

THE PARTICULARITIES OF CAM PLANTS METABOLISM AND THE POTENTIAL FOR BIOENERGY PRODUCTION

Cristina-Maria COCHECI*, Adina-Daniela DATCU

West University of Timisoara, Faculty of Chemistry, Biology, Geography, Department of Biology-Chemistry, Pestalozzi 16, Timișoara

*Corresponding author e-mail: andreea.cimponeriu00@e-uvv.ro

Received 19 August 2021; accepted 3 September 2021

ABSTRACT

The aim of this review is to describe the particularities of CAM metabolism and to discuss the potential of these plant species for bioenergy production. CAM species have a unique manner to realize photosynthesis. Globally, there is an increased interest for these species. Firstly, CAM pathway was discussed and nowadays, there are many scientific papers about biofuels and biomass resulted from CAM plants. Numerous plant species with this type of photosynthesis, like Kalanchoe sp., Agave americana, Opuntia ficus-indica or Ananas sp. are studied for the potential of bioenergy production.

KEYWORDS: biomass, CAM species, photosynthesis, Kalanchoe, bioenergy

Metabolismul de tip CAM - Crassulacean este una dintre cele trei căi fotosintetice ale plantelor vasculare și prezintă adaptări aparte ale mecanismului fotosintetic la stresul cauzat de factorii din mediul ambiant. Fotosinteza de tip C3 este principala rută prin care plantele preiau dioxid de carbon și produc carbohidrați, reprezentând aproximativ 95% din biomasa vegetală din lume (Bianchi & Canuel, 2011). Pe de altă parte, speciile C4 și CAM, derivate din strămoși de tip C3, reprezintă aproximativ 3% și respectiv 6% din speciile de plante cu flori (Silvera et al. 2010; Sage et al. 2012). Printre magnoliifite, fotosinteza de tip C4 a evoluat independent de cel puțin 61 de ori în 19 familii și cea CAM a evoluat independent în mai mult de 400 de genuri din 38 de familii (Crayn et al. 2004; Yang et al. 2015; Sage, 2016; Hultine et al. 2019;).

Așadar, procesele de fotosinteză la plantele CAM și C4 se crede că sunt rezultatul evoluției convergente din fotosinteza de la plantele de tip C3 (Yang et al. 2015).

Se cunoaște și faptul că în cazul căilor fotosintetice ale plantelor de tip C3 și C4 există proprietăți fotosintetice diferite față de plantele CAM (Winter & Holtum, 2017). Eficiența căii CAM față de calea C3 este deosebit de variabilă. În cea mai slabă formă, rata medie de fixare a dioxidului de carbon poate fi mai

mică de $0,1 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, iar această valoare este dificil de determinat utilizând un aparat portabil de determinare a fotosintezei.

Plantele cu acest tip de metabolism pot fi facultativ CAM, cu o inducere sau reglare a căii CAM de către stresul din mediu sau obligatorii CAM, la care țesutul fotosintetizator întotdeauna realizează o fotosinteză de tip CAM, ca rezultat al unor procese de dezvoltare ireversibile (Winter, 2019). În plus, există o clasificare și în plante puternic CAM sau slabe CAM. Plantele puternic CAM sunt acelea la care aproximativ 95% din totalul absorbit de carbon provine din calea CAM (Winter, 2019).

Calea CAM implică o separare temporală a fixării dioxidului de carbon din atmosferă, predominant noaptea, prin deschiderea complexelor stomatice și asimilarea acestui gaz la carbohidrați în timpul zilei (Cheng & He, 2019).

În timpul nopții, dioxidul de carbon ambiental este fixat în acid malic, cu ajutorul enzimei fosfoenolpiruvat carboxilaza și acid oxaloacetic, care se acumulează în celulele din mezofil care conțin cloroplaste.

În următoarea fotoperioadă, dioxidul de carbon eliberat este fixat de către RUBISCO în ciclul lui Calvin. Decarboxilarea acidului malic produce o concentrație intercelulară mai mare de dioxid de carbon, care cauzează închiderea stomatelor în timpul zilei (Osmund, 1978).

Separarea temporară a proceselor de carboxilare specifice C3 și C4, care definește plantele CAM oferă plasticitate pentru optimizarea câștigului de carbon și a utilizării apei ca răspuns la schimbările de mediu prin mărirea sau micșorarea perioadei absorbției dioxidului de carbon într-o perioadă de 24 de ore (Dodd et al. 2002).

La unele specii facultative CAM, intensitatea mare a luminii poate declanșa modificarea de la fotosinteza de tip C3 la CAM, care este mediată de un receptor UV-A/lumină albastră (Grams & Tiehl, 2002).

Adaptările metabolice și fiziologice ale speciilor de plante CAM la cantitatea și calitatea luminii, cum ar fi răspunsurile metabolice în condiții de stres cauzat lumină, au fost evidențiate (Ceuseters et al. 2011).

În lume, sistemele portabile comerciale de măsurare a fotosintezei sunt dezvoltate pentru măsurarea ratei nete de schimb a dioxidului de carbon, bazat pe proprietățile platelor de tip C3 și C4 (Borland, 1996; Zhang et al. 2005).

Plantele care folosesc căi metabolice de tip CAM pentru fotosinteză prezintă o eficiență mare de utilizare a apei și o toleranță mai mare la stresul termic și secetă față de plantele de tip C3 și C4 (Borland et al. 2014; Yang et al. 2015).

Calea CAM are două caracteristici principale. Prima este corelată cu procesul de carboxilare care are loc noaptea când complexele stomatice sunt

deschise pentru fixarea nocturnă a dioxidului de carbon și acumularea de acid malic în vacuole, iar cea de-a doua este reprezentată de procesul de decarboxilare care are loc în timpul zilei, când dioxidul de carbon este eliminat din malat pentru refixarea cu ajutorul enzimei 1,5-bifosfat carboxilază/oxigenază, împreună cu închiderea stomatelor, care reduce evapotranspirația (Yang et al. 2015; Borland et al. 2015).

Producerea de bioenergie de către plantele de tip CAM

Pentru ca bioenergia să facă o diferență reală în ceea ce privește schimbările climatice globale, sunt necesare diverse alte noi surse de explorat. Cele mai potrivite locuri unde condițiile sunt prielnice pentru a porni culturi în acest sens sunt solurile sărace, unde precipitațiile sunt limitate. Plantele de tip CAM au primit destul de recent atenție în direcția cultivării ca și culturi energetice (Borland et al., 2009; Mason et al., 2015). Având modul specific de fotosinteză care permite complexelor stomatice să se închidă în timpul zilei, reducându-se astfel pierderea de apă și absorbind dioxid de carbon de regulă în timpul nopții, acestea pot crește în medii semiaride și aride, unde disponibilitatea resurselor hidrice este redusă, dar pot crește de asemenea și pe soluri cu o calitate slabă (Ianovici, 2010; Grudnicki & Ianovici, 2014).

Un alt avantaj al biomasei plantelor CAM este acela că este relativ săracă în lignină (Mason et al. 2015), compus inhibitor cheie al activității celuloitice necesare pentru hidroliză, primul stadiu al procesului de digestie anaerobică. Mai mult decât atât, lignina și derivații ei pot fi foarte toxici pentru bacteriile metanogenice, deci conținutul redus de lignină al speciilor de tip CAM oferă potențial și avantaje semnificative pentru conversia microbiană a biomasei plantelor la biogaz sau alte produse cu valoare mare (Sierra-Alvarez & Lettinga, 1991).

În ultimii ani, au fost câteva culturi de plante cu metabolism CAM exploatate pentru producerea de bioenergie, cum ar fi *Agave sisalana* și *Opuntia ficus-indica* (Calabrò et al., 2018; Mshandete et al., 2005). Producția estimată de biomasă pentru *Agave spp.* variază între 7 și 34 tone de materie uscată per an (Escamilla-Treviño, 2012). În mod asemănător, disponibilitatea biomasei lui *O. ficus-indica* a fost de aproximativ 29 de tone de substanță uscată per hectar per an (Ramírez-Arpide et al. 2018), în timp ce cea a porumbului pentru biomasă a fost de 3,95 tone/ hectar per an (Hess et al. 2009). Într-un alt studiu, s-a arătat că disponibilitatea biomasei de porumb în Statele Unite ale Americii poate fi între 1,8 și 7,9 tone de masă uscată per an (Gonzalez et al. 2011). Comparativ cu biomasa porumbului, cele două specii CAM ar putea prezenta potențial de a fi cultivate în arii semiaride. În plus, există alte specii CAM care pot fi potrivite pentru producția de bioenergie, cum

ar fi *Ananas comosus* (L.) și *Euphorbia spp* (Hastilestari et al., 2013), dar acestea au primit mai puțină atenție în producția de biomasă și biogaz. Acizii grași volatili, cum ar fi propionatul, butiratul, acetatul, produșii primari ai hidrolizei și acidogenezei din digestia anaerobică, sunt de un interes considerabil și în creștere pentru domeniul valorificării biomasei. Totuși, s-a arătat că hidroliza este primul pas și cel limitativ al digestiei anaerobe (Nopharatana et al., 2007).

O altă specie destul de cunoscută, care poate fi valorificată pentru biomasă, este *Kalanchoe daigremontiana*, plantă suculentă care nu trăiește foarte mult, originară din zonele semiaride ale Madagascarului ce se înmulțește rapid, este autogamă și produce circa 16.000 de semințe per individ acestea fiind diseminate de diverși factori precum vântul, pasările și albinele (Baldwin, 1938, Boiteau & Allorge-Boiteau, 1995; Hannan-Jones & Playford, 2002). *K. daigremontiana* conține compuși toxici, astfel fiind ocolită de animalele sălbatice, așadar în calea răspândirii acesteia nu există obstacol (McKenzie & Dunster, 1986). Tulpina plantei conține compuși chimici cu proprietăți insecticide precum taninuri (Belsamo & Uribe, 1988). Aceasta s-a extins rapid și se întâlnește astăzi chiar și în zone ale Australiei (Hannan-Jones & Playford, 2002), în Venezuela (Herrera & Nassar, 2009) sau Puerto Rico (Randall, 2002).

Un alt studiu efectuat pe plante din familia Crassulaceae precum: agave, ananas, *Euphorbia*, *Kalanchoe*, *Opuntia*, a avut drept scop exploatarea potențialului acestora de a genera metan la nivelul solului. Analiza solului în care acestea cresc a fost efectuată prin preluare de probe de nămol și s-a ajuns la concluzia că acestea ar fi utile în zonele cu soluri de o calitate slabă, unde precipitațiile sunt scăzute, pentru producerea de bioenergie (Ge et al. 2016; Sawatdeenarunat et al. 2015).

Agave americana are potențial de a produce biomasă viabilă din punct de vedere comercial în climate semiaride (Davis et al., 2011, 2014, 2016). Speciile de *Agave* folosesc calea CAM, respectiv au o mai mare eficiență de utilizare a apei și concentrații mai mari de carbohidrați solubili în clorochimuri comparativ cu plantele de tip C3 și C4 (Nobel, 1991; Borland et al. 2009; Davis et al., 2014). Această cale are de asemenea o eficiență de conversie teoretică maximă a energiei decât alte căi fotosintetice (Davis et al. 2014).

Biocombustibilul lignocelulozic avansat este produs fie din reziduurile culturii, fie din tulpina sau frunzele unor culturi dedicate producerii de biomasă, deși prima generație de biocombustibili care sunt produși exclusiv din zaharide solubile în apă din cariopse sau semințe (Hess et al. 2007; Epa, 2015).

Prin efectuarea mai multor studii, s-a ajuns la concluzia că și recoltarea tulpinilor de la *Zea mays* pentru producerea de bioenergie afectează solul,

așadar acesta necesită îngrășământ pentru ca viitoarele culturi să nu aibă de suferit (Hess et al. 2009; Gavrilă și colab, 2020). În medie, 2-3 tone de resturi din tulpina porumbului ar trebui lăsate neexploatate pentru a preveni eroziunea suprafeței solului (Yang et al. 2016). Pentru a fi evitat acest lucru va trebui găsită o altă plantă care să aibă proprietăți asemănătoare cu cele ale tulpinii de porumb pentru a putea fi folosită la obținerea de bioenergie.

CONCLUZII

Metabolismul plantelor de tip CAM este unul aparte, la care au apărut modificări diferite datorate condițiilor din mediul de viață. Aceste specii de plante, mai ales cele din familia Crasulaceae precum *Agave sisalana* și *Opuntia ficus-indica* au fost folosite pentru capacitatea acestora de a fi utilizate în producerea de bioenergie, iar comparativ cu resturile de tulpini ale porumbului care erau exploatate pentru a se folosi la producerea de bioenergie, cele două specii din familia Crasulaceae pot fi cultivate și în zone în care solul este arid sau semi-arid. În plus, există și alte specii din această familie care ar putea fi potrivite ca materie primă pentru producția de bioenergie.

REFERINȚE BIBLIOGRAFICE

- Baldwin J.T. 1938. Kalanchoe: The genus and its chromosomes. *Am J Bot.* 25: 572–579.
- Nobel P.S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. *New Phytol.* 119: 183–205.
- Borland A.M., Griffiths H., Hartwell J., Smith J.A.C. 2009. Exploiting the potential of plants with crassulacean acid metabolism for bioenergy production on marginal lands. *J. Exp. Bot.* 60: 2879–2896.
- Davis S.C., Dohleman F.G., Long S.P. 2011. The global potential for Agave as a biofuel feedstock. *GCB Bioenergy* 3: 68–78.
- Davis S.C., Kuzmick E.R., Niechayev N., Hunsaker D.J. 2016. Productivity and water use efficiency of *Agave americana* in the first field trial as bioenergy feedstock on arid lands. *GCB Bioenergy* 9: 314–325.
- Davis S.C., LeBauer D.S., Long S.P. 2014. Light to liquid fuel: theoretical and realized energy conversion efficiency of plants using crassulacean acid metabolism (CAM) in arid conditions. *J. Exp. Bot.* 65: 3471–3478.
- Hess J.R., Wright C.T., Kenney K.L. 2007. Cellulosic biomass feedstocks and logistics for ethanol production. *Biofuels Bioprod. Biorefin.* 1: 181–190.
- Epa. 2015. Renewable fuel standard program: standards for 2014 2015, and 2016 and biomass-based diesel volume for 2017; final rule. *Federal Register* 80: 77420–77518.
- Balsamo R.A., Uribe E.G. 1988. Leaf anatomy and ultrastructure of the Crassulacean-acid-metabolism plant *Kalanchoe daigremontiana*. *Planta* 173: 183–189.
- Bianchi T.S., Canuel E.A. 2011. *Chemical Biomarkers in Aquatic Ecosystems*, Princeton University Press, 392 p.

- Boiteau P., Allorge-Boiteau L. 1995. *Kalanchoe* (Crassulaceae) from Madagascar: Systematic, Ecophysiology and Phytochemistry (in French). Editions Karthala, Paris, p. 83-118.
- Borland A.M. 1996. A model for the partitioning of photosynthetically fixed carbon during the C3-CAM transition in *Sedum telephium*. *New Phytologist* 134(3): 433–444.
- Borland A.M., Griffiths H., Hartwell J., Smith J.A.C. 2009. Exploiting the potential of plants with crassulacean acid metabolism for bioenergy production on marginal lands. *J. Exp. Bot.* 60: 2879–2896.
- Borland A.M., Griffiths H.A. 1997. Comparative study on the regulation of C3 and C4 carboxylation processes in the constitutive crassulacean acid metabolism (CAM) plant *Kalanchoe daigremontiana* and the C3-CAM intermediate *Clusia minor*. *Planta* 201(3): 368-378.
- Borland A.M., Hartwell J., Weston D.J., Schlauch K.A., Tschaplinski T.J., Tuskan G.A., Yang X., Cushman J.C. 2014. Engineering crassulacean acid metabolism to improve water-use efficiency. *Trends Plant Sci.* 19(5): 327–338.
- Borland A.M., Wulschleger S.D., Weston D.J., Hartwell J., Tuskan G.A., Yang X., Cushman J.C. 2015. Climate-resilient agroforestry: Physiological responses to climate change and engineering of crassulacean acid metabolism (CAM) as a mitigation strategy. *Plant Cell Environ.* 38(9): 1833–1849.
- Calabrò P.S., Catalán E., Folino A., Sánchez A., Komilis D. 2018. Effect of three pretreatment techniques on the chemical composition and on the methane yields of *Opuntia ficus-indica* (prickly pear) biomass. *Waste Manag. Res.* 36: 17–29.
- Ceusters J., Borland A.M., Godts C., Londers E., Croonenborghs S., Van Goethem D., De Proft M.P. 2011. Crassulacean acid metabolism under severe light limitation: a matter of plasticity in the shadows? *J Exp Bot.* 62(1): 283–291.
- Cheng Y., He D. 2019. A photosynthesis continuous monitoring system for CAM plants. *Int J Agric & Biol Eng* 12(3): 141.
- Crayn D.M., Winter K., Smith J.A.C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(10): 3703–3708.
- Dodd A.N., Borland A.M., Haslam R.P., Griffiths H., Maxwell K. 2002. Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. *J Exp Bot.* 53(369): 569–580.
- Escamilla-Treviño L.L. 2012. Potential of plants from the genus *Agave* as bioenergy crops. *BioEnergy Res.* 5: 1–9.
- Flore J.A. 1994. Stone fruit. In: Schaffer B, Andersen P C (Ed.), *Handbook of environmental physiology of fruit crops. I . Temperate crops*, Boca Raton: CRC Press, p. 233–270.
- Gavrilă L.D., Rădoi E., Ianovici N. 2020. Aspects on improving the quality of plant biomass for bioethanol production. *BIOSTUDENT*, vol. 3 (1), pp. 55-68
- Ianovici N. 2010. *Citohistologie și morfoanatomia organelor vegetative*, Ed. Mirton, Timișoara, 385 p.
- Grudnicki M., Ianovici N. 2014. *Noțiuni teoretice și practice de Fiziologie vegetală*, Ed. Mirton, Timișoara, 289 p.
- Ge X., Xu F., Li Y. 2016. Solid-state anaerobic digestion of lignocellulosic biomass: Recent progress and perspectives. *Bioresour. Technol.* 205: 239–249.
- Gonzalez R., Phillips R., Jameel H., Abt R., Wright J. 2011. Biomass to energy in the Southern United States: supply chain and delivered cost. *Bioresources* 6: 2954–2976.

- Grams T.E., Thiel S. 2002. High light-induced switch from C₃- photosynthesis to crassulacean acid metabolism is mediated by UV-A/blue light. *J Exp Bot.* 53(373): 1475–1483.
- Hannan-Jones M.A., Playford J. 2002. The biology of Australian weeds 40. *Bryophyllum* Salisb. species. *Plant Prot Q.* 17: 42–57.
- Hastilestari B.R., Mudersbach M., Tomala F., Vogt H., Biskupek-Korell B., Van Damme, P., Guretzki S., Papenbrock J. 2013. *Euphorbia tirucalli* L.-Comprehensive characterization of a drought tolerant plant with a potential as biofuel source. *PLoS One* 8: e63501.
- Herrera I., Nassar J.M. 2009. Reproductive and recruitment traits as indicators of the invasive potential of *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae) and *Stapelia gigantea* (Apocynaceae) in a neotropical arid zone. *J Arid Environ.* 73: 978–986.
- Hess J.R., Kenney K.L., Wright C.T., Perlack R., Turhollow A. 2009. Corn stover availability for biomass conversion: situation analysis. *Cellulose* 16: 519-616.
- Hultine K.R., Cushman J.C., Williams D.G. 2019. New perspectives on crassulacean acid metabolism biology. *Journal of Experimental Botany* 70(22): 6489–6493.
- Mason P.M., Glover K., Smith J.A., Willis K.J., Woods J., Thompson I.P. 2015. The potential of CAM crops as a globally significant bioenergy resource: moving from fuel or food to fuel and more food. *Energy Environ. Sci. Energy Environ. Sci.* 8: 2320–2329.
- McKenzie R.A., Dunster P.J. 1986. Hearts and flowers: *Bryophyllum* poisoning of cattle. *Aust Vet J.* 63: 222–227.
- Mshandete A., Björnsson L., Kivaisi A.K., Rubindamayugi S.T., Mattiasson B. 2005. Enhancement of anaerobic batch digestion of sisal pulp waste by mesophilic aerobic pre-treatment. *Water Res.* 39, 1569–1575.
- Nopharatana A., Pullammanappallil P.C., Clarke W.P. 2007. Kinetics and dynamic modelling of batch anaerobic digestion of municipal solid waste in a stirred reactor. *Waste Manag.* 27 : 595–603.
- Osmond C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 379–414.
- Ramírez-Arpide F.R., Demirel G.N., Gallegos-Vázquez C., Hernández-Eugenio G., Santoyo-Cortés V.H., Espinosa-Solares T. 2018. Life cycle assessment of biogas production through anaerobic co-digestion of nopal cladodes and dairy cow manure. *J. Clean. Prod.*
- Randall R.P. 2002. *A Global Compendium of Weeds.* Richardson, Melbourne, 905 p.
- Sage R.F. 2016. A portrait of the C₄ photosynthetic family on the 50th anniversary of its discovery: species number, evolutionary lineages, and hall of fame. *Journal of Experimental Botany* 67(14): 4039–4056.
- Sage R.F., Sage T.L., Kocacinar F. 2012. Photorespiration and the evolution of C₄ photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology* 63(1): 19–47.
- Sawatdeenarunat C., Surendra K.C., Takara D., Oechsner H., Khanal S.K. 2015. Anaerobic digestion of lignocellulosic biomass: Challenges and opportunities. *Bioresour. Technol.* 178: 178–186.
- Sicardi M., Garcia-Prechac F., Frioni L. 2004. Soil microbial indicators sensitive to land use conversion from pastures to commercial *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) plantations in Uruguay. *Appl Soil Ecol.* 27: 125–133.
- Sierra-Alvarez R., Lettinga G. 1991. The methanogenic toxicity of wastewater lignins and lignin related compounds. *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 50: 443–455.

COCHECI & DATCU: Bioactive compounds from *Zingiber officinale* and their biological activity

- Silvera K., Neubig K.M., Whitten W.M., Williams N.H., Winter K., Cushman J.C. 2010. Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Functional Plant Biology*, 37(11): 995–1010.
- Winter K. 2019. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 70(22): 6495–6508.
- Winter K., Holtum J.A.M. 2017. Facultative crassulacean acid metabolism (CAM) in four small C3 and C4 leaf-succulents. *Australian Journal of Botany* 65(2): 103–108.
- Yang C., Li R., Zhang B., 2016. Biomass harvesting and collection, in: *Biomass Supply Chains for Bioenergy and Biorefining*. Woodhead Publishing, p. 103–125.
- Yang X., Cushman J.C., Borland A.M., Edwards E.J., Wulschleger S.D., Tuskan G.A., Owen N.A., Griffiths H., Smith J.A., De Paoli H.C., Weston D.J., Cottingham R., Hartwell J., Davis S.C., Silvera K., Ming R., Schlauch K., Abraham P., Stewart J.R., Guo H.B., Albion R., Ha J., Lim S.D., Wone B.W., Yim W.C., Garcia T., Mayer J.A., Petereit J., Nair S.S., Casey E., Hettich R.L., Ceusters J., Ranjan P., Palla K.J., Yin H., Reyes-García C., Andrade J.L., Freschi L., Beltrán J.D., Dever L.V., Boxall S.F., Waller J., Davies J., Bupphada P., Kadu N., Winter K., Sage R.F., Aguilar C.N., Schmutz J., Jenkins J., Holtum J.A. 2015. A roadmap for research on crassulacean acid metabolism (CAM) to enhance sustainable food and bioenergy production in a hotter, drier world. *New Phytol.* 207(3): 491–504.
- Zhang D.Y., Wang X.H., Chen Y., Xu D.Q. 2005. Determinant of photosynthetic capacity in rice leaves under ambient air conditions. *Photosynthetica* 43(2): 273–276.