



PRAKTIJKONDERZOEK
PLANT & OMGEVING

WAGENINGEN UR

Screening CAM-fotosynthese Bromelia's

M.G. Warmenhoven
N. Marissen
N. García

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Business Unit Glastuinbouw
maart 2006
PPO nr. 41717111

Productschap  Tuinbouw

© 2006 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden vervoelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Praktijkonderzoek Plant & Omgeving.

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

PPO Publicatienr. 41717111; € 15,-

Dit project is gefinancierd door:

Productschap Tuinbouw
Louis Pasteurlaan 6
Postbus 280
2700 AG Zoetermeer



Projectnummer: 41717111

PT-nummer: 12251

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Business Unit Glastuinbouw

Adres : Linnaeuslaan 2a

: 1431 JV Aalsmeer

Tel. : 0297 – 35 25 25

Fax : 0297 – 35 22 70

E-mail : infoglastuinbouw.ppo@wur.nl

Internet : www.ppo.wur.nl

Inhoudsopgave

pagina

1	SAMENVATTING.....	5
2	INLEIDING	7
3	MATERIAAL EN METHODE	9
4	RESULTATEN EN DISCUSSIE	13
4.1	Algemene screening Bromelia's	13
4.2	Effect groeistadium en bladleeftijd	15
4.3	Effect CO ₂ -concentratie	16
5	CONCLUSIES	19
6	LITERATUUR.....	21

1 Samenvatting

De 'normale' wijze van CO₂-opname bij de meeste planten gebeurt overdag, wanneer er licht is om de opgenomen CO₂ door middel van fotosynthese direct om te zetten in suikers. CO₂ wordt opgenomen door de huidmondjes, dus is het nodig dat de huidmondjes overdag (als het licht is) open staan. 's Nachts zijn de huidmondjes meestal dicht. Via de huidmondjes gaat ook waterdamp naar buiten, de planten verdampen zo overdag veel meer dan 's nachts.

Een aantal plantenfamilies (*Crassulaceae*, *Bromeliaceae*) hebben ook een andere wijze van CO₂-opname. In deze planten zijn de huidmondjes 's nachts geopend om CO₂ op te nemen, wat wordt opgeslagen in de vorm van malaat (appelzuur). Overdag wordt het malaat weer afgebroken tot CO₂, en zonder dat het de plant verlaat, direct voor de fotosynthese gebruikt. Zo kan de plant de huidmondjes overdag gesloten houden om de verdamping binnen de perken te houden. Dit mechanisme heet CAM-fotosynthese (Crassulacean Acid Metabolism). Sommige planten kunnen niet anders dan CAM-fotosynthese bedrijven (obligaat CAM), andere plantensoorten kunnen switchen van gewone C₃-fotosynthese naar CAM en weer terug (facultatief CAM), afhankelijk van de watervoorziening. Een volledige omschakeling kan echter enkele dagen duren.

In de praktijk komt het regelmatig voor dat Bromelia's die het C₃-fotosynthesepad gebruiken naast Bromelia's staan die het CAM-pad gebruiken. Omdat de een overdag zijn huidmondjes open heeft om CO₂ op te nemen en de ander 's nachts, is kennis van het gebruikte fotosynthesepad bij Bromelia's nodig om optimaal CO₂ te kunnen doseren. Ook bij toepassing van assimilatiebelichting is deze kennis van belang. In de literatuur worden voornamelijk soortechte Bromelia's behandeld, en van de in de sierteelt gebruikte kruisingen en selecties is vaak niet bekend of deze C₃- of CAM-fotosynthese gebruiken. Door een eerste screening van door de Bromelia-kwekers aangegeven soorten is duidelijk geworden welk fotosynthesepad wordt gebruikt bij de geteste soorten. De resultaten blijken in overeenstemming te zijn met wat er in de literatuur bekend was van in de natuur groeiende soorten. Alle geteste Guzmania's (Ostara, Soleda, Tempo, Torch en minor 'Rondo') en Vriesea's (Astrid, Barbara, Charlotte, Christina, Era, Miranda, Splenriet en x poelmannii) met uitzondering van Vriesea 'Charlotte' gebruiken het C₃-fotosynthesepad. Het CAM-fotosynthesepad wordt gebruikt door Aechmea fasciata 'Primera', Aechmea 'Blue Rain', Ananas comosus 'Variegatus', Billbergia 'Windii', Neoregelia carolinae 'Meyendorffie', Nidularium billbergioides 'Criterium', Tillandsia flabellata en Tillandsia usneoides. Tillandsia cyanea 'Anita' blijkt hoofdzakelijk C₃-fotosynthese te bedrijven. Mogelijk kan wel facultatief naar CAM-fotosynthese worden overgeschakeld wanneer de teeltomstandigheden anders zijn.

Dag en nacht CO₂ doseren tot 800 ppm bij obligate CAM-planten laat vooral een verhoging van het malaat-gehalte zien bij jonge en halfwas planten.



2 Inleiding

De toenemende trend om bij de teelt van Bromelia's te gaan belichten vraagt extra aandacht voor het mechanisme waarmee deze planten CO₂ opnemen.

De 'normale' wijze van CO₂-opname bij de meeste planten gebeurt overdag, wanneer er licht is om de opgenomen CO₂ door middel van fotosynthese direct om te zetten in suikers. CO₂ wordt opgenomen door de huidmondjes, dus is het nodig dat de huidmondjes overdag (als het licht is) open staan. 's Nachts zijn de huidmondjes meestal dicht. Via de huidmondjes gaat ook waterdamp naar buiten, de planten verdampen zo overdag veel meer dan 's nachts.

Een aantal plantenfamilies (*Crassulaceae*, *Bromeliaceae*) hebben ook een andere wijze van CO₂-opname. In deze planten zijn de huidmondjes 's nachts geopend om CO₂ op te nemen, wat wordt opgeslagen in de vorm van malaat (appelzuur). Overdag wordt het malaat weer afgebroken tot CO₂, en zonder dat het de plant verlaat, direct voor de fotosynthese gebruikt. Zo kan de plant de huidmondjes overdag gesloten houden om de verdamping binnen de perken te houden. Dit mechanisme heet CAM-fotosynthese (Crassulacean Acid Metabolism). Sommige planten kunnen niet anders dan CAM-fotosynthese bedrijven (obligaat CAM), andere plantensoorten kunnen switchen van gewone C₃-fotosynthese naar CAM en weer terug (facultatief CAM), afhankelijk van de watervoorziening. Een volledige omschakeling kan echter enkele dagen duren.

Een aantal Bromeliaceae leven in hun natuurlijke omgeving vaak hoog op boomtakken, zijn afhankelijk van een onregelmatige watervoorziening en hebben zich daarom gespecialiseerd in CAM-fotosynthese. Binnen de Bromelia-familie komen zowel obligaat CAM als facultatief CAM-planten en planten met gewone C₃-fotosynthese voor.

Voor de teelt van Bromelia's is het belangrijk om te weten of deze planten overdag of 's nachts CO₂ opnemen. Het doseren van CO₂ overdag (wat nu meestal wordt gedaan) is van weinig nut bij CAM-planten. Wanneer de ketel voornamelijk wordt gestookt om CO₂ te maken, is dat zelfs energieverspilling. Het is zeer goed mogelijk dat de productie verbetert wanneer bij CAM-planten 's nachts CO₂ wordt gedoseerd. Zeker wanneer assimilatiebelichting wordt gebruikt is het van belang dat de fotosynthese zo optimaal mogelijk verloopt, en niet wordt geremd door vroegtijdig uitgeputte malaat-voorraad (de malaatvoorraad aan het begin van de dag is een maat voor CAM-fotosynthese).

In een eerder uitgevoerd literatuuronderzoek 'CAM-fotosynthese en CO₂ bemesting bij Bromelia's' (december 2004) is beschreven welke Bromelia's obligate CAM-planten zijn, en welke facultatief. Dit zijn echter alleen soortechte Bromelia's. Het huidige sortiment bestaat vaak uit kruisingen en selecties. Welk CO₂-absorptie mechanisme deze hybriden gebruiken is niet bekend.

Een screening van de meest geteelde soorten uit het sortiment op het wel of niet gebruiken van CAM-metabolisme geeft antwoord op deze vraag. Als men weet wat voor type planten in de kas staan, is het mogelijk efficiënter CO₂ te doseren, vooral bij belichte teelten. Beiden kunnen leiden tot verhoogde productie. Belichting zal vooral voor een verhoging van de productie zorgen als de CO₂ dosering op het juiste moment plaats vindt.

Dit rapport beschrijft de gebruikte onderzoeksmethode en de resultaten van deze screening van de top-20 van het Bromelia sortiment op het gebruik van CAM-fotosynthese.

3 Materiaal en methode

CAM- fotosynthese kenmerkt zich onder andere door het opslaan van malaat gedurende de nacht in de vacuole van de cel. Overdag wordt het weer uit de vacuole getransporteerd waarna het gebruikt wordt als bouwstof voor de aanmaak van suikers in de plant. Wanneer een plant CAM-fotosynthese bedrijft zal dus de malaatconcentratie aan het einde van de nacht hoog zijn en aan het einde van de dag laag (lager). Door het verschil in de malaatconcentratie te bepalen vóór zonsopgang en aan het einde van de middag kan er vastgesteld worden of een plant CAM of C3 fotosynthese bedrijft.

Bij PPO-Glastuinbouw was reeds ervaring met bepaling van malaat in Kalanchoë-blad. Bromelia-blad is echter veel stugger, en dat vraagt extra aandacht voor de eerste stappen van de malaatbepaling. De verschillende stappen van de methodiek (homogenisatie, oplosmiddel, extractie, centrifugatie) zijn in reeksen uitgeprobeerd om te bepalen welke de beste was voor Bromeliaceae. Voor deze methode optimalisatie proeven zijn enkele Aechmea planten ter beschikking gesteld door kwekerij Estafet.

De bladmonsters zijn gewogen (versgewicht) en direct ingevroren bij - 20 °C. Met behulp van een blender (Waring) werden de monsters gehomogeniseerd in gekoeld water en vervolgens gecentrifugeerd en gefiltreerd. Het filtraat werd ingevroren bij - 20 °C. De malaatconcentratie werd bepaald met behulp van een enzymkit van Boehringer Mannheim op de spectrofotometer bij 340 nm.

De malaatconcentratie wordt berekend per gram drooggewicht, dit omdat verschillen werden verwacht in het watergehalte van de bladeren. Om deze omrekening te kunnen doen zijn aparte monsters gebruikt voor de versgewicht/drooggewicht bepaling.

Op voordracht van de Begeleidingscommissie Onderzoek Bromelia is de lijst opgesteld van belangrijkste soorten die onderzocht moesten worden. In eerste instantie zijn 22 verschillende soorten onderzocht. Om alle soorten bij elkaar te krijgen zijn elf bedrijven benaderd. Bijna alle bedrijven hebben het plantmateriaal gratis afgestaan voor het onderzoek. Een overzicht van de firma's en geleverde soorten staan in tabel 1.

Nadat de planten waren opgehaald bij de bedrijven (week 41) werden ze enkele dagen in de kas gezet bij 20°C en 800 ppm CO₂ (dag/nacht) om te acclimatiseren en een gelijke start positie te hebben. Daarna werden de planten op dezelfde dag bemonsterd voor zonsopgang en aan het einde van de middag om het verloop van de malaatconcentratie in het blad te bepalen.

De resultaten van deze eerste screening gaven aanleiding tot een vervolg bemonstering. In deze tweede onderzoeksronde zijn een aantal soorten uitgebreider onderzocht: er is gekeken naar het effect van CO₂-concentratie: a) dag en nacht hoog of b) alleen hoog gedurende de lichtperiode van de dag. Hiervoor zijn opnieuw planten gehaald bij de bedrijven (week 49). Daarnaast is er ook gekeken naar het effect van plantleeftijd op het gebruik van CAM-fotosynthese



Foto 1 en 2 - Eerste partij Bromelia's



Tabel 1 - Overzicht van bedrijven en geleverde soorten.

Bedrijf	Soorten
Kwekerij Thijs Ottenhof BV	Tillandsia flabellata
Kwekerij Estafet	Aechmea fasciata 'Primera'
Fa. C. van Schie	Nidularium billbergioides 'Criterium'
N.P. Heus	Neoregelia carolinae 'Meyendorffie'
Kwekerij Meewisse BV	Aechmea 'Blue Rain'
	Aechmea fasciata 'Primera'
Bak Rijssenhout BV	Guzmania minor 'Rondo'
Fa. Toon Kuipers BV	Guzmania 'Ostara'
	Guzmania 'Soledo'
	Billbergia 'Windii',
Fa. Zeestraten	Vriesea 'Splenet'
J. Rip Bromeliaceeën	Ananas comosus 'Variegatus'
LKP plants	Guzmania 'Tempo'
	Tillandsia cyanea 'Anita'
	Vriesea 'Era'
	Vriesea 'Barbara'
	Vriesea 'Charlotte'
	Vriesea 'Astrid'
J.H. Geling	Guzmania 'Torch'
	Tillandsia usneoides
	Vriesea 'Christina'
	Vriesea 'Miranda'
	Vriesea x poelmannii

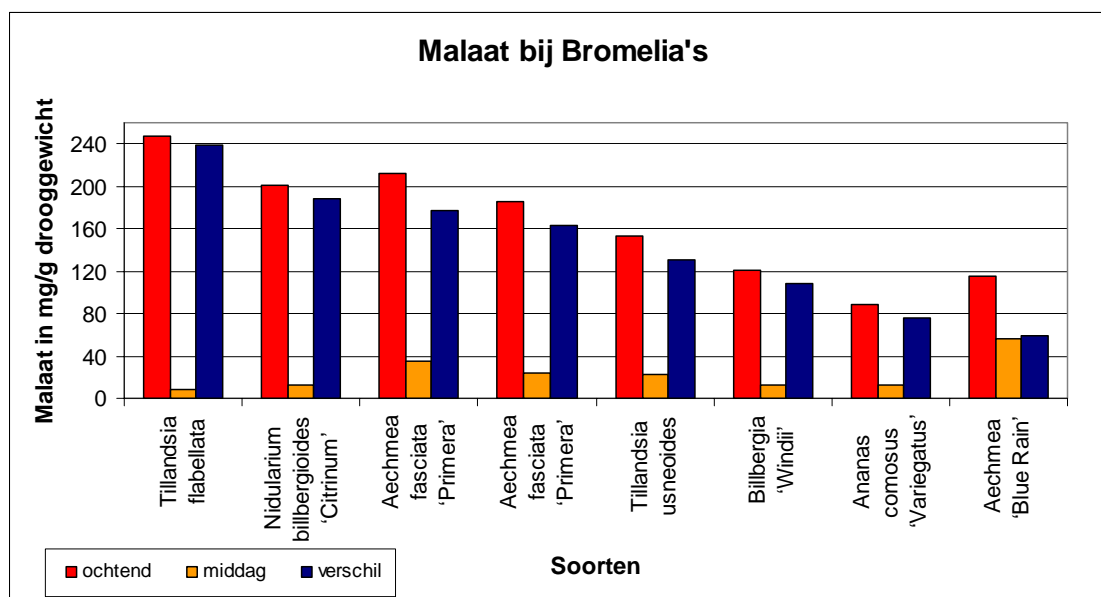
4 Resultaten en discussie

4.1 Algemene screening Bromelia's

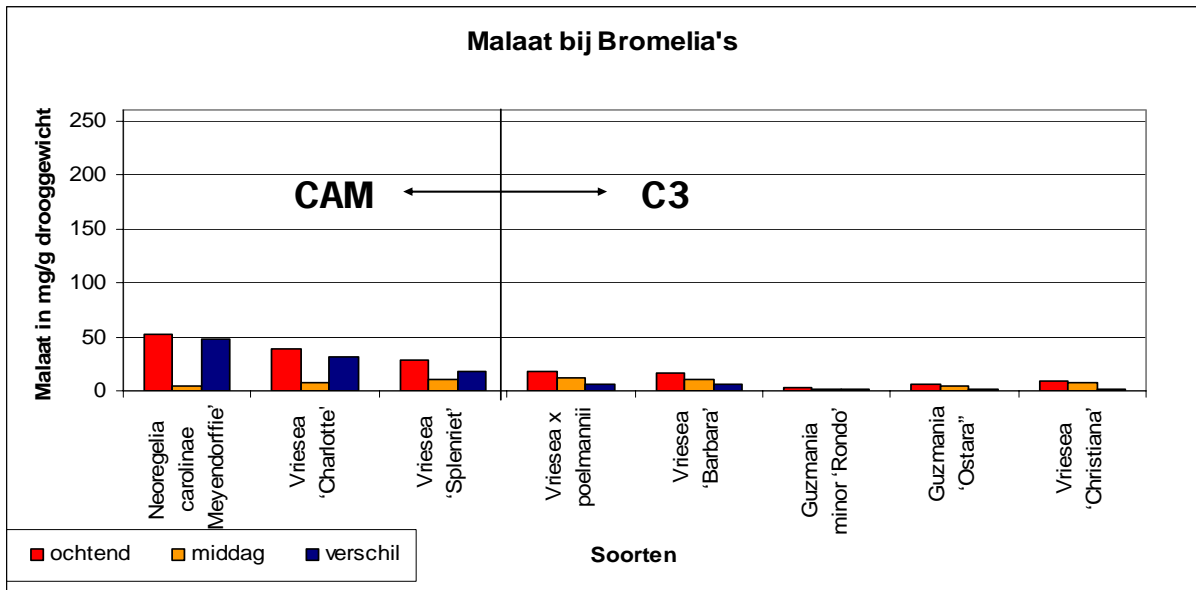
Malaat komt in lage concentraties in alle planten voor als onderdeel van belangrijke fysiologische processen. Bij CAM planten vinden wij malaat in hogere concentraties dan in C_3 -planten. CAM-fotosynthese kenmerkt zich onder andere door het opslaan van malaat gedurende de nacht in de vacuole van de cel. Overdag wordt het weer uit de vacuole getransporteerd waarna het gebruikt wordt als bouwstof voor de aanmaak van suikers in de plant. Wanneer een plant CAM-fotosynthese bedrijft zal dus de malaatconcentratie aan het einde van de nacht hoog zijn en aan het einde van de dag laag (lager). Vandaar dat er monsters zijn genomen vóór zonsopgang en aan het einde van de middag om het verschil in de malaatconcentratie vast te leggen.



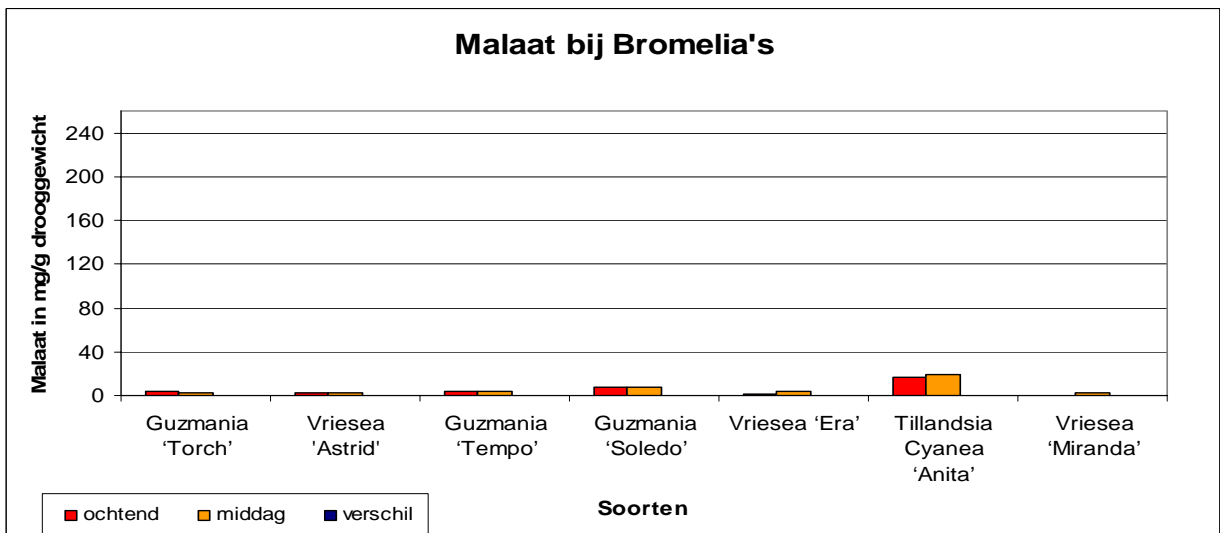
In figuur 1 t/m 3 worden de malaatconcentraties weergegeven van de monsters genomen in de ochtend (eerste balk, rood) en de middag (tweede balk, oranje). De derde balk (donkerblauw) geeft het verschil in malaat tussen ochtend en middag aan. In figuur 1 vertonen alle soorten het typische CAM-kenmerk: veel malaat in de ochtend en weinig malaat in de middag. Ook *Neoregelia carolinae* 'Meyendorffie' (figuur 2) laat dit kenmerk zien. Ten opzichte van figuur 1 zijn in figuur 2 de malaatconcentraties veel lager. *Vriesea* 'Charlotte' en *Vriesea* 'Splenet' lijken ook CAM-affiniteit te hebben. Bij de overige soorten (ook in figuur 3) zijn de verschillen tussen ochtend en middag zo klein, of nihil, dat niet meer van een CAM-kenmerk gesproken kan worden.



Figuur 1 - Malaat in mg/g drooggewicht bij Bromelia's



Figuur 2 - Malaat in mg/g drooggewicht bij Bromelia's



Figuur 3 - Malaat in mg/g drooggewicht bij Bromelia's



4.2 Effect groeistadium en bladleeftijd

De hierboven getoonde resultaten van de eerste screening gaven aanleiding om een aantal soorten wat uitgebreider te bekijken in week 49.

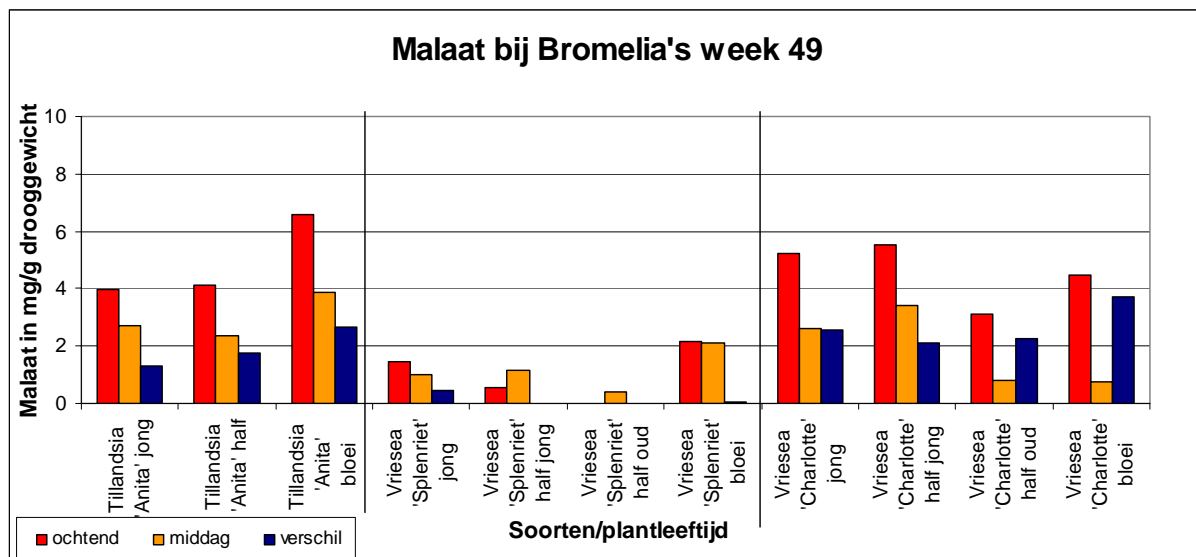
Allereerst was men verrast dat *Tillandsia cyanea* 'Anita' het C₃-fotosynthese pad gebruikte; op basis van de herkomst had men verwacht dat het een CAM plant zou zijn. Het omgekeerde gold voor *Vriesea* 'Charlotte' en *Vriesea* 'Splenet', die uit de screening CAM-affiniteit leken te hebben.

Omdat uit het onderzoek met *Kalanchoë* was bovendien gebleken dat de verschillende groeistadia ook een andere CO₂-opname pad konden gebruiken, zijn voor deze tweede bemonsteringsronde drie plantleeftijden opgehaald bij bedrijven: jonge planten, halfwas planten (nog vegetatief) en planten die al in bloei stonden. Bij *Vriesea* 'Charlotte' en *Vriesea* 'Splenet' werd tijdens het monstern van de halfwasplanten ook nog onderscheid gemaakt tussen oud en jong blad aan de plant.

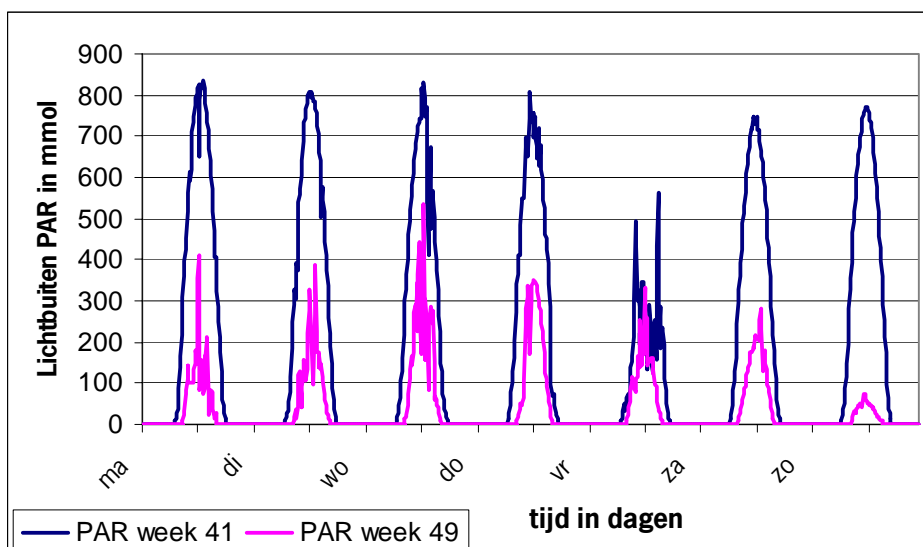
Figuur 4 toont de resultaten van deze bemonstering. In vergelijking met de figuren 1 t/m 3 valt als eerste op dat over het algemeen alle malaatconcentraties veel lager zijn dan 8 weken eerder. Dit zal voornamelijk toe te schrijven zijn aan het verschil in hoeveelheid buitenlicht (figuur 5) en dus ook de lichtintensiteit in de kas (literatuur 1, 2 en 3).

Bij *Tillandsia cyanea* 'Anita' en *Vriesea* 'Charlotte' is er wel verschil tussen de ochtend en middag bij alle plantleeftijden.

In beide onderzochte *Vriesea*'s is meer malaat gevonden in het jonge blad dan in het oude blad.



Figuur 4 - Malaat bij *Tillandsia* 'Anita', *Vriesea* 'Splenet' en *Vriesea* 'Charlotte'



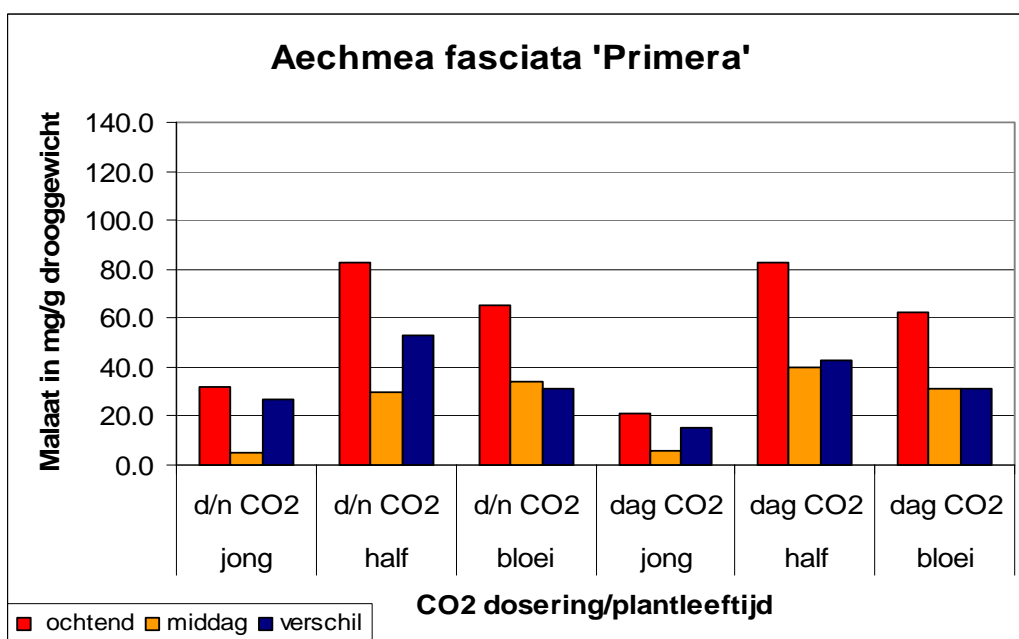
Figuur 5 - PAR licht buiten in week 41 en 49

4.3 Effect CO₂-concentratie

In week 49 is er bij enkele obligate CAM Bromelia's (Aechmea 'Blue Rain', Aechmea fasciata 'Primera' en Tillandsia flabellata) gekeken naar de CO₂-opname onder hoge (doseran tot 800 ppm) of lage (geen dosering, gemeten 490 ppm) CO₂-concentraties tijdens de nacht. Overdag was bij beide groepen de CO₂-concentratie door dosering hoog gehouden.

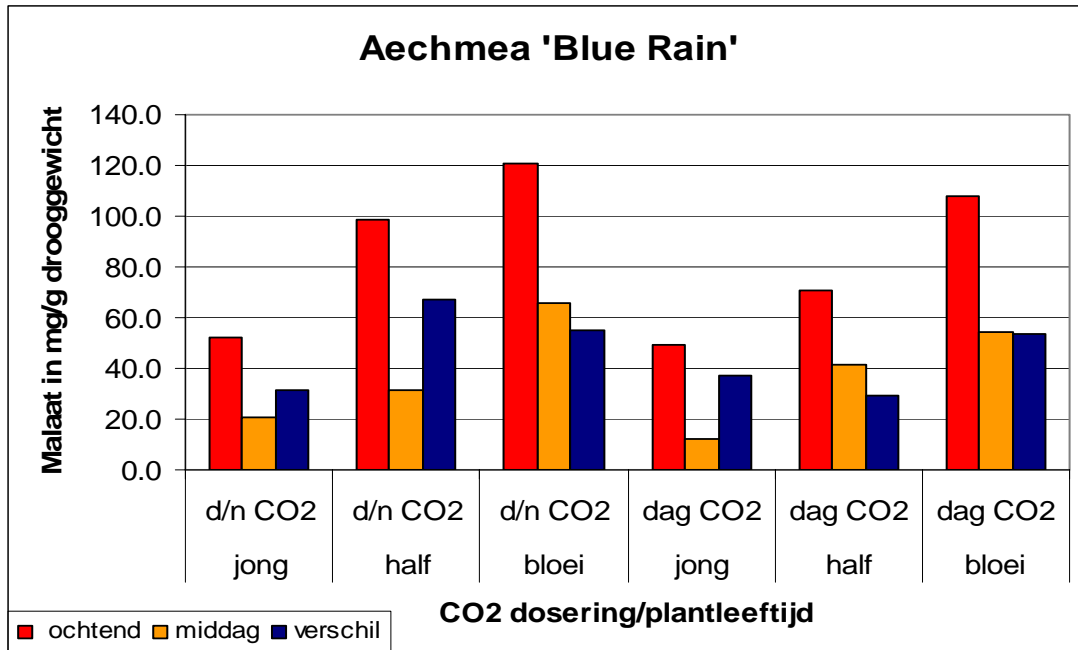
Per soort en per CO₂ doseer-strategie zijn drie plantleeftijden onderzocht als omschreven onder hoofdstuk 3. In de figuren 6 t/m 8 worden de resultaten weergegeven.

De jonge en halfwas planten van Aechmea "Blue Rain' en Tillandsia flabellata die dag en nacht onder hoog CO₂ hadden gestaan hadden meer malaat opgeslagen gedurende de nacht (rood in de grafiek) dan planten die alleen overdag hoog CO₂ hadden gekregen. Waarschijnlijk wordt deze extra opname in extra groei omgezet.



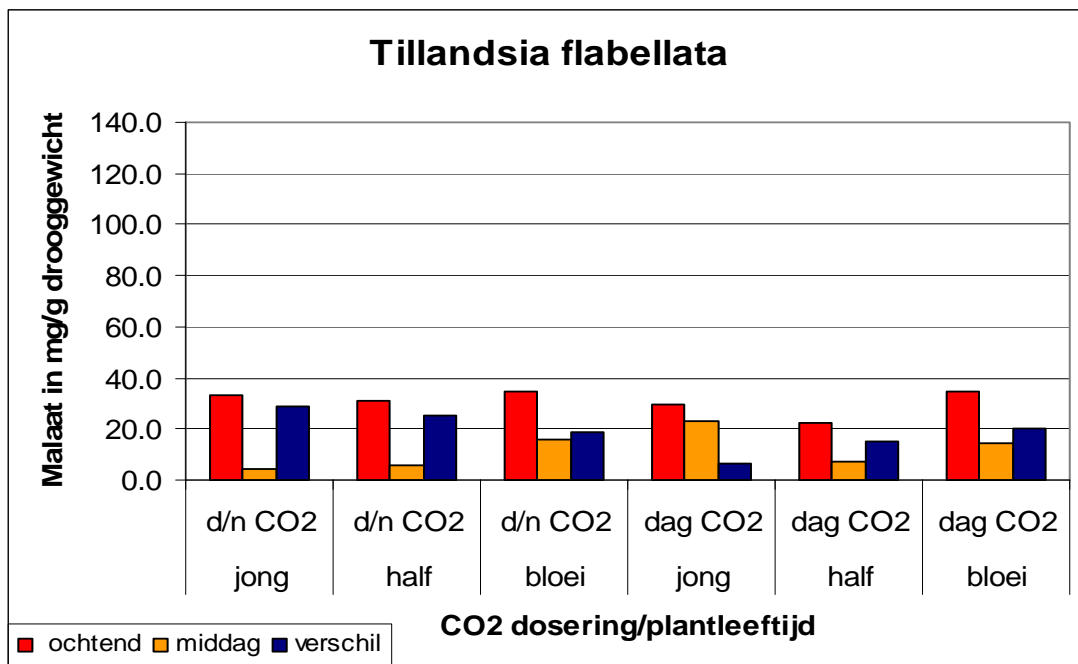
Figuur 6 - Effect CO₂-concentratie dag/nacht bij Aechmea fasciata 'Primera'

Bij *Aechmea fasciata* 'Primera' werd alleen in het jonge stadium meer malaat aangemaakt in de nacht. Daarnaast werd bij hoog CO₂ gedurende dag/nacht overdag meer malaat uit de vacuole verwerkt: het verschil tussen ochtend en middag (blauw) is in jong en halfwas planten groter (ook bij *Aechmea fasciata* 'Primera'). In het bloei stadium werd nauwelijks effect van CO₂ waargenomen op het malaatgehalte onder deze lage licht omstandigheden.



Figuur 7 - Effect CO₂-concentratie dag/nacht bij *Aechmea* 'Blue Rain'





Figuur 8 - Effect CO₂-concentratie dag/nacht bij Tillandsia flabellata

5 Conclusies

Fotosynthesepad

Na de screening van 22 soorten kan van deze soorten worden aangegeven welk fotosynthesepad ze gebruiken. In tabel 2 zijn de resultaten verwerkt van de screening. Tevens is aangegeven welk pad er volgens de literatuur (literatuur 4) gebruikt wordt bij soorten die in de natuur gevonden worden. Na vele jaren van veredelen blijven de huidige Bromelia soorten trouw aan hun fotosynthesepad die ze van oorsprong hanteerden. De geslachten Aechmea, Ananas, Billbergia, Neoregelia en Nidularium zijn in hun natuurlijke omgeving obligaat CAM en ook de onderzochte hybride soorten van deze geslachten zijn CAM gebleken. Onder het geslacht Tillandsia kunnen soorten het CAM, facultatief-CAM of C_3 -fotosynthese pad gebruiken. Van de hier geteste soorten hanteren Tillandsia usneoides en Tillandsia flabellata het obligaat CAM-pad en hanteert Tillandsia cyanea 'Anita' het C_3 -pad. Mogelijk kan Tillandsia cyanea 'Anita' ook het facultatief-CAM-pad gebruiken omdat malaatconcentraties ten opzichte van Vriesea en Guzmania toch relatief hoog zijn. Vriesea's hanteren over het algemeen het C_3 -pad maar zijn soms ook facultatief-CAM tijdens de eerste screening leken Vriesea 'Charlotte' en Vriesea 'Splendriet' affiniteit te hebben met CAM-fotosynthese.

Bij Vriesea 'Charlotte' en Vriesea 'Splendriet' is voorkeur voor CAM-fotosynthese ook teruggevonden in de tweede bepaling en hebben we waarschijnlijk toch te maken met een facultatieve CAM plant. Voor de overige Vriesea's en Guzmania's geldt dat de hier geteste soorten het C_3 -pad gebruiken. Het verschil in malaat tussen de twee monster tijdstippen zal in het lichtniveau van dat moment gezocht moeten worden (literatuur 1, 2 en 3).

Tabel 2 - Gebruikte Fotosynthesepad na screening

Soorten	Fotosynthese	Fotosynthese volgens literatuur
Aechmea 'Blue Rain'	CAM	Aechmea soorten zijn
Aechmea fasciata 'Primera' H1	CAM	CAM
Aechmea fasciata 'Primera' H2	CAM	
Ananas comosus 'Variegatus'	CAM	CAM
Billbergia 'Windii'	CAM	CAM
Guzmania 'Ostara'	C_3	
Guzmania 'Soledo'	C_3	Guzmania in het algemeen
Guzmania 'Tempo'	C_3	C_3
Guzmania 'Torch'	C_3	en soms facultatief CAM
Guzmania minor 'Rondo'	C_3	
Neoregelia carolinae 'Meyendorffie'	CAM	CAM
Nidularium billbergioides 'Criterium'	CAM	CAM
Tillandsia cyanea 'Anita'	C_3 /Facultatief CAM	Kan C_3 of
Tillandsia flabellata	CAM	facultatief CAM of
Tillandsia usneoides	CAM	CAM zijn
Vriesea 'Astrid'	C_3	
Vriesea 'Barbara'	C_3	
Vriesea 'Charlotte'	C_3 /Facultatief CAM	
Vriesea 'Christina'	C_3	Vriesea in het algemeen
Vriesea 'Era'	C_3	C_3
Vriesea 'Miranda'	C_3	en soms facultatief CAM
Vriesea 'Splendriet'	C_3 /Facultatief CAM	
Vriesea x poelmannii	C_3	

H1 en H2 geven aan dat er twee verschillende herkomsten zijn.

Vriesea's hanteren over het algemeen het C_3 -pad, maar zijn soms ook facultatief CAM. Tijdens de eerste screening gebruiken Vriesea 'Charlotte' en Vriesea 'Splenet' de CAM-fotosynthese. In de tweede ronde wordt duidelijk dat Vriesea 'Splenet' het C_3 -pad gebruikt. Dit duidt er op dat deze soort kan wisselen, en dat de voorgeschiedenis van invloed is op welk pad gebruikt wordt. Het uitzoeken van welke factoren bepalend zijn voor de keuze CAM of C_3 is niet in dit project opgenomen.

Plant- en bladleeftijd

De leeftijd van de planten van Tillandsia 'Anita' en Vriesea 'Charlotte' bepaalt deels de mate van CAM-fotosynthese: naarmate de planten ouder worden is deze belangrijker. Ook in de bladleeftijd is deze trend te zien. Bij Vriesea 'Splenet' en Vriesea 'Charlotte' heeft van de halfwas planten het oude blad hogere malaatgehaltenes dan het jonge blad. Dit houdt in dat er tijdens de teelt van deze soorten rekening moet worden gehouden met een overschakeling naar een hoger gebruik van het CAM-pad bij oudere planten.

Effect CO_2 -concentratie

Zelfs onder deze lage lichtomstandigheden werd er meer malaat opgeslagen in de vacuole gedurende de nacht in het jonge en halfwas stadium wanneer de CO_2 -concentratie gedurende de nacht hoog was. Met name de verwerking van malaat gedurende de dag in het jonge en halfwas stadium was hoger. Mogelijk zijn de effecten bij een hoger lichtniveau groter (literatuur 1, 2 en 3).

6 Literatuur

- 1 Keller, P. and U. Lüttge, 2005. Photosynthetic light-use by three bromeliads originating from shaded sites (*Ananas ananassoides*, *Ananas Comosus* cv Panare) and exposed sites (*Pitcairnia pruinosa*) in the medium Orinoco basin, Venezuela. *Biologia plantarum* 49(1): 73-79
- 2 Lüttge U. and F. Beck, 1992. Endogenous rhythms and chaos in crassulacean acid metabolism. *Planta* 188: 28-38
- 3 Mansfield T.A. & P.J. Snaith, 1984 Circadian rhythms. In M.B. Wilkins (Ed.) *Advanced Plant Physiology*. Pp. 201-218. Longman Scientific & Technical.
- 4 Marissen N., M.G. Warmenhoven, 2004. Literatuuronderzoek CAM-fotosynthese en CO₂ bemesting bij Bromelia's. PPO rapportnummer 41780157
- 5 Benzing, D.H, 2000. Bromeliaceae – Profile of an adaptive Radiation.