaceae,
- Asteraceae,
- Bromeliaceae,
- Cactaceae,
- Crassulaceae,
- Cucurbitaceae,
- Didieaceae,
- Euphorbiaceae,
- Geraniaceae,
- Labiatae,
- Liliaceae,
- Orchidaceae,
- Oxalidaceae,
- Piperaceae,
- Polypodiaceae,
- Portulacaceae,

- Vitaceae,
- Welwitschiaceae.

Il est vrai que les Crassulacées ont été les mieux étudiées en ce qui concerne le régime CAM, car toutes les plantes de cette famille ont ce type de photosynthèse. Parmi les autres familles, seules les plantes succulentes ont un régime CAM. Toutefois les autres plantes ont également été étudiées, à savoir notamment les Liliacées, les Asclépiadacées, les Broméliacées et beaucoup d'Orchidées. Le métabolisme de type CAM se retrouve dans 5 classes taxonomiques, comprenant des mono et dicotylédones, appartenant à 33 familles et 328 genres.



Les photosynthèses CAM et C4 se rencontrent également chez des plantes d'eau douce et auraient une signification adaptative ; ainsi les Isoètes (Ptéridophytes) peuvent, à l'égal d'autres plantes aquatiques, pratiquer la photosynthèse de type CAM qui leur permet de fixer le CO<sub>2</sub> dégagé la nuit par la respiration des animaux aquatiques et de l'exploiter le jour lorsque la concentration en est presque nulle dans l'eau ; la photosynthèse passe au type C3 dans les parties qui émergent au fur et à mesure de la dessiccation des mares !

Michel CHAUVET précise la question sur la liste des espèces : « En rédigeant mon encyclopédie, je suis bien sûr tombé sur des articles ou de bons développements sur l'un de ces mécanismes (CAM ou C4) à propos d'une espèce. Mon problème est que si je commence à signaler qu'une espèce donnée présente cette particularité, je me sens obligé par souci de cohérence de le dire pour toutes les autres. Et là, ça devient presque impossible si je n'ai pas accès rapide à une liste (ou une base de données qui comprenne ce champ). Dans ce cas, j'ai renoncé à en parler. Je rencontre le même problème pour les métabolites aromatiques. Comment parler des Labiées ou des Ombellifères sans préciser quelles sont les substances chimiques à l'origine de leur goût ? Mais quelle galère quand on compile des infos de sources et de dates différentes... Vous me direz : "Y a qu'à faire la bibliographie". Oui, bien sûr, mais on ne peut pas être spécialiste de tout, et ça prend beaucoup de temps.

Une suggestion peut-être pour ceux qui sont professeurs : pourquoi ne pas profiter des mémoires demandés aux étudiants pour leur faire faire ce genre de dépouillements et alimenter des bases de données (sur Tela ou au moins visibles depuis Tela !). D'ailleurs, on peut même élargir la suggestion : pourquoi ne pas faire rédiger les synthèses aux étudiants ? C'est après tout un excellent exercice de français ! Alors, s'il y a des enseignants sur Tela, qu'ils réagissent, et surtout, qu'ils fassent venir des collègues... "

4°) Bibliographie :

#### **Ouvrages généraux faciles à trouver :**

- H. JUPIN et A. LAMANT : La photosynthèse, MASSON, 1997, pages 209 à 248.
- D. LAVAL-MARTIN et P. MAZIAK : Physiologie végétale tome 1, nutrition et métabolisme, Hermann, 1995 pages 156 à 192.

- R. HELLER, R. ESNAULT et C. LANCE, Abrégé de Physiologie végétale, tome 1 : nutrition, MASSON (nombreuses rééditions).

### Articles et ouvrages spécialisés :

"Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic" by A.N. DODD, A.M. BORLAND, R.P. HASLAM, H. GRIFFITHS, K MAXWELL. Journal of Experimental Botany, Vol 53, No 369, pp. 569-580. Avril 2002. Article récent sur les CAM, mais qui porte plutôt sur la physiologie que sur les espèces étudiées

### Pour la répartition des CAM dans les différentes familles :

- WINTER K, SMITH JAC. 1996. An introduction to Crassulacean acid metabolism. Biochemical principles and ecological diversity. In: WINTER K. & SMITH JAC. eds. "Crassulacean acid metabolism, Biochemistry, ecophysiology and evolution". Berlin: Springer-Verlag, 1-13.
- SMITH JAC, WINTER K. 1996. Taxonomic distribution of Crassulacean acid metabolism. In: Winter K. & Smith JAC. eds. "Crassulacean acid metabolism, Biochemistry, ecophysiology and evolution". Berlin: Springer-Verlag, 427-436.

### Quelques autres articles qui étudient des groupes autres que les Crassulacées:

- KLUGE M. TING IP. 1978. Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Berlin: Springer-Verlag.
- MEDINA E. DELGADO M. TROUGHTON J.H. MEDINA J.D. 1977. Physiological ecology of CO<sub>2</sub> fixation in Bromeliaceae, Flora, 166, 137-152.
- TING I.P. 1985. Crassulacean acid metabolism. In: Annual Review of Plant Physiology, 36, 595-622. (article de synthèse, livre BU Campus Science)
- GEHRIG H, FAIST K, KLUGE M. 1998. Identification of phosphoenolpyruvate carboxylase isoforms in leaf, stem and roots of the obligate CAM plant *Vanilla planifolia* Salib. (Orchidaceae): a physiological and molecular approach. Plant Molecular Biology, 38 (6), 1215-1223.
- HONDA H. AKAGI H. SHIMADA H. 2000. An isozyme of the NADP-malic enzyme of a CAM plant, *Aloe arborescens*, with variation on conservative amino acid residues. Gene, 243, 85-92. (revue à la BU, campus sciences).
- DITTRICH P. CAMPBELL W.H. BLACK Jr, C.C. 1973. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in plants exhibiting Crassulacean acid metabolism. Plant Physiology, 52, 357-361. (Nous avons la revue et l'article au laboratoire. Le travail est un peu ancien mais porte sur différents groupes de plantes: Asclepiadiacées, Broméliacées, Euphorbiacées, Liliacées, Vitacées, Agavacées, Aizoacées, Asteracées, Cactacées, Crassulacées, Orchidacees). Egalement dans cet article des références à des études CAM faites sur les Bryophyllum, Sedum, Aloe, Napalea (cactées), Agave, etc.
- CHAMPIGNY, M.-L. & A. MOYSE. 1983. Les différents types métaboliques végétaux et l'assimilation du CO<sub>2</sub>, leur diversité botanique. Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot. 130(1): 71-83. CHAMPIGNY et MOYSE : ancien, mais en français dans une revue d'accès facile.

- KEELEY, J. E. 1990. Photosynthetic pathways in freshwater aquatic plants. Trends Ecol. Evol. 5(10): 330-333.
- PHILLIPS, T. L. & W. A. DIMICHELE. 1992. Comparative ecology and life-history biology of arborescent Lycopods in late carboniferous swamps of Euramerica. Ann. Missouri Bot. Garden 79(3): 560-588. PHILLIPS et DIMICHELE évoquent la possibilité de photosynthèse CAM chez les Lépidodendrales...

## Auteurs

Synthèse réalisée par : **Bertrand STOLIAROFF**

Date : **4 mars 2003**

Ont contribué à cette synthèse :

- Denis BELIERES
- Vincent BLONDEL
- M.R. CHANDON
- Michel CHAUVET
- Daniel CHICOUENE
- Jean DEXHEIMER
- Christophe FOUGEROUX
- Joël MATHEZ
- Bertrand STOLIAROFF

Synthèse réalisée à partir d'échanges ayant eu lieu sur [tela-botanicae](#), le forum des botanistes francophones, en février 2003.