

CAM: Crassulacean Acid Metabolism

Alfina Norma Azizah^{1a*}, Amilatus Sholihah^{1b}, Cintana Hanuun J.^{1c}, Kholifatul Naimah^{1d}, Alivia Putri Ryni^{1d}, Selfi Novia Ardani^{1e}

¹Prodi Pendidikan Kimia, Universitas Negeri Surabaya, Kampus Ketintang, Jalan Ketintang, Surabaya, 60231, Indonesia

email: ^aalfinanorma.21005@mhs.unesa.ac.id; ^bamilatussholihah.21057@mhs.unesa.ac.id; ^ccintanahanuun.21040@mhs.unesa.ac.id; ^dkholifatulnaimah.21019@mhs.unesa.ac.id; ^ealiviaputri.21014@mhs.unesa.ac.id; ^eselfinovia.21056@mhs.unesa.ac.id

*Corresponding Author: alfinanorma.21005@mhs.unesa.ac.id

ABSTRACT

Photosynthesis is the process of synthesizing carbohydrates from inorganic materials (CO₂ and H₂O) in pigmented plants with the help of sunlight energy. Crassulacean Acid Metabolism (CAM) is a specialization of photosynthesis beyond C₃ and C₄ that allows the opening of stomatal openings and net CO₂ absorption at night. The research method used is literature review with secondary data sources, namely journals, books, the internet, and other sources whose contents can be accounted for. This method uses techniques collection of information and data sourced from journals, books, the internet, news and other sources whose contents can be accounted for. The aim of this research is to find out and discuss more about the CAM photosynthesis pathway. Based on research conducted, it shows that CAM increases water use efficiency and facilitates adaptation to arid habitats. CAM usually occurs in plants that have habitats in dry and very hot places. CAM allows plants to conserve water by closing their stomata during the day and opening them at night. The CAM pathway provides an excellent opportunity to genetically engineer plants, especially bioenergy crops, with high WUE and better photosynthetic performance than C₃ or C₄ in arid environments. CAM has high water use efficiency because the stomata are open at night and closed during the day. In this study we describe the mechanism of CAM photosynthesis and the contribution of the CAM photosynthesis pathway to resource use efficiency and plant adaptability to hotter and drier climate conditions.

Keywords: photosynthesis; crassulacean acid; metabolism

ABSTRAK

Fotosintesis adalah proses sintesis karbohidrat dari bahan-bahan anorganik (CO₂ dan H₂O) pada tumbuhan berpigmen dengan bantuan energi cahaya matahari. Crassulacean Acid Metabolism (CAM) adalah spesialisasi fotosintesis di luar C₃ dan C₄ yang memungkinkan pembukaan bukaan stomata dan penyerapan CO₂ bersih di malam hari. Metode penelitian yang digunakan adalah kajian literatur dengan sumber data sekunder yaitu berupa jurnal, buku, internet, serta sumber lain yang dapat dipertanggungjawabkan isinya. Metode ini menggunakan teknik pengumpulan informasi dan datanya yang bersumber pada jurnal, buku, internet, berita serta sumber lainnya yang dapat dipertanggungjawabkan isinya. Tujuan dari penelitian ini adalah untuk mengetahui dan membahas lebih lanjut tentang jalur fotosintesis CAM. Berdasarkan penelitian yang dilakukan menunjukkan bahwa CAM meningkatkan efisiensi penggunaan air dan memfasilitasi adaptasi terhadap habitat gersang. CAM biasa terjadi pada tanaman yang memiliki habitat di tempat-tempat yang kering dan sangat panas. CAM memungkinkan tanaman menghemat air dengan menutup stomata pada saat siang hari dan membukanya pada malam hari. Jalur CAM memberikan peluang bagus untuk merancang tanaman secara genetik, terutama tanaman bioenergi, dengan WUE tinggi dan kinerja fotosintesis yang lebih baik daripada C₃ atau C₄ di lingkungan gersang. CAM memiliki efisiensi penggunaan air yang tinggi karena stomata terbuka pada malam hari dan tertutup pada siang hari. Dalam penelitian ini kami menjelaskan tentang mekanisme dari fotosintesis CAM dan kontribusi jalur fotosintesis CAM terhadap efisiensi penggunaan sumber daya dan kemampuan adaptasi tanaman pada kondisi iklim yang lebih panas dan kering.

Kata Kunci: fotosintesis; asam crassulacea; metabolisme

I. PENDAHULUAN

Perubahan iklim yang drastis selama beberapa dekade terakhir dapat dilihat dari perubahan tingkat CO₂ di atmosfer,

konsentrasi ozon troposfer, dan indikator lingkungan lainnya. Perubahan iklim tidak hanya mempengaruhi ekosistem, tapi juga

berpengaruh pada pertanian sehingga akan mempengaruhi produksi pangan, lahan, dan sumber daya air [1]. Lahan kering atau semi – kering mencakup sekitar 41% dari total permukaan bumi dan terus berkembang. Diperkirakan pada tahun 2035, akan terjadi pengurangan global yang mencapai 65% dari total permukaan tanah di wilayah subtropis [2].

Fotosintesis merupakan proses penggunaan energi matahari untuk mensintesis senyawa organik yang dapat dimanfaatkan untuk melangsungkan proses seluler bagi seluruh bentuk kehidupan. Terdapat 3 jalan fotosintesis dalam tumbuhan terestrial untuk fiksasi karbon dioksida (CO₂): C3 (dalam kebanyakan tumbuhan vaskuler), C4 (dalam 3% tumbuhan vaskuler), dan CAM (dalam 6% tumbuhan vaskuler). C4 dan CAM sama-sama merupakan tambahan dari jalan C3. Secara biokimia, C4 dan CAM mirip tetapi tahap konsentrasi terpisah secara spasial pada C4 dan secara temporal pada CAM. C4 meminimalisir fotorespirasi dengan mengkonsentrasikan CO₂ dalam struktur seluler unik tertentu, sementara CAM memiliki efisiensi penggunaan air yang tinggi karena stomata terbuka pada malam hari dan tertutup pada siang hari. Perbedaan besar antara C4 dan CAM adalah pada regulasi temporal absorpsi dan fiksasi karbondioksida [3].

Seiring dengan perkembangan zaman, penelitian tentang tanaman CAM pun berkembang. Dalam studi literatur ini, kami mengkaji jalur fotosintesis serta perkembangan ilmu pengetahuan mengenai tanaman CAM. CAM umumnya diasosiasikan dengan kondisi kelangkaan air, menyebabkan aktivitas stomata demikian unik. Dalam ekosistem natural, tumbuhan CAM tidak terlalu

terpengaruh oleh bertambahnya temperatur pada malam hari dan variabilitas hujan dibanding tumbuhan C4 [4]. Tanaman CAM dan C4 lebih adaptif pada daerah panas dan kering dibanding tanaman C3. Contoh tanaman CAM adalah bromelia, sansiviera, dan anggrek. Kebanyakan stomata tanaman CAM menutup pada siang hari, tetapi bisa ditemukan hasil berbeda pada beberapa tanaman, contohnya anggrek. Anggrek dapat memodifikasi fungsi stomata dan karboksilasinya seperti tanaman C3 pada kelembaban tinggi [5]. Tanaman dengan jalur fotosintesis seperti itu disebut dengan tanaman CAM fakultatif.

II. METODE PENELITIAN

Prosedur

Penelitian ini menggunakan metode studi kepustakaan atau literatur. Kajian literatur dijadikan sebagai dasar dalam membangun konsep atau teori baru. Metode penelitian studi kepustakaan yaitu berisi teori teori yang relevan dengan masalah-masalah penelitian. Studi pustaka adalah penelitian yang dilakukan oleh peneliti dengan mengumpulkan sejumlah buku-buku, majalah yang berkenaan dengan masalah dan tujuan penelitian. Buku tersebut digunakan sebagai sumber data yang akan diolah dan dianalisis seperti yang banyak dilakukan oleh para ahli sejarah, sastra dan bahasa [7]. Artikel yang dipilih dalam penelitian ini merupakan beberapa yang memiliki isi paling jelas dan mengandung perkembangan terbaru mengenai tanaman CAM. Data yang digunakan berasal dari data sekunder seperti artikel ilmiah yang dipublikasikan pada jurnal internasional bereputasi (Scopus, DOAJ, Thomson Reuters, Elsevier, dll) dan jurnal

nasional terindeks Sinta (Science and Technology Index). Data yang telah dikumpulkan kemudian dianalisis secara kualitatif. Analisis data melalui empat tahap meliputi pengumpulan data, reduksi data, verifikasi, penyajian data, dan penarikan kesimpulan [8].

III. HASIL DAN PEMBAHASAN

Crassulacean Acid Metabolism (CAM) adalah salah satu mekanisme utama konsentrasi karbon pada fotosintesis. Fotosintesis CAM menonjol sebagai salah satu contoh paling produktif dari evolusi sifat kompleks di biosfer. Lebih dari 60 asal evolusi independen dan kejadian ditemukan di lebih dari 38 famili, yang mencakup lebih dari 400 genera spesies tanaman vaskular. Tanaman CAM juga menjadi pendorong utama fungsi ekosistem di daerah kering [9].

Metabolisme Asam Crassulacean mengoptimalkan penggunaan karbon dioksida (CO_2) dengan cara mengeksploitasi serapan CO_2 pada malam hari dan menyimpannya dalam bentuk asam organik di dalam sel-sel tanaman. Strategi ini bertujuan untuk mengurangi fotorespirasi dan meningkatkan efisiensi penggunaan air (WUE), serta meningkatkan kemampuan adaptasi tanaman pada kondisi iklim yang lebih panas dan kering [10]. Suatu strategi terobosan yang berpotensi untuk meningkatkan WUE dan produktivitas tanaman adalah dengan mengenalkan mesin fotosintesis CAM ke dalam tanaman fotosintesis C3 (atau C4) yang sudah ada (CAM Biodesign). Dengan demikian, serapan CO_2 bisa dioptimalkan dengan tetap menjaga produktivitas tinggi, karena mekanisme pemusatan karbon anorganik yang

dikendalikan secara temporer dapat mengalihkan serapan CO_2 dari siang ke malam ketika kelembaban udara lebih rendah dibandingkan pada siang hari [11].

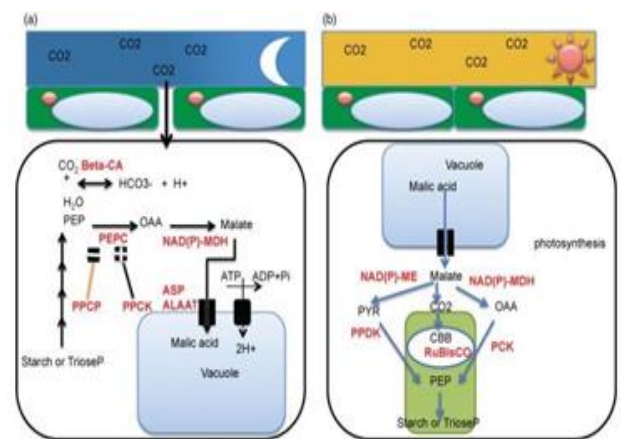
Jalur CAM memberikan potensi yang baik untuk merancang tanaman dengan genetika tertentu, terutama tanaman bioenergi, dengan WUE tinggi dan kinerja fotosintesis yang lebih baik dibandingkan dengan jalur C3/C4 di lingkungan gersang. Tumbuhan CAM memperbaiki karbon dalam dua tahap dengan bantuan beta karbonat anhidrase (b-CA/BCA) dan fosfoenolpiruvat karboksilase (PEPC/PPC) [12].

Karena sistem enzimatik dasar yang penting untuk operasi CAM diasumsikan ada dalam sel yang mengandung kloroplas dari semua spesies tanaman hijau, ada beberapa perubahan evolusioner yang harus terjadi agar CAM berfungsi yaitu: Yang pertama dan terpenting dari CAM adalah serapan CO_2 di malam hari. Kedua, fluktuasi makanan dalam asam organik dan fluktuasi resiprokal karbohidrat penyimpanan seperti pati, glukosa, atau heksosa larut biasanya terjadi sebagai ciri siklus CAM [13]. Ketiga, aktivitas transpor terkait di seluruh tonoplast (misalnya vakuolar H^+ -ATPase), mitokondria, dan membran selubung kloroplas diperlukan untuk mendukung fluktuasi ini. Keempat, peningkatan ekspresi enzim PEPC dan dekarboksilasi (misalnya PEPCK atau NADP^+ -/NAD⁺-ME) diperlukan. Kelima, peningkatan ekspresi enzim dari jalur glikolitik dan glukoneogenik diperlukan untuk mendukung sintesis kumpulan besar karbohidrat (biasanya 40-60% dari cadangan yang tersedia). Isogen diskrit tampaknya direkrut secara selektif untuk melakukan aktivitas yang diperlukan untuk

fungsi CAM [14]. Keenam, beberapa tingkat kesegaran daun, ditandai dengan peningkatan ukuran sel mesofil karena vakuola penyimpanan yang besar dan peningkatan jaringan mesofil dan ketebalan daun sering menjadi ciri khas spesies CAM. Volume sel sebesar itu per satuan luas daun atau batang memastikan kapasitas tinggi untuk penyimpanan asam organik dan penyimpanan air di malam. Terakhir, kontrol jam sirkadian dari fiksasi CO₂, dan peristiwa pengaturan mRNA dan pasca-translasi, seperti fosforilasi reversibel PEPC oleh PEPC kinase, diperlukan untuk memastikan bahwa kumpulan asam organik dan karbohidrat timbal balik disinkronkan dengan benar di sepanjang siklus CAM diel [15].

Tumbuhan CAM memperbaiki karbon dalam dua langkah. Pertama, CO₂ diubah menjadi HCO₃ oleh beta karbonat anhidrase (β -CA/BCA) dan terutama difiksasi oleh fosfoenolpiruvat karboksilase (PEPC/PPC). PPC diatur secara ketat oleh PEP carboxylase phosphatase (PPCP) dan phosphoenolpyruvate carboxylase kinase (PPCK). Sebagai fosfatase, PPCP menghambat PEPC dengan menghilangkannya gugus fosfat untuk menghentikan aktivitasnya pada siang hari. Sebaliknya, PPCK mengaktifkan PEPC melalui fosforilasi pada malam hari. Kedua, produk primer dan tidak stabil oksaloasetat (OAA) diubah menjadi malat bentuk stabil oleh malat dehidrogenase [NAD(P)-MDH] yang bergantung pada NAD dan disimpan dalam vakuola. Pada siang hari, malat dipompa keluar dari vakuola dan diubah menjadi OAA oleh NAD(P)-MDH, atau menjadi piruvat (PYR) oleh enzim malat (ME). Asam C₄ perantara di

dekarboksilasi menjadi fosfoenolpiruvat (PEP) masing-masing melalui fosfoenolpiruvat karboksikinase (PCK) dan piruvat ortofosfat dikinase (PPDK). CO₂ yang dilepaskan memasuki kloroplas dimana ia difiksasi oleh RuBisCO melalui siklus Calvin–Benson–Bassham (CBB), yang digunakan oleh tanaman C₃ sebagai satu-satunya langkah fiksasi CO₂ [16].



Gambar 1. Proses terjadinya reaksi CAM

CAM bermanfaat untuk meningkatkan efisiensi penggunaan air, dan mengoptimalkan kemampuan beradaptasi tanaman terhadap iklim yang lebih panas dan lebih kering. CAM memungkinkan tanaman menghemat air dengan menutup stomata pada saat siang hari dan membukanya pada malam hari. Fotosintesis CAM menonjol sebagai salah satu yang paling produktif contoh evolusi sifat kompleks di biosfer, dengan > 60 asal evolusi independen, dan kejadian ditemukan dalam >38 keluarga yang mencakup >400 genera vaskular spesies tanaman [17]. Contoh tanaman yang melakukan fotosintesis CAM yang sering kita temui yakni Agave tequilana, Ananas comosus (pineapple), Aloe spp., Vanilla spp., and Opuntia spp.

Beberapa tanaman dapat mengganti sistem fotosintesis dari CAM ke C3 dan sebaliknya. Tanaman ini disebut dengan tanaman CAM fakultatif. Contoh CAM fakultatif adalah tanaman anggrek seperti *Dendrobium spp.* dan *Oncidium spp.* Karena dapat mengubah jalur fotosintesis dari antara C3 dan CAM sesuai dengan kondisi lingkungan [18]. Evolusi tanaman menjadi tanaman CAM terjadi karena kondisi alam yang makin panas dan kering, menyebabkan pertumbuhan tidak sebaik tanaman dengan jenis fotosintesis lain, tetapi memiliki ketahanan tinggi di lingkungan yang lebih ekstrim. Sementara itu, tanaman C3 cenderung memiliki hasil panen yang lebih banyak. Melalui berbagai studi, ilmuwan berharap dapat memindahkan karakteristik pertahanan hidup tanaman CAM ke tanaman C3 tanpa mengorbankan banyaknya hasil panen, salah satunya dengan rekayasa genetik. Ilmuwan berusaha mengidentifikasi perubahan molekuler yang menyebabkan tanaman memiliki karakteristik CAM. Penelitian ini dinilai penting untuk menghadapi tantangan perubahan iklim global, di mana hasil panen dibutuhkan seiring dengan penambahan penduduk, serta kondisi lingkungan yang lebih ekstrim akibat perubahan iklim [19].

Evolusi adalah hal yang cukup sulit diprediksi arah dan juga optimalisasinya, untuk mengetahui arah dan optimalisasi suatu evolusi yang terjadi perlu digunakan beberapa pemodelan yang dapat mempertimbangkan kriteria optimalitas dan juga arah perkembangan evolusi. Salah satu model yang digunakan adalah model FBA (Flux Balance Analysis) dimana FBA ini berbasis

pada pengetahuan tentang kuantitas. Model FBA mempelajari distribusi flux tapi tidak memberikan informasi mengenai konsentrasi atau dinamika transien. Menurut pendekatan model FBA ini berkurangnya serapan CO₂ dapat disebabkan oleh terbatasnya ketersediaan air. Pada kelembapan udara rendah atau ketika akar mengalami kekurangan air maka tumbuhan akan menginstruksikan untuk menutup stomata pada siang hari. Pengurangan CO₂ di atmosfer juga dapat memicu evolusi CAM, kondisi CO₂ yang terbatas dan berkelanjutan dapat menyebabkan fluks metabolisme yang lebih efisien dari waktu ke waktu. Jadi dengan adanya pemodelan evolusi ini dapat diprediksikan kemana arah evolusi dari fotosintesis tanaman C3 dan C4 ke fotosintesis CAM [20].

C4 dan fotosintesis CAM adalah inovasi yang berkembang sebagai respons terhadap penurunan tingkat CO di atmosfer dan lingkungan yang membatasi air. CAM memiliki insiden yang lebih tinggi dan mutasi gen CAM pada spesies CAM tidak mematikan. Keduanya C4 dan CAM telah berevolusi secara independen beberapa kali, bahkan dalam keluarga individu, atau bahkan genera selama evolusi angiospermae. Misalnya, dalam keluarga Neotropis Bromeliaceae, yang termasuk dalam nanas, fotosintesis CAM berevolusi secara independen setidaknya empat, dan mungkin lima kali [21].

Dari survei yang melibatkan 40 famili tumbuhan yang memiliki jaringan pengangkut, bahwa pengasaman yang terjadi di malam hari merupakan ciri utama pada tanaman CAM.

Meskipun banyak spesies C3 dapat mensintesis malat selama periode cahaya (siang hari), kami berpendapat bahwa peralihan ke akumulasi asam malat di malam hari memerlukan pemrograman ulang metabolik mendasar yang menggabungkan pemecahan glikolitik dari penyimpanan karbohidrat dengan proses fiksasi CO₂ pada malam hari. Elemen sentral dari jalur CAM ini, bahkan ketika diekspresikan pada tingkat rendah, mewakili kemampuan biokimia yang tidak terlihat pada tanaman C3, sehingga lebih baik dianggap sebagai inovasi evolusioner yang terpisah daripada sebagai bagian dari rangkaian metabolisme antara C3 dan CAM. Sejauh ini banyak perhatian terfokus pada regulasi PEPC, enzim kunci yang terlibat dalam reaksi karboksilasi awal. Hal ini dikodekan oleh keluarga multigen bahkan pada tanaman C3, sehingga masuk akal bahwa salah satu isoform PEPC diambil alih dalam evolusi untuk fungsi utama fiksasi CO₂ malam hari pada tanaman CAM. Namun hingga saat ini, masih sedikit penelitian yang dilakukan mengenai regulasi proses dekarboksilasi, yang juga sama pentingnya dengan koordinasi siklus CAM [22].

Tanaman CAM juga menampilkan beragam sistem penyimpanan enzim dan asam organik serta karbohidrat, yang kemungkinan mencerminkan asal usul evolusioner CAM yang beragam dan independen. CAM seringkali disertai dengan beragam ciri anatomi, seperti sukulen jaringan dan strategi penyimpanan air serta penangkapan air untuk mengurangi kekeringan. sifat ko-adaptif ditemukan pada tanaman Crassulacean Acid Metabolism

(CAM). Ciri-ciri adaptif untuk mengurangi defisit air antara lain jaringan strategi sukulen dan penyimpanan air atau penangkapan air. Ciri-ciri adaptif untuk membatasi kehilangan air antara lain kutikula tebal, lilin epikutikuler, kepadatan stomata rendah, dan respon stomata yang tinggi terhadap kondisi kelembaban rendah. Penyearah dangkal seperti akar akan membatasi kehilangan air ke tanah kering dan memaksimalkan serapan air setelah disiram ulang [23].

Clausia adalah genus neotropis yang terbesar luas dengan 321 spesies saat ini. Clausia adalah satu-satunya genus yang mengandung spesies pohon dengan jalur fotosintesis metabolisme asam crassulacean (CAM) yang hemat air. Di Clausia, CAM telah dilaporkan dalam semua bentuk pertumbuhan, yaitu pada tumbuhan epifit, hemiepifit, dan tumbuhan darat. CAM di Clausia sebelumnya telah dipelajari melalui analisis isotop karbon, pengukuran pertukaran CO₂ diurnal dan nokturnal, dan/atau pengukuran kadar asam (atau malat) yang dapat dititrasi saat fajar dan senja. Kolombia menampung hampir separuh spesies Clausia secara global, dengan 153 spesies yang diterima dilaporkan di Fasilitas Informasi Keanekaragaman Hayati Global [24].

IV. KESIMPULAN

Fotosintesis merupakan proses penggunaan energi matahari untuk mensintesis senyawa organik yang dapat dimanfaatkan untuk melangsungkan proses seluler bagi seluruh bentuk kehidupan. Terdapat 3 jalan fotosintesis dalam tumbuhan terestrial untuk fiksasi karbondioksida (CO₂)

salah satunya CAM. Ciri utama jalur fotosintesis CAM adalah pengambilan CO₂ pada malam hari dan penyimpanan selanjutnya sebagai asam organik. Selama siang hari, asam organik diubah menjadi gula melalui fiksasi. Tanaman CAM menjadi pendorong utama fungsi ekosistem di daerah kering. Fotosintesis CAM menonjol sebagai salah satu contoh paling produktif dari evolusi sifat kompleks di biosfer. CAM dengan arti lain yaitu suatu jalur fiksasi CO₂ yang memungkinkan tanaman untuk beradaptasi dengan lingkungan kering dengan memaksimalkan efisiensi penggunaan air (WUE). Jalur CAM memberikan potensi yang baik untuk merancang tanaman dengan genetika tertentu, terutama tanaman bioenergi, dengan WUE tinggi dan kinerja fotosintesis yang lebih baik dibandingkan dengan jalur C3/C4 di lingkungan gersang. Crassulacean Acid Metabolism (CAM) adalah spesialisasi fotosintesis di luar C3 dan C4 yang memungkinkan pembukaan bukaan stomata dan penyerapan CO₂ bersih di malam hari. Oleh karena itu, CAM meningkatkan efisiensi penggunaan air dan memfasilitasi adaptasi terhadap habitat gersang. Contoh tanaman CAM adalah bromelia, sansiviera, anggrek, Ananas comosus (pineapple), Aloe spp, dan Opuntia spp. Salah satu cabang penelitian mengenai CAM dilakukan pada tanaman CAM fakultatif, yang diharapkan dapat menjadi solusi kebutuhan pangan di masa depan.

DAFTAR PUSTAKA

- [1] Leisner, C.P. Review: Climate change impacts on food security – focus on perennial cropping systems and nutritional value. *Plant Science*, vol. 293, 2020.
- [2] Yao, J.; Liu, H.; Huang, J.; Gao, Z.; Wang, G.; Li, D.; Yu, H.; Chen, X. Accelerated dryland expansion regulates future variability in dryland gross primary production. *Nat Commun* 11, 1665, 2020.
- [3] L.-Y. Chen, Y. Xin, C. M. Wai, J. Liu dan R. Ming, "The role of cis-elements in the evolution of crassulacean acid metabolism photosynthesis," *Horticulture Research*, 2020.
- [4] A. Burgos, E. Miranda, E. Vilapriño, I. D. Meza-Canales dan R. Alves, "CAM Models: Lessons and Implications of CAM Evolution," *Frontiers in Plant Science*, 2022.
- [5] A. Y. Perkasa, T. Siswanto, F. Shintarika dan G. A. Titistiyas, "Studi Identifikasi Stomata pada Kelompok Tanaman C3, C4 dan CAM," *Jurnal Pertanian Presisi*, pp. 59-72, 2017.
- [6] J. Males, H. Griffiths, *Stomatal Biology of CAM Plants*, *Plant Physiology*, Volume 174, Issue 2, June 2017, Pages 550–560, <https://doi.org/10.1104/pp.17.00114>
- [7] D. Endang, *Metode Penulisan Karya Ilmiah*, Bandung: Laboratorium Pendidikan Kewarganegaraan, 2009.
- [8] F. Hermanto, B. Hidayati, M. Sholikah dan S. Sutirman, "The need of practical teaching in vocational high school of Automation and Office Management Program," *Jurnal Pendidik Vokasi*, vol. IX, pp. 238-248, 2019.
- [9] Spicer dan Raven, "New perspectives on crassulacean acid metabolism biology," *Journal of Experimental Botany*, pp. 6489-6293, 2019.
- [10] S. D. Lim, S. Lee, W.-G. Choi dan dll, "Laying the Foundation for Crassulacean Acid Metabolism (CAM) Biodesign: Expression of the C4 Metabolism Cycle Genes of CAM in Arabidopsis," *Foundation for CAM Biodesign*, pp. 1-20, 2019.
- [11] L. Zhang, F. Chen, g.-Q. Zhang dan dll, "Origin and mechanism of crassulacean acid metabolism in orchids as implied by comparative transcriptomics and genomics of the carbon fixation pathway," *The plant Journal*, pp. 175-185, 2016.
- [12] M. Kluge, J. Bulfert dan B. Razanoelisoa, "Implications of genotypic diversity and plasticity in the ecophysiological success of CAM plants, examined by studies on the vegetation of Madagascar," *Plant Biology*, pp. 214-222, 2001.
- [13] J. Holtum, J. Smith dan H. Neuhaus, "Intracellular Transport and Pathways of Carbon FLOW IN Plants with Crassulacean Acid Metabolism," *Functional Plant Biology*, pp. 429-449, 2005.
- [14] S. Kore-eda, C. Noake, M. Oishi, J. Ohnishi dan J. Chusman, "Transcriptional profiles of organellar metabolite transporters during induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum*," *Functional Plant Biology*, p. 451–466, 2005.
- [15] K. Silvera, K. M. Neubig, W. M. Whitten, N. H. Williams, K. Winter dan J. C. Chusman, "Evolution along the crassulacean acid

- metabolism continuum,” *Functional Plant Biology*, pp. 995-1010, 2010.
- [16] L. Zhang, F. Chen, G.-Q. Zhang, Y.-Q. Zhang, S. Niu, J.-S. Xiong, Z. Lin, Z.-M. Cheng dan Z.-J. Liu, “Origin and mechanism of crassulacean acid metabolism in orchids as implied by comparative transcriptomics and genomics of the carbon fixation pathway,” *the plant journal*, pp. 175-185, 2016.
- [17] K. R. Hultine, J. C. Cushman dan D. G. Williams, “New perspectives on crassulacean acid metabolism biology,” *Journal of Experimental Botany*, Vol. 70, No. 22, p. 6489–6493, 2019.
- [18] Qiu, S., Xia, K., Yang, Y., Wu, Q., & Zhao, Z. Mechanisms Underlying the C3-CAM Photosynthetic Shift in Facultative CAM Plants. *Horticulturae*. 2023.
- [19] Tan, B., & Chen, S. Defining Mechanism of C3 to CAM Photosynthesis Transition toward Enhancing Crop Stress Resilience. *Int J Mol Sci*. 2023.
- [20] A.Burgos., E. Miranda., E. Vilaprinyo., I. D. M. Canales. & R. Alves. CAM Models : Lessons and Implications for CAM Evolution. *Frontiers in Plant Science* 13, 1 - 11, 2022.
- [21] Crayn, D. M., Winter, K., Schulte, K. & Smith, J. A. C. Photosynthetic path-ways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Bot. J. Linn. Soc.* 78, 169–221, 2015.
- [22] Winter, K. and Smith, J.A.C. CAM photosynthesis: the acid test. *New Phytol*, 233: 599-60, 2022.
- [23] N. A. Niechayev, P. N. Pereira and J. C. Cushman, "Understanding trait diversity associated with crassulacean acid metabolism (CAM)," *ScienceDirect*, p. 74–85, 2019.
- [24] P, Pachon., K, Winter., & E, Lasso. (2022). Updating the occurrence of crassulacean acid metabolism (CAM) in the genus *Clusia* through carbon isotope analysis of species from Colombia. *Photosynthetica*.