# Literatuuronderzoek CAM-fotosynthese en $CO_2$ bemesting bij Bromelia's

N. Marissen
M.G. Warmenhoven

Productschap Tuinbouw

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Business Unit Glastuinbouw
December 2004
PPO nr. 41780157

© 2004 Wageningen, Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, 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.




Projectnummer: 41780157

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.
Glastuinbouw
Adres : Linnaeuslaan 2a
: 1431 JV Aalsmeer
Tel. : 0297 – 35 25 25
Fax : o297 – 35 22 70
E-mail : infoglastuinbouw.ppo@wur.nl
Internet : www.ppo.wur.nl

# Inhoudsopgave

pagina

SAMENVATTING....4

1 INLEIDING....5

2 METHODE....6

3 $C_3$-FOTOSYNTHESE, $C_4$-FOTOSYNTHESE EN CAM-FOTOSYNTHESE, EEN INLEIDING....7
3.1 $C_3$ - fotosynthese....7
3.2 $C_4$ - fotosynthese....7
3.3 Crassulacean Acid Metabolism (CAM)....8

4 $CO_2$-OPNAME BIJ BROMELIA'S....13
4.1 Effecten van $CO_2$ doseren op de groei en ontwikkeling van Bromelia's....13
4.2 Parameters die invloed hebben op de opname van $CO_2$....14
4.2.1 Temperatuur....14
4.2.2 Licht....15
4.2.3 Water(stress)/ zoutstress....15
4.2.4 Relatieve luchtvochtigheid....16
4.2.5 Voeding....16
4.3 Welk fotosynthese pad gebruikt Bromelia....17

5 LITERATUUR....18

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

# Samenvatting


**CAM-fotosynthese**

De 'normale' wijze van $CO_2$-opname gebeurt bij de meeste planten overdag, wanneer er licht is om de opgenomen $CO_2$ door middel van fotosynthese direct om te zetten in suikers. Hiervoor is het nodig dat de huidmondjes overdag open staan, 's nachts zijn huidmondjes meestal dicht. Via de huidmondjes gaat waterdamp naar buiten, de planten verdampen zo overdag veel meer dan 's nachts. Een deel van de *Bromeliaceae* -soorten hebben zich echter gespecialiseerd in een andere wijze van $CO_2$-opname. In deze planten zijn de huidmondjes 's nachts geopend om $CO_2$ op te nemen, wat wordt opgeslagen in de vorm van malaat (appelzuur). Overdag wordt het malaat weer afgebroken tot $CO_2$, 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 *Bromeliaceae* kunnen niet anders dan CAM-fotosynthese bedrijven (obligaat CAM), andere soorten kunnen switchen van gewone ($C_3$) fotosynthese naar CAM en weer terug (facultatief CAM), afhankelijk van de watervoorziening en een derde groep gebruikt de gewone $C_3$-fotosynthese. Een volledige omschakeling kan enkele dagen duren.

**Factoren die bepalend zijn of CAM-fotosynthese gebruikt wordt**

*Temperatuur*.

Bij obligate CAM-soorten is de opname van $CO_2$ in de nacht bij een lagere temperatuur beter dan bij een hogere temperatuur. Dagtemperaturen boven de 40 °C remmen ook de nachtelijke $CO_2$-opname.

*Licht*.

De afwisseling van licht/donker en donker/licht is nodig om de aanmaak en afbraak van malaat te reguleren. Omdat de meeste CAM-gebruikende *Bromeliaceae* enigszins zijn aangepast aan schaduw, kan een hoge lichtintensiteit de $CO_2$-opname negatief beïnvloeden. Er zijn duidelijke interacties gevonden tussen lichtniveau en temperatuur.

*Droogte- en zoutstress*

CAM-fotosynthese heeft zijn oorsprong als aanpassing aan droogte- en zoutstress. Onder de huidige teeltomstandigheden is het niet aannemelijk dat droogtestress optreedt, wat wil zeggen dat bij facultatieve CAM-planten waarschijnlijk $C_3$-fotosynthese wordt gebruikt.

*RV*

Hoge RV's verlagen de $CO_2$ opname overdag en 's nachts.

**Welke Bromeliaceae zijn obligaat - , facultatief- of niet-CAM?**

In de tekst wordt een overzicht gegeven welk fotosynthese-pad gebruikt wordt door de verschillende groepen. In het genus *Tillandsia* bijvoorbeeld, komen alle drie de fotosynthese-types voor, *Guzmania* en *Vriesea* kunnen zowel facultatief CAM als C3-fotosynthese gebruiken. *Bromelia* en *Aechmea* zijn obligaat CAM-plant.

**Conclusie**

Kennis van het gebruikte fotosynthese-pad bij *Bromeliaceae* is nodig voor het zinvol doseren van CO2 en bij toepassing van assimilatiebelichting


© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V. 

# 1 Inleiding

De manier waarop planten $CO_2$ opnemen is verschillend. In belangrijke mate wordt dit bepaald door de omgeving waarin planten groeien waarbij de beschikbaarheid van water een belangrijke rol speelt. Van bromelia's is bekend dat ze zowel $C_3$fotosynthese bedrijven als CAM-fotosynthese. In tegenstelling tot $C_3$-fotosynthese nemen CAM planten niet overdag maar "s nachts $CO_2$ op.

Doel:
Het doel van deze literatuurstudie om aan de hand van verschenen publicaties inzicht te krijgen in:

- Wat is het verschil tussen $C_3$ en CAM-fotosynthese
- Welke soorten/cultivars zijn CAM en of $C_3$, en in hoeverre
- Wat is de invloed van $CO_2$ op bromelia's
- Welke teelt factoren beïnvloeden de $CO_2$-opname in Bromelia's

# 2 Methode

Voor de litteratuurstudie zijn de volgende bestanden geraadpleegd:
- Artik
- C.A.B. (Commonwealth Agricultural Bureaux)

Voor het zoeken zijn de trefwoorden soortnaam x $CO_2$, of alleen soortnaam gebruikt. Vervolgens is de geschikte literatuur gescreend en opgevraagd. Met behulp van wat hoofdstukken uit leerboeken en een monografie over CAM is daarna een raamwerk gemaakt waarin de gelezen literatuur wordt gepast:
- Fotosynthese in het algemeen: wat is het, hoe werkt het.
- Welke omgevingsfactoren hebben invloed op het al dan niet gebruiken van het CAM pad door bepaalde planten.
- Welke soorten Bromelia's zijn (mogelijk) CAM-plant of $C_3$-plant.
- Invloed $CO_2$ bij Bromelia's

**Verklarende woordenlijst**

| | |
|---|---|
| $C_3$, $C_4$, $C_5$ suiker/zuren | - moleculen met koolstofketens van respectievelijk 3, 4 of 5 koolstof atomen |
| Malaat | - organisch zuur dat bestaat uit een keten van vier koolstof atomen (appelzuur) |
| Aspartaat | - organisch zuur dat bestaat uit een keten van vier koolstof atomen, soms vervangt het malaat |
| Rubisco | - het eiwit dat $CO_2$ bindt voor de $C_3$-fotosynthese |
| PEP-carboxylase | - het eiwit dat $CO_2$ bindt voor de $C_4$-fotosynthese en CAM-fotosynthese |
| Decarboxylatie | - afsplitsen van $CO_2$ van malaat |
| Fotorespiratie | - opname van zuurstof in plaats van $CO_2$, dit leidt niet tot aanmaak van suikers, dus geeft energie verlies |
| Zuurflux | - toename en afname van malaat concentratie in de vacuole van de cel |
| Katalysator | - een eiwit (enzym) dat de chemische reactie activeert zonder zelf van chemische samenstelling te veranderen |
| PPF | - Photosynthetic Photon Flux (400 – 700 nm) in $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ is een maat voor de lichtintensiteit, de hoeveelheid fotonen (lichtdeeltjes) die per seconde op een vierkante meter valt |

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

# 3 $C_3$-fotosynthese, $C_4$-fotosynthese en CAM-fotosynthese, een inleiding

Het omzetten van energie uit zonlicht naar chemische energie is voornamelijk voorbehouden aan groene planten. Door de opname van koolzuurgas en water worden m.b.v. van de zonne-energie suiker en zuurstof gevormd. De overallreactie van de fotosynthese is als volgt:

$CO_2 + H_2O + \text{licht} \Rightarrow C_6H_{12}O_6 + O_2$

koolzuurgas + water + energie $\Rightarrow$ suiker + zuurstof

De absorptie van zonne-energie vindt plaats in de pigmenten. Bij hogere planten gaat het hier om chlorofyllen en carotenoïden. Door de absorptie van licht komt een keten van elektronentransport opgang. Tijdens het elektronentransport worden energierijke verbindingen gevormd als ATP en NADPH. Het fotosynthese proces kan worden onderverdeeld in twee type reacties:

1) Processen die lichtafhankelijke zijn (lichtreacties) zoals het splitsen van water en de vorming van energierijke verbindingen ATP en NADPH.
2) Processen die niet lichtafhankelijk zijn (donkerreacties) zoals de reductie van $CO_2$ en de vorming van suikers. Hiervoor worden de energierijke verbindingen ATP en NADPH gebruikt.

Koolzuurgas ($CO_2$) wordt via de huidmondjes ingevangen. De manier waarop $CO_2$ wordt opgenomen en verder verwerkt tot suikers via drie verschillende paden verlopen; $C_3$-, $C_4$-, en CAM - fotosynthese. De belangrijkste factoren die kan bepalen welk van de paden gebruikt wordt is de beschikbaarheid van water en $CO_2$.

## 3.1 $C_3$ - fotosynthese

De $C_3$-fotosynthese is de meest voorkomende vorm. In $C_3$-fotosynthese wordt $CO_2$ in de mesofylcellen (deze bevinden zich direct achter de huidmondjes) door het enzym **Rubisco** gebonden aan een **$C_5$ - suiker** (Ribulose 1,5 - bisphosphate) tot een instabiele $C_6$ verbinding die direct uiteen valt in twee $C_3$ stukjes (PGA – 3-Phosphoglycerate) waaruit het een **$C_3$ – suiker** (triose) wordt gevormd. Rubisco bindt ook vaak – per ongeluk – zuurstof (**fotorespiratie**). Door de veel hogere zuurstof concentratie (20%) dan koolzuurgas (0,035%) in de lucht komt dit nogal eens voor. Het binden van zuurstof resulteert niet tot de inbouw van koolstof en geeft dus energieverlies. $C_3$ - fotosynthese, opname en verwerking van $CO_2$, vindt overdag plaats, dus de huidmondjes moeten overdag open staan.
Met name in een klimaat met veel licht, waar de verhouding $CO_2/O_2$ nog lager is (bijvoorbeeld in een gesloten kas met veel fotosynthetiserend gewas), zal fotorespiratie toenemen. Verder zijn in een klimaat met een hoog lichtniveau de belangen van de fotosynthese (huidmondjes open voor een goede uitwisseling van $CO_2$ met de omgeving) tegenstrijdig met die van de waterbalans (huidmondjes dicht om uitdroging te voorkomen). Planten uit extreem droge of warme streken hebben deze problemen opgevangen door een tweetal mechanismen te ontwikkelen: $C_4$-fotosynthese en CAM-fotosynthese.

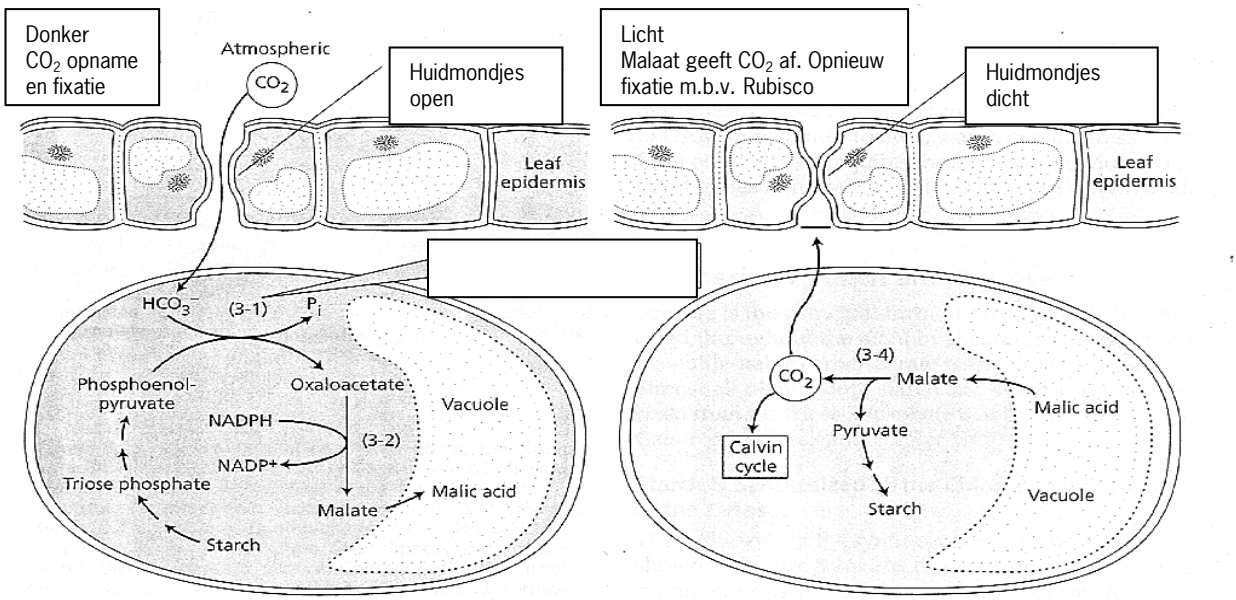
## 3.2 $C_4$ - fotosynthese

Doel: fotorespiratie vermijden.
In $C_4$ - fotosynthese wordt $CO_2$ in de mesofylcellen door het enzym **PEP-carboxylase** gebonden aan een drager molecuul (fosfo-enolpyruvaat - PEP) waarna **malaat** of **aspartaat** (**$C_4$-zuren**) ontstaat. Het $C_4$-molecuul malaat /aspartaat wordt getransporteerd naar de vaatbundelschede (een krans met cellen rond de vaatbundels waarin Rubisco zit). In de vaatbundelschede wordt de $CO_2$ weer afgesplitst en nu

gefixeerd met behulp van Rubisco als bij $C_3$- fotosynthese. Daar PEP-carboxylase $CO_2$ specifiek is wordt er geen zuurstof ingebouwd. De plaats van fixatie van $CO_2$ is dus ruimtelijk gescheiden van de plaats van verwerking. Op de plaats van verwerking wordt de $CO_2$ –concentratie hoog, en de $O_2$-concentratie laag gehouden.

## 3.3 Crassulacean Acid Metabolism (CAM)

Doel: waterverlies voorkomen
Wanneer planten onder nog extremere condities groeien is het efficiënter invangen van $CO_2$ via het $C_4$-pad niet meer voldoende. Om waterverlies zoveel mogelijk te beperken zullen de huidmondjes overdag gesloten moeten zijn. Deze planten gebruiken CAM - fotosynthese (figuur 1) die veel overeenkomst vertoont met $C_4$-fotosynthese. Nachts staan de huidmondjes open om $CO_2$ vast te leggen, m.b.v. PEP-carboxylase wordt een organisch zuur, n.l. malaat (appelzuur) gemaakt (**carboxylatie**) dat gedurende de nacht wordt opgeslagen in de vacuole van de cel. Hierdoor daalt de pH van de vacuole sterk gedurende de nacht. Overdag wordt het malaat weer uit de vacuole getransporteerd en wordt $CO_2$ weer afgesplitst (**decarboxylatie**) waarna het $C_3$-pad verder wordt gevolgd. Hier zijn de fixatie en de verwerking van koolzuurgas in de tijd gescheiden. De opslag van malaat in de vacuole is nodig omdat de energie die nodig is om $CO_2$ opnieuw te reduceren en fixeren (m.b.v. Rubisco) alleen overdag kan worden gevormd onder invloed van licht. Ook is aangetoond dat de snelheid waarmee $CO_2$ vrij komt van malaat lichtafhankelijk is.
In tabel 1 worden de algemene karakteristieken van $C_3$, $C_4$ en CAM -fotosynthese naast elkaar gezet. Uit de tabel wordt duidelijk dat met $C_4$ en CAM -fotosynthese de plant meer energie nodig heeft om 1 mol $CO_2$ te binden dan met $C_3$-fotosynthese. CAM- en $C_3$-fotosynthese stelt ze echter wel in staat om te groeien onder omstandigheden die voor $C_3$-planten niet mogelijk zijn.
Bij een aantal plantensoorten is het zo dat ze alleen via het CAM-metabolisme $CO_2$ kunnen opnemen, maar bij andere soorten worden ook varianten waargenomen, men spreekt dan wel van incomplete en facultatieve CAM: De planten kunnen dan afwisselen tussen $C_3$- en CAM-fotosynthese.




Figuur 1 - *Crassalusean acid metabolism in blad (Taiz et. all, 1998. (49))*

*Tabel 1 -* Algemene karakteristieken $C_3$-, $C_4$-, en CAM – fotosynthese (38, 46, 49)

| Kenmerk | $C_3$ | $C_4$ | CAM |
|---|---|---|---|
| Blad anatomie | Fotosynthese cellen tonen geen bundeling | Fotosynthese cellen tonen bundeling tot vaatbundelschede | Fotosynthese cellen tonen geen bundeling, dikker blad, grote vacuole |
| Enzym Carboxylering | Rubisco | PEP carboxylase, daarna Rubisco | Nachts: PEP carboxylase<br>Dag: voornamelijk Rubisco |
| Energie voor opname 1 mol $CO_2$ | 3 ATP + 2 NADPH | 4-5 ATP + 2 NADPH | 5.5-6.5 ATP + 2 NADPH |
| $CO_2$ compensatiepunt ($\mu$mol $mol^{-1}$ $CO_2$ ) | 30 - 70 | 0 - 10 | 0 – 5 in donker |
| Optimale temperatuur voor fotosynthese | 15 – 25°C | 30 – 47°C | ≅ 35°C |
| Droge stof productie (tonnen/hectare/jaar | 22 ± .3 | 39 ± 17 | zeer variabel, meestal laag |
| Verdamping $H_20$ g per mol $CO_2$ | 400-500 | 250-300 | 50-100 |
| Behoefte aan $Na^+$ als sporen - element | nee | ja | ja |
| Huidmondjes open | dag | dag | nacht |
| Efficiëntie water gebruik (WUE) | laag | hoog | zeerhoog |
| $CO_2$ opname en verwerking | Één 'ruimte' | ruimtelijk gescheiden | gescheiden in tijd |

Net als alle andere planten zijn CAM planten onderworpen aan de dagelijkse afwisseling van licht en donker. In het dagelijkse ritme van de CAM - fotosynthese worden 4 fasen onderscheiden (53) figuur 2:

Fase I - De zuurfixatie (Acidification) door PEP – carboxylase die start aan het begin van de nacht. De malaat-concentratie neemt toe gedurende de nacht.

Fase II - Aan het begin van de dag zal naast fixatie met PEP ook fixatie met Rubisco plaats vinden. De PEP fixatie zal geleidelijk geheel over genomen door Rubisco-fixatie. Aan het einde van fase II overheerst de $C_3$ -fotosynthese.

Fase III - De huidmondjes zijn volledig gesloten. $CO_2$ wordt afgesplitst (gedecarboxyleerd) van het malaat met als gevolg dat de malaat concentratie gaat dalen. Het eerder door PEP-case gebonden $CO_2$ wordt opnieuw gefixeerd, maar nu door Rubisco.

Fase IV - Start wanneer de malaat concentratie is uitgeput, de huidmondjes gaan nu weer open. Geleidelijk aan zal minder $CO_2$ van buiten (via de huidmondjes) door Rubisco gebonden worden, en wordt de PEP fixatie weer gestart. In deze fase is het mogelijk dat er fotorespiratie optreedt ("het per ongeluk" binden van $O_2$ in plaats van $CO_2$ door Rubisco).

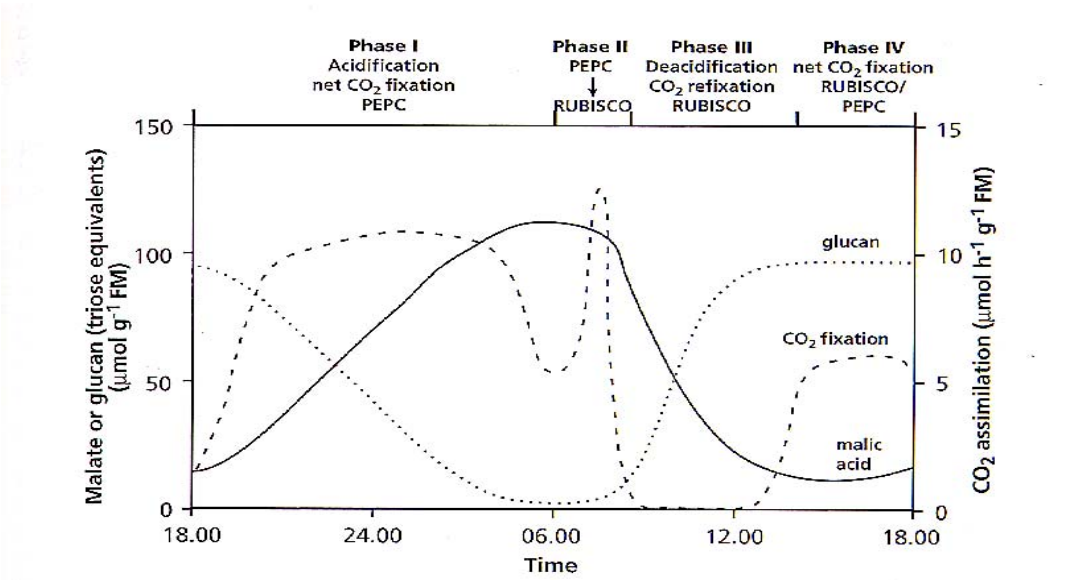



FIGURE 46. $CO_2$ fixation in CAM plants, showing diurnal patterns for stomatal conductance, net $CO_2$ assimilation, malic acid concentration, and carbohydrate concentrations; PEPC is PEP carboxylase (after Leegood & Osmond 1990, Osmond & Holtum 1981).

*Figuur 2* - Dagelijkse netto $CO_2$ opnamen CAM planten, malaat concentratie en koolhydraten concentratie (als Triose equivalenten) – Lambers et al. 1998 (22).

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

Fotorespiratie aan het einde van de dag (fase IV) is aangetoond bij *Phalaenopsis* (46) en *Kalanchoe daigremontiana* (35). De hoge fotorespiratie wordt veroorzaakt door de zeer lage interne $CO_2$ weerstand (bij *Kalanchoe daigremontiana* welke vooral het gevolg is van de bladdikte).
Hoewel het CAM-ritme van nature aanwezig is bij *Kalanchoë,* is de overgang van licht naar donker nodig om het ritme in stand te houden (starten/ resetten (EOD = End of Day effect)). Het resetten (opnieuw synchroniseren) is nodig omdat het natuurlijke etmaal-ritme niet precies gelijk is aan 24 uur. Soms kan een wisseling in temperatuur ook het reset effect geven.
De fotoreceptor (pigment dat licht gewaar wordt) die dus een belangrijke rol speelt bij het instandhouden van het CAM - ritme is fytochroom. Er is rood/ver-rood omkeerbaarheid (kenmerk van fytochroom gestuurde reactie).
Bij CAM - fotosynthese worden ook varianten waargenomen men spreekt wel van incomplete en facultatieve CAM (7, 22). Er zijn drie vormen beschreven

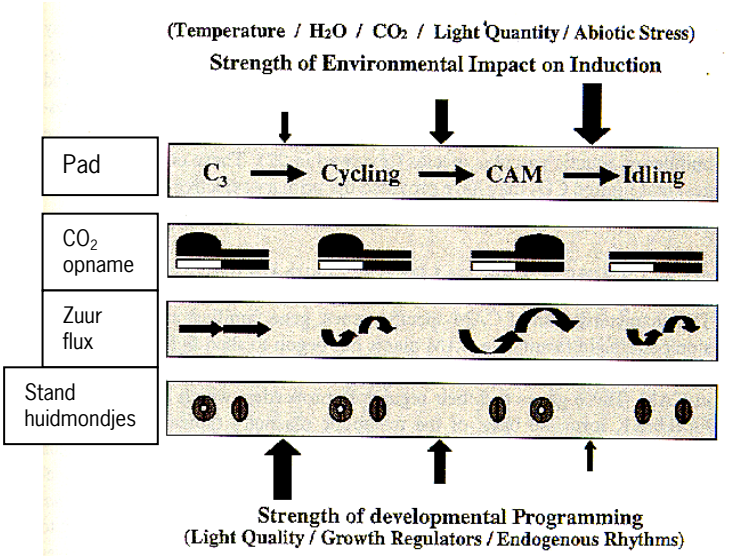
*1. CAM - cycling*
Sommige planten vertonen toch de dagelijkse fluctuatie in malaat concentratie zonder $CO_2$ opname in de nacht. De malaat ophoping nachts ontstaat dan door hergebruik van $CO_2$ uit respiratie $\Rightarrow$ CAM – cycling. CAM-cycling komt onder andere voor bij subfamilies van Cactaceae (29) en *Sedum telephium* (3)

*2. CAM - idling*
Andere CAM planten openen echter hun huidmondjes helemaal niet (dag of nacht) wanneer ze aan zeer grote waterstress worden blootgesteld. Ook hier vindt dan hergebruik van $CO_2$ uit de respiratie plaats $\Rightarrow$ CAM - idling. *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae), die in optimale omstandigheden CAM - cycling toepast, schakelt bij droogte over op CAM - idling (18).

*3. Facultatieve CAM-planten*
Daarnaast zijn er facultatieve CAM-planten: deze planten vertonen onder optimale omstandigheden (bijvoorbeeld voldoende water beschikbaar) $C_3$ - of $C_4$ – fotosynthese, wanneer ze echter blootgesteld worden aan droogte wordt overgeschakeld op CAM fotosynthese.
Van enkele *Tillandsia* (24) en *Vriesea* (16) soorten is bekend dat de nachtelijke productie van malaat groter is dan de $CO_2$ opname uit de lucht (in de nacht). De verklaring voor dit verschijnsel ligt in het feit dat deze planten 's nachts behalve de atmosferische $CO_2$ opname ook tegelijkertijd $CO_2$ wordt vast gelegd die vrijkomt uit de ademhaling (ook wel $CO_2$ recycling tijdens CAM genoemd).

Figuur 3 geeft een overzicht van de invloed die omgevings- en ontwikkelingsfactoren hebben op de belangrijkste CAM aanpassingen. Bij een toenemende lichtintensiteit, en/of een stijgende temperatuur en/of een afname van de waterbeschikbaarheid zullen de planten een andere methode gebruiken om $CO_2$ op te nemen. De $CO_2$ opname verplaatst van overdag naar 's nachts (afhankelijk van de stand van de huidmondjes) en zal in extreme situaties stoppen (zie $CO_2$ opname en huidmondjes figuur 3). De **zuurflux** laat het verloop gedurende de dag van malaat concentratie in de vacuole zien. Als gevolg van deze aanpassingen (aan o.a. waterstress) zal de ontwikkeling (e.g. relatieve groei snelheid) afnemen.

Meer recente literatuur laat meer van het mechanisme zien:
Het vrijgeven van malaat uit de vacuole is geen homogeen proces. Sommige cellen of groepen van cellen zullen 's morgens eerder beginnen met het vrij geven van malaat dan andere. Het niet homogene verloop van dit proces komt met name naar voren tijdens de overgang van fase II naar fase III (nacht/dag) en de overgang van fase III naar fase IV (dag/nacht). Door de stijging van de interne $CO_2$-concentratie ($C_{int}$) in het blad als gevolg van decarboxylatie, sluiten van de huidmondjes overdag. Naast deze $C_{int}$ stijgt ook de interne $O_2$-concentratie. Aan het einde van fase III, als ook de interne $O_2$-concentratie hoog is, neemt $C_{int}$ af. In deze overgangsfase komen $C_3$-fotosynthese en CAM-fotosynthese naast elkaar voor. De kans op het optreden van fotorespiratie is in deze fase dus hoog (26a, 35).




*Figuur 3 -* Invloed van omgevings- en ontwikkelingsfactoren op de belangrijkste CAM varianten. De grote van de pijlen geeft de relatieve kracht aan van de factoren. Bij $CO_2$ opname staat het witte balkje voor de licht periode en het zwarte balkje voor de donker periode – Cushman and Bohnert, 1999 (3)

CAM-fotosynthese bij waterplanten

Ook bij waterplanten is CAM fotosynthese waargenomen (22). In dit geval niet vanwege waterstress maar omdat de $CO_2$ concentratie in water (vooral overdag, dan is het water warmer, en kan er minder $CO_2$ in opgelost zijn) erg laag is. Daarnaast zijn huidmondjes vaak niet aanwezig en is het transport van $CO_2$ in water langzaam.

Van *Crassula helmsii* is bekend dat bladeren die omgeven worden door water gedurende de nacht CAM fotosynthese vertonen. Terwijl de bladeren die omgeven worden door lucht geen nachtelijke $CO_2$ opname kennen. In de lichtperiode nemen zowel de 'waterbladeren' als 'luchtbladeren' $CO_2$ volgens het $C_3$ pad op. (37)

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

# 4 $CO_2$-opname bij Bromelia's

## 4.1 Effecten van $CO_2$ doseren op de groei en ontwikkeling van Bromelia's

De $CO_2$-concentratie heeft grote invloed op de fotorespiratie van $C_3$-planten. Door verhoging van de $CO_2$-concentratie kan de fotosynthesesnelheid en de groeisnelheid van $C_3$-planten vergroot worden. Bij verschillinde CAM-planten heeft het verhogen van de $CO_2$-concentratie soms geen invloed op de fotosynthese- of groeisnelheid. Dit kan o.a. komen omdat het moment van toediening of de wijze van toediening geen rekening houden met het CAM-metabolisme.

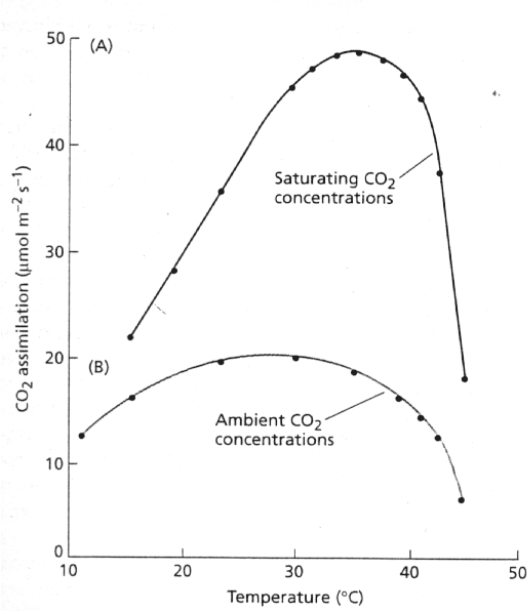
Over het effect van de verhoging van de $CO_2$ concentratie bij *Ananas comosus* bestaan in de literatuur twee meningen. Volgens Ziska et al. (1991) en Poorter (1993) heeft verdubbeling van de $CO_2$ concentratie bij *Ananas comosus* geen effect op de groei of opname van $CO_2$ (42, 51, CAM). Wanneer bij in *vitro* opgekweekte *Ananas comosus* de $CO_2$ concentratie werd verhoogd naar 1700 ppm gaf dit wel een verdubbeling van de $CO_2$ opname (6). Maar Zhu et al. (1997) vonden bij een verdubbeling van de $CO_2$ concentratie ook een positief effect op de groei (meer biomassa, dikkere bladeren), en een verhoging van het titreerbaar zuur. De extra $CO_2$ opname zou vooral in de ochtend (fase II) gerealiseerd worden? En niet in de middag daar dan de temperatuur van het blad > 40°C bereikte? De opname van $CO_2$ bij *Ananas comosus* vindt voor het overgrote deel in fase I plaats (nachts 70%), in fase II 10% (overgang van donker naar licht) en in fase IV 20% (overgang van licht naar donker). Overdag (fase III) wordt er geen $CO_2$ opgenomen.
*Aechmea magdalenae* geeft significant hoger drogestof productie (+/- 36% (42)) bij een verdubbeling van de $CO_2$ concentratie dag/nacht (51, CAM)
Bij de opkweek van zaailingen van *Aechmea fasciata* gaf verhoging van $CO_2$-concentratie overdag een hoger percentage drogestof. Boven de 800 ppm $CO_2$ werd er geen extra drogestof meer geproduceerd (36, CAM). Op de kieming van *Aechmea fasciata* zaad is geen effect van $CO_2$ gevonden.
Uit niet gepubliceerde resultaten is bekend dat *Tillandsia ionantha* de accumulatie van malaat in de vacuole verdubbelde wanneer de $CO_2$ concentratie werd verhoogd naar 430 ppm (31, CAM).
De opname van $CO_2$ bij *Tillandsia brachycaulos* en *Tillandsia elongata* vindt voor het overgrote deel in fase I plaats (nachts 78%), in fase III IV 20% (einde dag en overgang van licht naar donker $C_3$-fotosynthese) (14, CAM)
In een proef waar $CO_2$ en licht gecombineerd werd bij Guzmania hadden halfwas en jonge planten een hoger versgewicht en langer blad bij 800 ppm $CO_2$ in vergelijking met de behandeling zonder $CO_2$ Een hoger lichtniveau werd bereikt door minder te schermen en dit kwam neer op ongeveer 3 maal zoveel licht dan het lage lichtniveau. Alleen de combinatie hoog $CO_2$ en hoog licht gaf ook een hogere drogestof productie (1)

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

## 4.2 Parameters die invloed hebben op de opname van $CO_2$

### 4.2.1 Temperatuur

Temperatuur heeft een groot effect op de activiteit van enzymen. Omdat veel enzymen als katalysator dienen in het fotosyntheseproces heeft temperatuur invloed op de fotosynthese. Een hoge temperatuur verhoogt de fotorespiratie, daar waar bij CAM planten er ook $CO_2$ opname overdag plaatsvindt zal dit dus een negatief effect hebben op de opname van $CO_2$. Bij hoog $CO_2$ is de opname van $CO_2$ sterker temperatuur afhankelijk (figuur 4 (49)). Wanneer bij een hoog $CO_2$ niveau de temperatuur gewijzigd wordt zal dit dus een groter effect op de $CO_2$ opname hebben dan bij normaal $CO_2$ niveau.




*Figuur 4* – Het veranderen van de fotosynthese als functie van de temperatuur bij hoge en lage $CO_2$ concentraties (naar Berry en Björkman 1980 uit 49)

De resultaten uit verschillende onderzoeken laat zien dat de bladtemperatuur een belangrijker parameter is dan licht om het ritme van $CO_2$ opname te beheersen. De tonoplast functie (tonoplast = membraan rondom de vacuole) wordt gezien als belangrijkste drijfveer achter het dagelijkse CAM ritme (15, 44), deze is afhankelijk van de temperatuur. Bij een hoge bladtemperatuur is de tonoplast te elastisch om als drijfveer te fungeren. Wanneer de temperatuur wordt verlaagd neemt de elasticiteit af en is malaat transport over het membraan beter mogelijk (44). Er wordt verondersteld dat sterke temperatuur signalen fungeren als synchronisator van verschillende cellen en of verschillen bladdelen die ongesynchroniseerd blijven bij langzame temperatuurveranderingen.
*Aechmea fendleri* en *Aechmea nudicaulis* (16, CAM): Optimale fotosynthese vindt plaats bij warme dagtemperatuur en koele nachttemperatuur. Deze optimale temperatuur voor de opname van $CO_2$ ligt laag, voor de onderzochte soorten (tussen de 15 en 17 °C), gezien de tropische omgeving (31). Bij zeer hoge dagtemperaturen (40 graden) is gebleken dat de nachtelijke opname van $CO_2$ drastisch worden gereduceerd. De reden hiervoor is (nog) onbekend (31).

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

### 4.2.2 Licht

Hoewel de invloed van licht kleiner (15, 44) is dan die van temperatuur op het ritme van $CO_2$ opname kan licht ook het ritme van CAM-fotosynthes aan en uit schakelen (26, 28). Onder een laag lichtniveau wordt het ritme gedempt (26), terwijl onder hoog lichtniveau het ritme eerst verhoogd wordt waarna het overgaat in chaos. Het ritme van $CO_2$ opname kan ook worden aangeschakeld wanneer plotseling wordt overgeschakeld van een hoge naar lage lichtintensiteit (28).
De efficiëntie van de opname van $CO_2$ is bij een hoge lichtintensiteit lager (38). Dit is ook waar genomen bij *Tillandsia usnoides* waar zowel onder normale als onder droge omstandigheden de opname van $CO_2$ daalt bij een toenemende licht intensiteit (19, CAM). Onder droge omstandigheden neemt de CAM-cycling toe.
Onder lage licht condities (135 µE $m^{-2}$ . $s^{-1}$)[1] worden verschillende optimale opname temperaturen voor de opname van $CO_2$ waargenomen bij *Vriesea* –genotypes (23, oerwegend $C_3$). De optimale temperaturen voor *Vriesea ospinae*, *Vriesea* 'Poelmani', *Vriesea* 'Vigeri'en *Vriesea malzinei* zijn respectievelijk 22.6, 21.3, 16.5 en 12.6 °C
*Guzmania monostachia* (CAM facultatief, epifyt) komt voor in Trinidad, Caribisch gebied waar ze zowel in de zon als schaduw groeien. *Guzmania monostachia* werd onder hoog licht aangezet tot CAM activiteit, onafhankelijk van de waterbeschikbaarheid (34). Onder laag licht vertoonden de planten een dalende CAM activiteit en een verhoogd chlorofyl concentratie. Ze reageerden extremer door het optreden van fotoinhibitie[2] op extra hoge lichtintensiteit na twee weken bovengenoemde behandelingen dan bij hoog licht.
De meeste CAM epifyten zijn tot in zekere mate aan schaduw aangepast (31).
Fotoinhibitie treedt op wanneer planten onder laag licht plotseling worden bloot gesteld aan hoog licht (34).
In een proef waar $CO_2$ en licht gecombineerd werd bij Guzmania hadden halfwas en jonge planten een hoger versgewicht en langer bladbij 800 ppm $CO_2$ in vergelijking met de behandeling zonder $CO_2$. Een hoger lichtniveau werd bereikt door minder te schermen en dit kwam neer op ongeveer 3 maal zoveel licht dan het lage lichtniveau. Alleen de combinatie hoog $CO_2$ en hoog licht gaf ook een hogere drogestof productie (1).
*Aechmea fendleri* en *Aechmea nudicaulis* (16): Deze planten zijn beide epifyten. Ze hebben echter een andere leefomgeving, *Aechmea fendleri* komt in de natte bergstreken van Trinidad voor terwijl *Aechmea nudicaulis* vooral de droge regio's van Trinidad voorkomt. Afhankelijk van lichtintensiteit en nachttemperatuur verschilde de optimale temperatuur voor opname van $CO_2$. Bij een lichtniveau van 250 µmol $m^{-2}s^{-1}$ (hoog) lag de optimale $CO_2$ opname bij 25°C. Dit in contrast met een lichtniveau van 100 µmol $m^{-2}s^{-1}$ (laag), waar de optimale $CO_2$ opname bij 18°C lag.

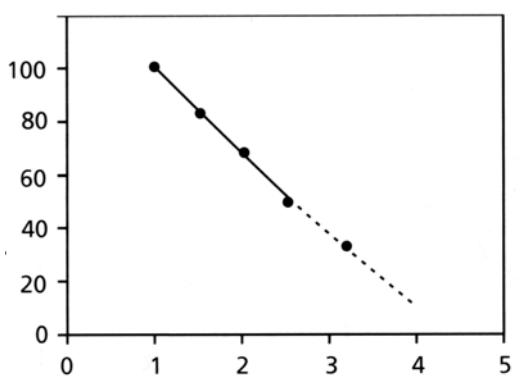
### 4.2.3 Water(stress)/ zoutstress

CAM fotosynthese is voornamelijk een adaptatie van de plant aan droogte. In figuur 5 wordt een overzicht gegeven van epifytische bromelia's in Trinidad en hun standplaats m.b.t. de jaarlijkse regenval. Er zijn aanwijzingen dat watergebrek wordt waargenomen in de wortels. Vanuit de wortels zou dan een signaal naar de bladeren gaan waar deze tot CAM fotosynthese worden aangezet (9).
*Tillandsia brachycaulos* kon ongeveer 14dagen langer zonder water dan *Tillandsia elongata* voordat de opname van $CO_2$ stopte (14, CAM). *Tillandsia elongata*, welke hoger in de boom groeit dan *Tillandsia brachycaulos*, hield wel meer water vast dan *Tillandsia brachycaulos*. Waterstress stopt als eerste de $C_3$-

[1] 1 µE $m^{-2}.s^{-1}$= 1µmol. $m^{-2}.s^{-1}$, dit is ongeveer 83 lux SON-T licht, of ongeveer 56 lux daglicht

[2] Fotoinhibitie – schade aan het fotosyntheseapparaat als gevolg van overmatig licht. In de literatuur onderscheidt men twee soorten; reversibele fotoinhibitie en irreversibele fotoinhibitie. Reversibele fotoinhibitie laat een snel herstel (uren) van de fotosynthese zien na een periode van hoog licht. Bij irreversibele fotoinhibitie is dit herstel langzaam (dagen). Bij beschadiging van het fotosyntheseapparaat zal de efficiëntie van de fotosynthese afnemen. De opname en verwerking van $CO_2$ neemt af, en de groei wordt geremd.

fotosynthese bij *Tillandsia*. Ondanks het feit dat *Tillandsia elongata* voor komt in een positie waar het meer aan zonlicht is blootgesteld (ongeveer 9 maal meer licht dan *Tillandsia brachycaulos* in de zomen).had deze geen extra capaciteit om zichzelf te beschermen tegen extra hoge lichtniveaus dan *Tillandsia brachychaulos*.




*Figuur 5* De relatie tussen het percentage epifytische Bromelia soorten (verticaal) dat CAM vertoont, en de jaarlijkse neerslag in meters (horizontaal) in Trinidad (Winter & Smith 1996 (50)

*Ananas comosus:* 70% van de $CO_2$ wordt in de nacht gebonden. Wanneer *Ananas comosus* wordt blootgesteld aan droogtestress zal eerst de dagopname van $CO_2$ afnemen (6). Bij een aanhoudende droogtestress stopt de $CO_2$ opname overdag waarna ook de nacht opname steeds minder wordt. Atmosferische[3] epifyten zijn over het algemeen goed resistent tegen droogte (31). Abrupte schommelingen in dampdruk hebben directe gevolgen voor de fotosynthese bij zowel $C_3$ als CAM-planten.
*Tillandsia schiedeana* (epifyt): De $CO_2$ opname daalde fors naarmate de periode zonder water langer duurde (30).
*Tillandsia utriculata* (epifyt): Wanneer de Tillandsia twee maanden lang water werd onthouden werd de $CO_2$ uitwisseling min of meer gelijk aan nul (48). De waterpotentiaal bleef relatief hoog en was na twee maanden droogte slechts met 0.5 Mpa afgenomen. De hoge turgor kan worden gehandhaafd omdat de celwanden elastisch zijn.

### 4.2.4 Relatieve luchtvochtigheid

Bij de meeste bromelia's zal bij een hoge relatieve luchtvochtigheid de nachtelijke $CO_2$-opname voor de CAM-fotosynthese worden geremd. Van *Tillandsia deppeana* is bekend dat bij een hoge luchtvochtigheid ook overdag de $CO_2$-opname wordt geremd. Omgekeerd zal bij het afnemen van de luchtvochtigheid de $CO_2$-opname toenemen. (31, $C_3$). Ook bij *Aechmea dactylina* neemt de nachtelijke $CO_2$-opname af bij hoge relatieve luchtvochtigheid (blad nat) (41, CAM). In deze situatie kan *Aechmea dactylina* de $CO_2$ van de ademhaling recyclen, gevolgd door een hogere $CO_2$-opname wanneer het blad weer droog is. Dit kan een $C_3$-plant als b.v. Werauhia niet.

### 4.2.5 Voeding

Planten van *Neoregelia cruenta* die met het gietwater 5 mmol/l $NH_4NO_3$ mee kregen hadden onder zowel hoge als lage lichtintensiteit een hoog fotochemische efficiëntie van PSII gedurende de dag. Dit in tegen stelling tot planten waaraan geen extra $NH_4NO_3$ aan het gietwater was toegevoegd. Bij deze planten werd onder hoog licht in de middag een dip in de fotochemische efficiëntie van PSII waargenomen. In het blad met hoog N werd meer caroteen aangetroffen (12, CAM).

[3] zie § 4.3

## 4.3 Welk fotosynthese pad gebruikt Bromelia

Bromelia's zijn $C_3$, CAM of CAM –intermediair (tabel 2, bijlage). Bromelia's worden verdeeld in **terrestrisch** (in de grond) en **epifytisch** (meestal in bomen). De epifyten worden onderverdeeld in **tankepifyt** (bladeren in een rozet waar water in kan worden opgeslagen) en **atmosferisch epifyt** (waar de opname van water en elementen via oppervlakte verloopt). De meeste atmosferische epifyten zijn CAM, terwijl de tankepifyten meestal $C_3$-CAM zijn. Over het algemeen groeien $C_3$ bromelia's op schaduwrijke plaatsen. Omgevingsfactoren (zon /schaduw of hoeveelheid regen in dat bepaalde gebied) hebben grote invloed op de fotosynthesevorm ($C_3$, $C_3$-CAM of CAM) die wordt gebruikt (47).

Tabel 2. Globaal overzicht gebruikte fotosynthese pad Bromelia's

| **CAM-fotosynthese** | **Facultatief/ Intermediair** | **$C_3$-fotosynthese** |
|---|---|---|
| *Aechmea* | | |
| *Ananas* | | |
| *Billbergia* | | |
| *Bromelia* | | |
| *Cryptanthus* | | |
| *Neoregelia* | | |
| *Nidularium* | | *Nidularium* |
| *Orthophythum* | | |
| *Portea* | | |
| *Tillandsia* | *Tillandsia* | *Tillandsia* |
| | *Guzmania* | *Guzmania* |
| | *Vriesea* | *Vriesea* |
| | | *Pitcairnia* |
| | | *Racinea* |
| | | *Ronbergia* |
| | | *Werauhia* |

# 5 Literatuur


1 Achten L.M.C. en G. Heij, 2001. Invloed van $CO_2$ en lichtniveau in de kas op de groei van diverse potplanten. Rapport PPO nr. 254

2 Adams III W.W., K.Nishida and C.B. Osmond, 1986. Quantum yields of CAM plants measured by photosynthetic $O_2$ exchange. Plant Physiol. 81 297 – 300

3 Borland A.M., 1996. A model for the partitioning of photosynthetically fixed carbon during the $C_3$-CAM transition in *Sedum telephium*. New Phytol. 134: 433 – 444

4 Christhopher J.T. and J.A.M. Holtum, 1996. Patterns of Carbon partitioning in leaves of Crassulacean acid metabolism species during deacidification. Plant. Physiol. 112: 393 – 399

5 Christopher J.T. and J.A.M. Holtum, 1998. Carbohydrate partitioning in the leaves of *Bromeliaceae* performing $C_3$ photosynthesis or Crassulacean acid metabolism. Aust. J. Plant Physiol. 25, 371 – 376

6 Cote F.X., M. Folliot and M. Andre, 1993. Photosynthetic crassulacean acid metabolism in pineapple: diel rhythm of $CO_2$ fixation, water use, and effect of water stress. Acta Horticulturae 334: 113 – 129

7 Cushman J.C. and H.J. Bohnert, 1999. Crassulacean acid metabolism: Molecular genetics. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 305 – 332

8 Drennan P.M. & P.S. Nobel, 2000. Responses of CAM species to increasing atmospheric $CO_2$ concentration. Plant Cell and Environment 23, 767 – 781

9 Eastmond P.J. & J.D. Ross, 1997. Evidence that the induction of crassulacean acid metabolism by water stress in *Mesembryanthemum crystallinum* (L.) involves root signalling. Plant, Cell and Environment 20, 1559 – 1565

10 Endo M. and I. Ikusima, 1992. Changes in concentration of sugars and organic acids in the long-lasting flower clusters of *Phalaenopsis*. Plant Cell Physiol. 33(1): 7 – 12

11 Feng, W., L.Ning, L.S. Daley, Y. Moreno, A. Azarenko and R.S. Criddle, 1994. Determination of effective temperature minima for CAM carboxylation in diverse plants by scanning microcalorimetry. Plant Physiol. Biochem 32 (3), 319 – 330

12 Frenandes, J., R.M. Chaloub and F. Reinert, 2002. Influence of nitrogen sunply on the photoprotective response of *Neoregelia cruenta* under high and low light intensity. Funct. Plant Biol., 29, 757 - 762

13 Goh C.J., J. Arditti and P.N. Avadhani, 1983. Carbon fixation in orchid aerial roots. New Phytol. 95, 367 – 374

14 Graham E.A. and J.L. Andrade, 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. American Journal of Botany 91 (5): 699 - 706

15 Grams T.E.E., F. Beck and U. Lüttge, 1996. Generation of rhythmic and arrhythmic behaviour of crassulacean acid metabolism in *Kalanchoe daigremontiana* under continuous light by varying the irradiance or temperature: measurements in vivo and model simulations. Planta 198: 110 - 117.

16 Griffiths H., 1988. Carbon balance during CAM: an assessment of respiratory $CO_2$ recycling in the epiphytic bromeliads *Aechmea nudicaulis* and *Aechmea fendleri*. Plant, Cell and Environment 11, 603 – 611

17 Griffiths H., U.Lüttge, K.H. Stimmel, C.E. Crook & J.A. Smith, 1986. Comparative ecophysiology of CAM and $C_3$ bromeliads. III. Environmental influents on $CO_2$ assimilation and transpiration. Plant, Cell and Environment, 9, 385 – 393

18 Guralnick L.J., I.P. Ting and E. M. Lord, 1986. Crassulacean acid metabolism in *Gesneriaceae*. Amer. J. Bot. 73(3): 336 – 45

19 Haslam R., A. Borland, K. Maxwell and Howard Griffiths, 2003. Physiological responses of the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. J. Plant Physiol. 160. 627-634

20 Haslam R.P., A.M. Borland and H. Griffiths, 2002. Short-term plasticity of crassulacean acid metabolism expression in the epiphytic bromeliad, *Tillandsia usneoides.* Fuct. Plant Biol., 29, 749 - 756

21 Huber W. and U. Lüttge, 1988. Day-night cycles of net exchange in crassulacean acid metabolism as related to day-night changes of abscisic-acid levels. Biologia Plantarum 30(1): 34 – 41

22 Lambers, H., F.S., Chapin III and T.L. Pons, 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, New York

23 Lauwers L., O. Mekers and D. Vertonghen, 1988. Genetic differences in net photosynthetic temperature response of *Vriesea*-species and –hybrids. Acta Horticulturae 229, 291- 297

24 Loeschen V.S., C.E. Martin, M. Smith and S.L. Eder, 1993. Leaf anatomy and $CO_2$ Recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). Int. J. plant Sci. 154(1): 100 – 106

25 Luo Y-H, 1992. Changes in 13c/12c ratio of $CO_2$ evolved from CAM plants with light intensities in relation to malic acid decarboxylation. Biochem. Physiol. Pflanzen 188, 221 - 229

26 Lüttge U. and F. Beck, 1992. Endogenous rhythms and chaos in Crassulacean Acid Metabolism. Planta 188: 28 – 38

26a Lüttge U., 2002. $CO_2$-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. Journal of Experimental Botany, Vol. 53, No. 378, pp. 2131-2142

27 Lüttge U., B. Klauke, H. Griffiths, J.A. Smith & K.H. Stimmel, 1986. Comparative ecophysiology of CAM and $C_3$ bromeliads. V. Gas exchange and leaf structure of the $C_3$ bromeliad *Pitcairnia integrifolia*. Plant, Cell and Environment, 9, 411 – 419

28 Mansfield T.A. & P.J. Snaith, 1984. Circadian rhythms. In: M.B. Wilkins (Ed.) Advanced Plant Physiology. pp. 201 - 218. Longman Scientific & Technical.

29 Martin C.E. and R.S. Wallace, 2000. Photosynthetic pathway variation in leafy members of two subfamilies of the Cactaceae. Int. J. Plant Sci. 161(4) 639 – 650

30 Martin C.E. and W.W. Adams III, 1987. Crassulacean acid metabolism. $CO_2$ – recycling, and tissue desiccation in the Mexican epiphyte *Tillandsia schiedeana* Steud (Bromeliaceae). Photosynthesis Research 11: 237 – 244

31 Martin C.E., 1994. Physiological Ecology of the Bromeliaceae. The Botanical Review Vol. 60 January-March no.1

32 Martin C.E., C.A. Eades and R.A. Pitner, 1986. Effects of irradiance on Crassulacean Acid Metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* L. Plant Physiol. 80, 23 - 26

33 Matschke J., B. Orthen und D. J von Willert, 1998. Phalaenopsis, eine CAM-Pflanze. Gärtnerbörse 01, 30 - 33

34 Maxwell C., H. Griffiths and A. J. Young, 1994. Photosynthetic acclimation to light regime and water stress by $C_3$-CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophyll cycle. Functional Ecology 8, 746 - 754

35 Maxwell K., S. von Caemmerer and J. R. Evans, 1997. Is a Low internal conductance to $CO_2$ diffusion a consequence of succulence in plant with Crassulacean Acid Metabolism? Aust. J. Plant Physiol., 24, 777 - 786

36 Molitor H.D. and M. Fischer, 1988. Effect of $CO_2$ enrichment on germination and seedling growth of ornamental plant species. Acta Horticulturae 226, 549 - 554

37 Newman J.R. and J.A. Raven, 1995. Photosynthetic carbon assimilation by *Crassula helmsii*. Oecologia 101: 494 - 499

38 Nobel P.S., 1991. Tansley review No.32 Achievable productivity's of certain CAM plants: basis for high values compared with $C_3$ and $C_4$ plants. New Phytol. 119, 183 –205

39 Nobel P.S., A.A. Israel and N. Wang, 1996. Growth, $CO_2$ uptake and responses of the carboxylating enzymes to inorganic carbon in two highly productive CAM species at current and doubled $CO_2$ concentrations. Plant, Cell and Environment 19, 585 -592

40 Nobel P.S., M. Cui and A.A. Israel, 1994. Light, chlorophyll, carboxylase activity and $CO_2$ fixation at various depths in the chlorenchyma of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller under current and elevated $CO_2$. New Phytol. 128, 315 – 322

41 Pierce S., K. Winter and H. Griffiths, 2002. The role of CAM in high rainfall cloud forests: an in situ comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. Plant Cell and Environment 25, 1181 – 1189

42 Poorter H., 1993. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient $CO_2$ concentration. Vegetatio 104/105: 77 – 97
43 Popp M., H. P. Janett, U. Luttge and E. Medina. 2003. Metabolite gradients and carbohydrate translacation in rosetten leaves of CAM and C3 bromeliads. New Phytologist 157: 649- -656
44 Rascher U., B. Blasius, F. Beck and U. Lüttge, 1998. Temperature profiles for the expression of endogenous rhythmicity and arrhythmicity of $CO_2$ exchange in the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana* can be shifted by slow temperature changes. Planta 207:76 - 82
45 Raveh, E, N. Wang and P,S. Nobel, 1998. Gas exchange and metabolite fluctuation in green and yellow bands of variegated leaves of the monocotyledonous CAM species *Agave americana*. Physiologia Plantarum 103: 99 – 106
46 Salisbury, F.B. & C.W. Ross, 1992. Plant Physiology, 4th Edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.
47 Smith, J.A.C., H. Griffiths & U.Lüttge, 1986. Comparative ecophysiology of CAM and $C_3$ bromeliads I the ecology of the Bromeliaceae in trinidad. Plant, Cell and Environment 9, 359 – 376
48 Stiles K.C. and C.E.Martin, 1996. Effects of drought stress on $CO_2$ exchange and water relations in the CAM epiphyte *Tillandsia utriculata* (Bromeliaceae). J. Plant Physiol. Vol. 149 pp. 721 – 728
49 Taiz L. & E. Zeiger, 1998. Plant Physiology. 2nd edition. pp. 216 - 219; 242 - 247.
50 Winter K., and J.A.C. Smith, 1989. Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. Springer.
51 Ziska L.H., K.P. Hogan, A.P. Smith nd B.G. Drake, 1991. Growth and photosynthetic response of nine tropical species with long-trem exposure to elevated carbon dioxide. Oecologia 86: 383 - 389

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

# Bijlage Fotosynthese parameters *Bromeliaceae*

Tabel 1 - Soorten Bromeliaceae die obligaat CAM-fotosynthese gebruiken. Het lichtcompensatiepunt is de licht intensiteit waarbij de plant netto geen $CO_2$ meer opneemt, m.a.w. de $CO_2$ opname door fotosynthese is gelijk aan de $CO_2$ productie door de ademhaling. Het lichtniveau waarbij de fotosynthese verzadigd is geeft inzicht over de maximale fotosynthese bij optimale $CO_2$- en watervoorziening. De representatieve fotosynthetische $CO_2$ opname geeft een voorbeeld van gevonden $CO_2$ absorptie bij de literatuur omschreven omstandigheden (licht, $CO_2$, water). De nummers in de kolom literatuur corresponderen met de literatuurlijst.

| **CAM soorten die obligaat CAM-fotosynthese gebruiken** | Lichtcom-pensatiepunt (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Lichtniveau waarbij fotosynthese verzadigd is (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Representatieve fotosynthese $CO_2$-opname µmol $m^{-2}s^{-1}$ | Literatuur |
|---|---|---|---|---|
| *Aechmea allenii* | | | | 41 |
| *Aechmea aquilega* | | | 1.5 – 3.0 | 17, 31 47 |
| *Aechmea aripensis* | | | | 31 |
| *Aechmea blanchetiana* | | | | 31 |
| *Aechmea bracteata* | | | | 31 |
| *Aechmea brevicollis* | | | | 31 |
| *Aechmea bromeliifolia* | | | | 31 |
| *Aechmea chantinii* | | | | 31 |
| *Aechmea comosus* | | | | 11 |
| *Aechmea dactylina* | | | | 41 |
| *Aechmea dichlamydea* | | | | 31 |
| *Aechmea distichantha* | | | | 31 |
| *Aechmea downsiana* | | | | 31 |
| *Aechmea fasciata* | | | | 23, 31 |
| *Aechmea fendleri* | | | 1.5 – 2.0 | 16, 17, 31, 43 |
| *Aechmea gamosepala* | | | | 31 |
| *Aechmea gigantea* | | | | 31 |
| *Aechmea lasseri?* | | | | 31 |
| *Aechmea lingulata* | | | 1.5 | 17, 31, 47 |
| *Aechmea magdalenae* | | | 3.0 | 8, 42, 51 |
| *Aechmea marmorata* | | | | 31 |
| *Aechmea mertensii* | | | | 31 |
| *Aechmea mexicana* | | | | 31 |
| *Aechmea nudicaulis* | | | 2.0 – 2.3 | 16, 17, 31, 47 |
| *Aechmea penduliflora* | | | | 31 |
| *Aechmea pictinata* | | | | 31 |
| *Aechmea rubiginosa* | | | | 31 |
| *Aechmea setigera* | | | | 31 |
| *Aechmea tillandsioides* | | | | 31 |
| *Aechmea weilbachii* | | | | 31 |
| *Ananas ananassoides* | | | | 31 |
| *Ananas comosus* | 200 | 800 | 1.5 – 5 | 2, 4, 5, 6, 8, 31, 38, 42, 43, 51 |
| *Ananas lucidus* | | | | 31 |
| *Ananas parguazensis* | | | | 31 |
| *Ananas sativus* | | | | 31 |
| *Billbergia amoena* | | | | 31 |

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving B.V.

| **CAM soorten die obligaat CAM-fotosynthese gebruiken** | Lichtcom-pensatiepunt (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Lichtniveau waarbij fotosynthese verzadigd is (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Representatieve fotosynthese $CO_2$-opname µmol $m^{-2}s^{-1}$ | Literatuur |
|---|---|---|---|---|
| *Billbergia mexicana* | | | | 31 |
| *Billbergia nutans* | | | 3.3 nmol $g^{-1}$DW $s^{-1}$ | 31 |
| *Billbergia porteana* | | | | 31 |
| *Billbergia pyramidalis* | | | | 31 |
| *Billbergia rosea* | | | | 31 |
| *Billbergia sanderiana* $C_3$ ? | | | | 31 |
| *Billbergia thyrsiodea* | | | | 31 |
| *Billbergia venezuelana* | | | | 31 |
| *Billbergia zebrina* | | | | 31 |
| *Bromelia arenaria* | | | | 31 |
| *Bromelia chrysantha* | | | | 31 |
| *Bromelia goeldiana* | | | | 31 |
| *Bromelia humilis* | | 54 | 2.0 | 31, 43 |
| *Bromelia pinguin* | | | | 31 |
| *Bromelia plumieri* | | | | 17, 31 |
| *Dyckia* sp. | | | | 5 |
| *Crypthanthus acaulis* | | | | 31 |
| *Crypthanthus bivittatus* | | | | 31 |
| *Crypthanthus bromelioides* | | | | 31 |
| *Crypthanthus diversifolius* | | | | 31 |
| *Crypthanthus zonatus* | | | | 5 |
| *Fosterella schidosperma* | | | | 5 |
| *Neoregelia ampullacea* | | | | 31 |
| *Neoregelia carolinae* | | | | 31 |
| *Neoregelia concentrica* | | | | 31 |
| *Neoregelia coriacea* | | | | 31 |
| *Neoregelia cruenta* | | | 6.6 nmol $g^{-1}$DW $s^{-1}$ | 31, 41 |
| *Neoregelia princeps* | | | | 31 |
| *Neoregelia spectabilis* | | | | 5 |
| *Neoregelia* sp. | | | | 25, 31 |
| *Nidularium bilbergioides* | | | | 5 |
| *Nidularium fulgens* | | | | 31 |
| *Nidularium innocentii* | | | 2.2 nmol $g^{-1}$DW $s^{-1}$ | 31 |
| *Orthophytum vagans* | | | | 5 |
| *Portea petropolitana* | | | | 4, 5 |
| *Tillandsia aeranthos* | | | | 31 |
| *Tillandsia albida* | | | | 31 |
| *Tillandsia andreana* | | | | 31 |
| *Tillandsia araujei* | | | | 31 |
| *Tillandsia atroviridipetala* | | | | 31 |
| *Tillandsia baileyi* | 15 | 770 | | 31 |
| *Tillandsia balbisiana* | | | 4.1 nmol $g^{-1}$DW $s^{-1}$ | 24, 31 |
| *Tillandsia bergeri* | | | 6.0 nmol $g^{-1}$DW $s^{-1}$ | 24, 31 |
| *Tillandsia biflora* | | | | 31 |
| *Tillandsia boyoides* | | | | 31 |
| *Tillandsia brachycaulos* | | | 2.5 µmol. $kg^{-1}.s^{-1}$ | 16, 31 |
| *Tillandsia bulbosa* | 18 | 1150 | | 31, 41, 47 |
| *Tillandsia caput-medusae* | | | | 31 |

| **CAM soorten die obligaat CAM-fotosynthese gebruiken** | Lichtcom-pensatiepunt (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Lichtniveau waarbij fotosynthese verzadigd is (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Representatieve fotosynthese $CO_2$-opname µmol $m^{-2}s^{-1}$ | Literatuur |
|---|---|---|---|---|
| *Tillandsia didistichoides* | | | | 31 |
| *Tillandsia diguetii* | | | | 31 |
| *Tillandsia disticha* | | | | 31 |
| *Tillandsia elongata* | | | 3.0 µmol. $kg^{-1}.s^{-1}$ | 14, 17, 31, 47 |
| *Tillandsia fasciculata* | 18 | 925 | 4.2 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 24, 31, 47 |
| *Tillandsia fenebris* | | | | 31 |
| *Tillandsia festucoides* | | | | 31 |
| *Tillandsia flabellata* | | | | 31 |
| *Tillandsia flexuosa* | | | 1.2 | 31, 43, 47 |
| *Tillandsia funebris* | | | | 31 |
| *Tillandsia gardneri* | | | | 31 |
| *Tillandsia incarnata* | | | | 31 |
| *Tillandsia ionantha* | 15 | 315 | 0.2 - 11.8 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 8, 24, 31 |
| *Tillandsia ixioides* | | | | 31 |
| *Tillandsia juncea* | 23 | 1095 | 7.6 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 31 |
| *Tillandsia latifolia* | | | | 31 |
| *Tillandsia lindenii* | 11 | 895 | | 31 |
| *Tillandsia lineatispica* | | | | 31 |
| *Tillandsia loliacea* | | | | 31 |
| *Tillandsia makoyana* | | | | 31 |
| *Tillandsia myriantha* | | | | 31 |
| *Tillandsia paleacea* | | | 6.7 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 24, 31 |
| *Tillandsia paraënsis* | | | | 31 |
| *Tillandsia paucifolia* | | | 0.7 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$<br>5.1 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 24, 31 |
| *Tillandsia polystachia* | | | | 31 |
| *Tillandsia recurvata* | | | 0.6 - 6.8 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 24, 31 |
| *Tillandsia schiedeana* | | | 2.5 -3.8 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$<br>8 µmol $g^{-1}$ DW $h^{-1}$ | 24, 31<br>30 |
| *Tillandsia setacea* | | | 3.7 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 24, 31 |
| *Tillandsia straminea* | | | | 31 |
| *Tillandsia streptocarpa* | | | | 31 |
| *Tillandsia stricta* | | | | 31, 47 |
| *Tillandsia tenuifolia* | | | | 31 |
| *Tillandsia tricholepsis* | | | | 31 |
| *Tillandsia tricolor* | 12 | 915 | 4.1 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 5, 31 |
| *Tillandsia usneoides* | 18 | 475 | 3.8 - 7.6 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 19, 20, 24, 31, 32 |
| *Tillandsia utriculata* | | | 4.1–4.4 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 17, 24, 31, 43, 47, 48 |
| *Tillandsia valenzuelana* | | | 3.5 nmol $g^{-1}DW\ s^{-1}$ | 31 |
| *Tillandsia violacea* | | | | 31 |

Tabel 2 - Soorten Bromeliaceae die zowel CAM- als $C_3$ of $C_4$-fotosynthese gebruiken. Voor toelichting zie tabel 1.

| **Facultatieve /Intermediair*** | Lichtcom-pensatiepunt (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Lichtniveau waarbij fotosynthese verzadigd is (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Representatieve fotosynthese $CO_2$-opname µmol $m^{-2}s^{-1}$ | Literatuur |
|---|---|---|---|---|
| *Guzmania monostachia* | 8 – 60 | 290 | 1.0 – 1.3 | 17, 31, 33 |
| *Tillandsia adpressiflora?* | | | | 31 |
| *Tillandsia complanata?* | | | | 31 |
| *Tillandsia rauhii?* | | | | 31 |
| *Vriesea appenii?* | | | | 31 |
| *Vriesea barclayana?* | | | | 31 |
| *Vriesea capituligera* | | | | 31 |
| *Vriesea cylindrica?* | | | | 31 |
| *Vriesea didistichoides?* | | | | 31 |
| *Vriesea espinosae?* | | | | 31 |
| *Vriesea fenestralis?* | 25 | 400 | 1.6 | 31 |
| *Vriesea olmosana?* | | | | 31 |
| *Vriesea rauhii?* | | | | 31 |

Tabel 3 - Soorten Bromeliaceae die alleen $C_3$-fotosynthese gebruiken. Voor toelichting zien tabel 1

| **$C_3$** | Lichtcom-pensatiepunt (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Lichtniveau waarbij fotosynthese verzadigd is (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Representatieve fotosynthese $CO_2$-opname µmol $m^{-2}s^{-1}$ | Literatuur |
|---|---|---|---|---|
| *Catopsis micrantha* | | | | 41 |
| *Guzmania acorifolia* | | | | 31 |
| *Guzmania armenniaca* | | | | 41 |
| *Guzmania calamifolia* | | | | 41 |
| *Guzmania circinnata* | | | | 41 |
| *Guzmania coriostachya* | | | | 41 |
| *Guzmania desautelsii* | | | | 41 |
| *Guzmania filiorum* | | | | 41 |
| *Guzmania flagellata* | | | | 41 |
| *Guzmania glomerata* | | | | 41 |
| *Guzmania lingulata* | 3 - 40 | 450 | 1.6 – 1.9 | 17, 31, 41 |
| *Guzmania loraxiama* | | | | 41 |
| *Guzmania macropoda* | | | | 41 |
| *Guzmania megastachya* | | | | 31 |
| *Guzmania minor* | 23 | | 1.8 | 31 |
| *Guzmania mitis* | | | | 31 |
| *Guzmania mucronata* | | | | 31, 43 |
| *Guzmania musiaca* | 35 | 250 | 1.9 | 31, 43 |
| *Guzmania patula* | | | | 31 |
| *Guzmania sanguinea* | | | | 31 |
| *Guzmania scherzeriana* | | | | 41 |
| *Guzmania sprucei* | | | | 41 |
| *Guzmania subcorymbosa* | | | | 41 |
| *Guzmania virescens* | | | | 31 |
| *Nidularium burchellii* | | | | 31 |
| *Nidularium scheremetiewii* | | | | 31 |
| *Nidularium sp.* | | | | 31 |
| *Pitcairnia arcuata* | | | | 41 |
| *Pitcairnia paniculata* | | | | 5 |
| *Pitcairnia integrifolia* | | | | 27 |
| *Pitcairnia valarii* | | | | 41 |
| *Racineaea spiculosa* | | | | 41 |
| *Ronbergia explodens* | | | | 41 |
| *Tillandsia adpressa* | | | | 31 |
| *Tillandsia anceps* | 9 | 1000 | | 31, 41 |
| *Tillandsia canescens* | | | | 31 |
| *Tillandsia compacta* | | | | 31 |
| *Tillandsia deppeana* | | | | 31 |
| *Tillandsia duidae* | | | | 31 |
| *Tillandsia elongata?* | | | | 31 |
| *Tillandsia fendleri* | | | 1.5 | 31, 38 |
| *Tillandsia filifolia* | | | | 17, 31, 43 |
| *Tillandsia incurva* | | | | 31 |
| *Tillandsia jenmanii* | | | | 31 |
| *Tillandsia longifolia* | | | | 31, 41 |
| *Tillandsia monadelpha* | 9 | 710 | | 31 |
| *Tillandsia spiculosa* | 60 | 500 | | 31 |

| **$C_3$** | Lichtcom-pensatiepunt (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Lichtniveau waarbij fotosynthese verzadigd is (PPF µmol $m^{-2}s^{-1}$) | Representatieve fotosynthese $CO_2$-opname µmol $m^{-2}s^{-1}$ | Literatuur |
|---|---|---|---|---|
| *Tillandsia stenoglossa* | | | | 31 |
| *Tillandsia tenuispica* | | | | 31 |
| *Tillandsia tetrantha* | | | | 31 |
| *Vriesea altodaserrae* | | | | 31 |
| *Vriesea amazonica* | | | 1.0 – 1.2 | 17, 31 |
| *Vriesea carinata* | | | | 5 |
| *Vriesea chrysostachys* | | | | 31 |
| *Vriesea fosteriana* | 50 | 700 | 2.7 | 31 |
| *Vriesea fragrans* | | | | 31 |
| *Vriesea geniculata* | | | | 31 |
| *Vriesea glutinosa* | | | | 31 |
| *Vriesea inflata* | | | | 31 |
| *Vriesea johnstonii* | | | | 31 |
| *Vriesea jonghei* | | | 1.8 | 31, 47 |
| *Vriesea platynema* | | | | 31, 47 |
| *Vriesea procera* | | | | 31 |
| *Vriesea regina* | | | | 31 |
| *Vriesea ringens* | | | | 31 |
| *Vriesea rubra* | | | | 31 |
| *Vriesea scalaris* | 65 | 250 | 0.4 | 31 |
| *Vriesea simplex* | 7 | 235 | | 31 |
| *Vriesea splendens* | 56 | | 0.6 | 31 |
| *Vriesea splitgerberi* | | | 1.0 | 17,21, 31 |
| *Werauhia capitata* | | | | 41 |
| *Werauhia greenbergii* | | | | 41 |
| *Werauhia hygrometrica* | | | | 41 |
| *Werauhia jenii* | | | | 41 |
| *Werauhia kupperiana* | | | | 41 |
| *Werauhia lutheri* | | | | 41 |
| *Werauhia millennia* | | | | 41 |
| *Werauhia panamaensis* | | | | 41 |
| *Werauhia vittata* | | | | 41 |