

PROVINCIE NOORD-BRABANT AFDELING WATER	
no.	1350
code	442-20

ECOLOGIE VAN BIEZEN

Literatuuronderzoek
in het kader van het
projekt 'Groei van biezten'

DBW/RIZA notitie 87.072X

H. Coops

Dordrecht, oktober 1987
Dienst Binnenwateren/RIZA
Hoofdafdeling Algemeen
Onderzoek
Afdeling Biologie (AOBVD)



INHOUD

blz.

1.	Inleiding	3
2.	Biezen: taxonomie en morfologie	4
	2.1. Taxonomie van <i>Scirpus</i>	4
	2.2. Beschrijving van de soorten mattenbies, zeebies en driekantige bies	5
3.	De fenologie van mattenbies en zeebies	9
4.	Voorkomen en biotoop van drie soorten biezen	11
5.	Autecologie en ecofysiologie	17
	5.1. Voortplanting en vegetatieve vermeerdering	17
	5.2. Bestuiving	17
	5.3. Zaadverspreiding	18
	5.4. Kieming	18
	5.5. Vestiging	19
	5.6. Biotische relaties	20
	5.7. Fysiologische aanpassingen van de biezen- plant	21
6.	Toepassingen van biezen	24
7.	Literatuurlijst	26

FIGUREN

1. INLEIDING

Van oudsher vormen biezenvvegetaties een belangrijke komponent in het ecosysteem van de oevers in het mondingsgebied van de grote rivieren. De grote oppervlakten begroeid met biezzen hadden destijds een belangrijke ecologische, economische en landschappelijke functie. Thans is die waarde nog terug te vinden in allerlei lokale namen, zoals de Biesbosch.

Na de afsluiting van het Haringvliet trad een sterke achteruitgang op van de biezzenvegetaties in het Noordelijk Deltabekken. Tal van factoren kunnen hierbij een rol gespeeld hebben. Onderzoek hiernaar wordt uitgevoerd, op initiatief van de afdeling Biologie Dordrecht van DBW/RIZA. Het doel van dit onderzoek is inzicht te verkrijgen in de randvoorwaarden voor het voorkomen en de groei van biezzen en om mogelijkheden te bestuderen deze vegetaties (opnieuw) tot ontwikkeling te brengen. Perspektieven voor biezzen zijn aanwezig bij de inrichting van ondiepe en droogvallende zones in het Noordelijk Deltabekken en in de aanleg van milieuvriendelijke oeverbeschermingen, bijvoorbeeld in het Volkerak/Zoommeer.

Als inleiding op het onderzoek, dat in 1987 een aanvang heeft genomen, is een literatuuronderzoek gedaan naar de ecologie van de voor het Noordelijk Deltabekken belangrijke biezzensoorten: de mattenbies (*Scirpus lacustris*), de zeebies (*Scirpus maritimus*) en de, veel minder frekvent voorkomende, driekantige bies (*Scirpus triqueter*).

2. BIEZEN: TAXONOMIE EN MORFOLOGIE

2.1. Taxonomie van Scirpus

Mattenbies, zeebies en driekantige bies behoren alle drie tot het geslacht *Scirpus*, een van de circa 90 geslachten van de familie der *Cyperaceae*. Dit is een grote plantenfamilie, met ongeveer 4.000 soorten, die over de gehele wereld voorkomt, vooral in de gematigde klimaatzone (HEYWOOD, 1978). De familie wordt in drie subfamilies verdeeld op grond van kenmerken van de bloeiwijze (volgens het systeem van Engler). De subfamilie der *Scirpoideae* wordt gekenmerkt door tweeslachtige bloemen en aartjes met verscheidene tot veel bloemen. Naast *Scirpus* behoren hiertoe o.a. de geslachten *Cyperus* (cypergras), *Eriophorum* (wollegras) en *Eleocharis* (waterbies). De andere twee subfamilies zijn de *Rhynchosporoideae* (met 1- of 2-bloemige aartjes, bloemen tweeslachtig; o.a. *Rhynchospora*, snavelbies en *Cladium*, galigaan) en de *Caricoideae* (met eenslachtige bloemen; o.a. *Carex*, zegge, en *Uncinia*).

Het genus *Scirpus* omvat vele soorten in het gematigde klimaatgebied. Soorten als *Scirpus lacustris* en *S. maritimus* komen over het gehele noordelijk halfrond voor. Daarnaast zijn er tal van soorten met een beperkter verspreidingsgebied. Het genus wordt dikwijls verdeeld in een aantal sekties, die bij sommige oudere auteurs de status van aparte geslachten bezitten. In de Nederlandse flora worden thans de volgende 6 sekties onderscheiden (naar REICHGELT 1956, VAN DER MEIJDEN et al., 1983):

- Blysmus (*S. cariciformis*, platte bies; *S. rufus*, rode bies).
- Eleogiton (*S. fluitans*, vlottende bies).
- Baeothryon (*S. cespitosus*, veenbies).
- Scirpus (= Bolboschoenus) (*S. maritimus*, zeebies of heen; *S. sylvaticus*, bosbies).
- Isolepis (*S. setaceus*, dwergbies).
- Schoenoplectus (*S. lacustris*, mattenbies; *S. americanus*, stekende bies; *S. triqueter*, driekantige bies).

De in Zuidwest-Nederland meest belangwekkende biezensoorten zijn te vinden in de sekties *Scirpus* en *Schoenoplectus*.

2.2. Beschrijving van de soorten mattenbies, zeebies en driekantige bies

Scirpus lacustris L., mattenbies (figuur 1)

Plant met een kruipende wortelstok van 5-25 mm dik, die over vrijwel de hele lengte met bijwortels is bezet. De stengel is rolrond en glad, tot 3,50 m hoog, aan de voet tot 6 cm dik. Bladscheden meestal met één of enkele korte bladschijven; de bladeren zijn gootvormig of vlak, meestal niet langer dan 20 cm en 1-7 mm breed. Het schutblad van de bloeiwijze is kort en spits en zet schijnbaar de stengel voort, waardoor het lijkt alsof de bloeiwijze zijdelings aan de stengel staat. De bloeiwijze is tuilvormig met enkele tot veel aartjes, die op korte steeltjes staan. De bloeitijd is van juni tot augustus, soms iets later.

De mattenbies is een veelvormige soort; over de status van de verschillende vormen, die voor *Scirpus lacustris* beschreven zijn, bestaan verschillende opinies. Deze lopen uiteen van een vormenrijke soort tot een complex van verwante soorten. Globaal worden in Europa twee "hoofdtypen" onderscheiden, te weten de typische "lacustris" (mattenbies of stoelenbies) en de "tabernaemontanus" (ruwe bies of steenbies). De verschillen tussen de vormen hebben althans gedeeltelijk een genetische basis, hetgeen is gebleken uit transplantatieproeven met de twee vormen (BAKKER, 1954). In Nederland worden deze taxa tegenwoordig opgevat als ondersoorten, terwijl een intermediaire vorm, die eveneens over stabiele eigenschappen beschikt, als derde ondersoort wordt beschouwd: het fransje of franse bies, *Scirpus lacustris* ssp. *flevensis* (zie tabel 1).

Waar ssp. *lacustris* en ssp. *tabernaemontanus* (= ssp. *glaucus*) te zamen voorkomen, worden fertiele kruisingen gevonden. Omdat *Scirpus lacustris* s.l. in morfologisch opzicht sterk plastisch is (SEIDEL, 1952) en de mogelijkheid van kruising vele, veranderlijke variëteiten oplevert, is in het bestaande materiaal van *Scirpus lacustris* een continue reeks van eigenschappen aanwezig.

De ondersoorten ontwikkelen zich echter optimaal in verschillende habitats en kunnen dus als "ecotypen" worden opgevat (BAKKER, 1954). Een soortgelijke tweevormigheid met uitgebreide hybridisatie doet zich voor in Noord-Amerika, waar de soorten *Scirpus acutus* en *S. validus* - beide zowel taxonomisch als ecologisch nauw verwant aan *S. lacustris* - voorkomen (DABBS, 1971 en SMITH, 1973).

Een ander verschijnsel, dat tot variabiliteit kan leiden, is de mogelijkheid van onderlinge kruising tussen *Scirpus lacustris* en *S. triqueter*, die verminderd fertiele hybriden oplevert. In het Nederlandse zoetwatergetijdengebied worden twee taxa onderscheiden: *Scirpus x carinatus* (hybride van *S. triqueter* en *S. lacustris* ssp. *lacustris*) en *S. x scheuchzeri* (hybride van *S. triqueter* en *S. lacustris* ssp. *tabernaemontanus*) (BAKKER, 1968), met kenmerken die tussen die van de beide "oudertaxa" instaan.

Tabel 1 : Vergelijking tussen morfologische kenmerken van de drie ondersoorten van *Scirpus lacustris* (naar, BAKKER 1954).

<u>taxon</u>	ssp. <i>lacustris</i>	ssp. <i>flevensis</i>	ssp. <i>glaucus</i> = <i>tabernaemontanus</i>
<u>rhizoom</u>	hard en bros; roodbruin	vrij hard en taai; geel- of roodbruin	slap en taai; geel of geel- bruin
<u>stengel</u>	0,75-3,50 m; geel-, donker- of blauwgroen	0,75-1,50 m; blauwgroen	0,50-2,75 m; blauwgroen
<u>stengel- bladen</u>	2-12, goed ontwikkeld	1-2, goed ontwikkeld	1, zeer kort of ontbrekend
<u>kaf- blaadjes</u>	glad of alleen op de middennerf wrattig	op en rond de middennerf wrattig	geheel wrattig
<u>stempels</u>	3	2-3 (verhouding 60:40)	2 (soms 3)
<u>vruchten</u>	stomp drie- kantig, 2,50-3,00 mm	zwak driekantig of platbol, ± 2,50 mm	platbol, ± 2,50 mm

Scirpus maritimus L., zeebies of heen (figuur 2)

Plant met een kruipende wortelstok, die aan het uiteinde knolvormig verdikt is. De stengel is min of meer scherp driekantig, grotendeels glad, alleen vlak onder de bloeiwijze ruw, tot 100, soms 150 cm lang, aan de voet tot 15 mm dik. De stengel is onderaan bezet met lichtbruine, rafelende bladscheden en tot bijna bovenaan bebladerd. De bladen zijn vlak tot goetvormig, met een geleidelijk versmalde, spitse top, 2-8 mm breed.

De één tot vier schutbladen van de bloeiwijze zijn bladachtig, meestal langer dan de bloeiwijze, tot 30 cm lang. De bloeiwijze is schermvormig samengesteld tot hoofdjesachtig, met 1-10 of meer aartjes aan aartjesstelen van uiteenlopende lengte; soms is er maar een enkel aartje aanwezig, dat dan schijnbaar zijdelings is geplaatst. De aartjes zijn veelbloemig, eirond tot lancetvormig.

De bloeitijd is van juni tot augustus, soms weer in de herfst.

Van de zebies worden verschillende vormen onderscheiden, waarvan de status niet geheel duidelijk is, maar die waarschijnlijk slechts standplaatsvariëaties zijn (ROBERTUS-KOSTER 1968). HEJNY (1960) onderscheidt zelfs twee aparte soorten; DYKYJOVA et al. (1978) geven de twee vormen de status van ondersoort, terwijl ze volgens REICHGELT (1956) en latere Nederlandse auteurs slechts standplaatsvormen zijn. Tussen de vormen "maritimus" (= "typicus") en "compactus" zijn vele overgangsvormen gevonden. Het onderscheid berust op verschillen in de bloeiwijze.

Scirpus maritimus f. *compactus* wordt gekenmerkt door gedrongen bloeiwijzen, met korte aartjesstelen; *S. maritimus* f. *maritimus* daarentegen heeft schermvormige bloeiwijzen. De eerste zou meer langs de kust voorkomen, de tweede vooral langs de grote rivieren en in de Biesbosch (ZONNEVELD, 1960). ROBERTUS-KOSTER (1968), die de variabiliteit bij *Scirpus maritimus* in Nederland onderzocht, konstateerde dat het voorkomen van beide vormen en tussenvormen het gevolg was van een clinale variatie in het milieu (d.w.z. geleidelijke overgangen tussen de milieus).

Twee andere vormen zijn nog beschreven die in Nederland te vinden zijn: f. *macrostachys*, met tot 40 mm lange aartjes en f. *monostachys*, een lage plant met smalle bladen en een alleenstaand aartje, die alleen op zilte bodems voorkomt.

Scirpus triqueter L., driekantige bies (figuur 3)

Plant met tot 5 mm dikke, kruipende wortelstok, die zacht en taai is. Bijwortels komen voornamelijk voor onder de inplanting van de stengel. De stengel is scherp driekantig, met twee vlakke en een holle zijde, glad en grijzig groen, tot 100 cm lang en tot 6 mm dik. De bladscheden zijn bladloos behalve de bovenste, die meestal een korte bladschijf draagt. Het blad is gootvormig en gekield, tot 6 cm lang en geleidelijk van de voet naar de top versmald. Het schutblad zet schijnbaar de stengel voort.

De bloeiwijze is tuilvormig, met korte takken of hoofdjesachtig samengedrongen. De bloeitijd is van juni tot september.

De driekantige bies is het meest verwant met de mattenbies; deze twee taxa kunnen dan ook gemakkelijk hybridiseren (zie onder *Scirpus lacustris*).

Tabel 2 : Namen en synoniemen van de in Nederland voorkomende soorten van *Scirpus*, selties *Schoenoplectus* en *Scirpus*.

Mattenbies, *Scirpus lacustris* L. ssp. *lacustris*
 (mattenbies, stoelenbies, zoete bies)
 = *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla
 ssp. *tabernaemontani* (Gmel.) Syme (ruwe bies, steenbies, zoute bies)
 = *Scirpus tabernaemontanus* Gmel.
 = *Scirpus glaucus* Sm.
 = *Scirpus lacustris* L. ssp. *glaucus* (Sm.) Hartm.
 = *Schoenoplectus tabernaemontani* (Gmel.) Palla
 ssp. *flevensis* Bakker (fransje, franse bies)

Bastaardbies, *Scirpus lacustris* x *triqueter*
 S. x *carinatus* Sm. = S. *lacustris* ssp. *lacustris* x S. *triqueter*
 S. x *scheuchzeri* Brügg. = S. *lacustris* ssp. *tabernaemontani* x S. *triqueter*

Driekantige bies, *Scirpus triqueter* L.
 = *Schoenoplectus triqueter* (L.) Palla

Zeebies of **Heen**, *Scirpus maritimus* L.
 = *Bolboschoenus* (*Bolboschoenus*) *maritimus* Palla

3. DE FENOLOGIE VAN MATTENBIES EN ZEEBIES

Scirpus lacustris, mattenbies (naar SEIDEL, 1952, 1955; HEJNY, 1960)
De jaarcyclus van mattenbiesplanten kent een aantal stadia. In de winter is de plant bovengronds afgestorven en vindt alleen in het rhizoom, dat uit het voorgaande jaar is overgebleven, de aanleg plaats van de later uitgroeiende spruiten. De afgestorven spruiten uit het vorige jaar kunnen als dode stengels blijven staan, maar ook als gevolg van ijs en wind afgevoerd worden.

Gedurende de maanden april, mei en juni ontwikkelen de halmen zich; aanvankelijk is er een trage groei, in de zomer gaat de groei sneller. Vanaf begin juni treedt de eerste bloei op, waarna de eerste rijpe vruchten vanaf half augustus verschijnen. De zaadverspreiding vindt plaats vanaf eind augustus tot november.

Tegelijk met de groei van de halmen in het voorjaar wordt in mei en juni ook nieuw rhizoom gevormd. Hieruit ontwikkelen zich vanaf augustus weer nieuwe halmen. Een biezbestand bestaat dan dus uit zowel "oude", grotendeels bloeiende halmen, als uit de "jonge", snelgroeiende, later bloeiende halmen. Het verschil tussen de twee groeifasen komt ook tot uitdrukking in het afbraakstadium in het najaar: de eerstgevormde halmen sterven af in oktober, terwijl de nieuwe halmen pas in de loop van november worden afgebroken.

Scirpus maritimus, zeebies (naar HEJNY, 1960; LIEFFERS & SHAY, 1982; KRISCH, 1986)

Evenals bij de mattenbies, kan in de seizoensontwikkeling van zeebiezen een aantal stadia worden onderscheiden.

Eind april-begin mei ontwikkelen zich uit de ondergrondse wortelknollen spruiten, meestal maar één of een paar per knol. Nadat deze spruiten zijn uitgegroeid verschijnen eind mei-begin juni de eerste bloeiwijzen. Uit de oude knollen groeien ondertussen weer nieuwe spruiten en bovendien worden er nieuwe knolletjes gevormd. Hieruit groeien korte ondergrondse uitlopers met plaatselijke verdikkingen, de aanleg van nieuwe knollen. In de maand juni staan de eerstgevormde spruiten in volle bloei; er worden geen spruiten meer uit de oude knollen gevormd. De nieuw gevormde uitlopers vormen op de plaatsen van de verdikkingen nieuwe, witgekleurde knolletjes, die weer nieuwe uitlopers vormen, waaruit opvallend dikke stengels groeien die hoofdzakelijk de assimilatie dienen.

Het bestand is nu twee-lagig met een bovenlaag van hoge, bloeiende planten en een onderlaag van vegetatieve, kleine spruiten. Het bestand heeft zich inmiddels aanmerkelijk verdicht.

Vanaf eind juni fructifiëren de spruiten, die uit de oude knollen waren gevormd. De wat later ontwikkelde spruiten staan nog in volle bloei. De door de nieuw aangelegde knollen gevormde spruiten halen nu de in het voorjaar uitgegroeide spruiten in, maar blijven hoofdzakelijk vegetatief en leveren de reservestoffen voor nieuwe knollen; in het najaar sterven deze spruiten ook het eerst weer af.

Eind juli en augustus vindt tegelijkertijd de vorming van nieuwe knollen, rhizoomverdikkingen en korte uitlopers plaats. Bovendien worden wortels gevormd uit de eerder ontwikkelde wortelknollen. In deze tijd kan het zeebiesbestand zich aan de periferie sterk uitbreiden.

Vanaf september beginnen de fertiele spruiten op de oude wortelknollen te vergelen en later bruin van kleur te worden. Het zeebiesbestand sterft in de loop van de herfst bovengronds geheel af; dode spruitresten verdwijnen 's winters door wind, hoog water en ijsgang.

4. VOORKOMEN EN BIOTOOP VAN DRIE SOORTEN BIEZEN

Scirpus lacustris komt voor in allerlei wateren, door HASLAM (1978) omschreven als "eutroof tot semi-eutroof water met variabele substraat- en stromingseigenschappen, maar niet bij te hoge stroomsnelheden; gewoonlijk in middelgrote tot grote watergangen, vooral op klei, frekvent in kalkrijke gebieden, zelden op zandsteen". De soort is karakteristiek voor de diepere oeverzone van stilstaande wateren; de verankering met het wortelstelsel in verschillende substraattypen is goed, maar bij te hoge slibaanvoer, samengaand met bodemophoging, vindt degeneratie van mattenbiesbestanden plaats en een successie naar vegetaties met andere soorten water- of moerasplanten. SZCZEPANSKA (1973) stelt echter, dat *Scirpus lacustris* het best groeit in zachte substraten met veel detritus. In feite wordt het biotoop van *Scirpus lacustris* aan twee kanten begrensd: aan de "natte" kant door de waterdiepte en de golfslagdynamiek, aan de landzijde door verdringing door andere planten. Vooral soorten als *Glyceria maxima* (liesgras) en *Sparganium erectum* (egelskop) kunnen na bodemophoging sterk in mattenbiesbestanden doordringen (SEIDEL, 1955); van *Typha angustifolia* (kleine lisdodde) is daarnaast een allelopathisch effect bekend op andere oeverplanten, waaronder *Scirpus lacustris* (SEIDEL, 1975). Tenslotte kunnen na opslibbing biezenvegetaties geheel verdrongen worden door *Phragmites australis*, riet (BAKKER & BOER, 1954).

In zekere zin kan *Scirpus lacustris* beschouwd worden als de eerste emergente pioniersoort in een verlandingsreeks. SEIDEL (1955) onderscheidt drie fasen in de ontwikkeling van een biezenbestand:

- de "INITIALPHASE", waarin vestiging in ondiep water plaatsvindt gevolgd door het vegetatief uitgroeien in alle richtingen (van net boven de waterlijn tot meer dan 2 m diep);
- de "OPTIMALPHASE", waarin het bestand de diepere oeverzone domineert en
- de "TERMINALPHASE", waarin andere helofyten-soorten de inmiddels opgehoogde bodem koloniseren en waarin de vitaliteit van de mattenbiezen achteruit gaat. Ook de verstikking van het rhizoom en de wortels door de opslibbing en uitputting van voedingsstoffen in het substraat kan hierbij een rol spelen. Van het centrum uit kan een bestand langzaam afsterven waardoor een ringvormige structuur ontstaat (SEIDEL, 1955).

Scirpus lacustris ssp. *lacustris* kenmerkt de volgende vegetatiekundige eenheden (volgens WESTHOFF & DEN HELD, 1975):

- * De mattenbies-associatie (*Scirpetum lacustris*) in het rietverbond (*Phragmition communis*), optredend als eerste pionierstadium langs grote wateren, vaarten, oude rivierarmen en trekpaten; in 1-2 (-3) m diep water wortelend in minerale bodems, waar de sapropeliumlaag dun is of ontbreekt, of soms in vast weinig substraat. *Scirpus lacustris* is het enige kentaxon voor de gemeenschap. Als de bodem met een steeds dikker wordende sapropeliumlaag bedekt raakt, vindt vaak successie plaats naar het *Typhetum angustifoliae*, de associatie van kleine lisdodde, waarin *Typha angustifolia* de enige kensoort is.
- * De associatie van riet en mattenbies (*Scirpo-Phragmitetum*), waarin *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris* en *Rumex hydrolapathum* als kenkombinatie optreden. Dit vegetatietype groeit in wateren met een dikke, min of meer kompakte sapropeliumlaag op venige of minerale ondergrond en volgt in de successie op het *Typhetum*, maar vaak ook direkt op het *Scirpetum*. Het is een bodemvormende associatie van zoete, stagnante wateren die rijk zijn aan voedingsstoffen. Het *Scirpo-Phragmitetum* is vooral te vinden in het haf- en fluvia-tiel distrikt.
- * In het *Scirpetum maritimi* (de zeebies-associatie) werd mattenbies optimaal ontwikkeld aangetroffen in de bijna zoete tot zwak-brakke wateren bij de monding van de IJssel (Ketelmeer en Zwarte Water) (BAKKER & BOER, 1954). Dit milieu werd overspoeld met zout water gedurende hoge waterstanden bij springvloed, maar dit gebeurde meestal in de winter als de bovengrondse delen van de biezten afgestorven waren, waardoor de zoutwaterinvloed niet van groot belang was.

De vegetatie-eenheden, waarvoor *Scirpus lacustris* ssp. *tabernaemontanus* (ruwe bies) kenmerkend is, zijn:

- * De zeebies- of heen-associatie (*Scirpetum maritimi*, in het zoetwatergetijdengebied vervangen door de associatie van zeebies en driekantige bies, het *Scirpetum triquetri et maritimi*); in matig brak tot zoet, stagnerend of zwak stromend, tot 1 m diep water op klei, venige bodems of zandgrond bedekt door een laagje slib.

De ruwe bies ontwikkelt zich optimaal in wateren met een zoutgehalte tussen 0,1 en 10‰, terwijl in een zoete omgeving de plant, hoewel met een lagere vitaliteit, ook groeit.

- * De hooilandgemeenschap van *Hypericum tetrapterum* en *Lychnis flos-cuculi* in het dotterbloem-verbond (*Calthion palustris*), waarvan een variant met *Sium erectum* (grote waterrepe), *Typha angustifolia* (kleine lisdodde) en *Scirpus lacustris* ssp. *tabernaemontanus* in het brakke tot zoete veenplasseengebied en in polderboezems in het hafdistrikt voorkomt. In de successie volgt deze plantengemeenschap op het *Scirpetum maritimi*.

In een aantal gebieden (Veluwerandmeren, Zwarte Meer, Oude Maas) is het voorkomen van mattenbies deels van antropogene oorsprong, daar er van oudsher biezten werden geteeld. Ook het voorkomen van *Scirpus lacustris* ssp. *flevensis* staat hiermee in verband.

Scirpus maritimus kan eveneens worden opgevat als een pioniersoort van plaatsen, waar andere hogere oeverplanten (nog) niet kunnen groeien. In het zoetwatergetijdengebied was dat met name op plaatsen waar de oever werd blootgesteld aan sterke golfslag en stroming. De stevige bouw van de plant, met veel steunweefsel, maakt hem uitermate resistent tegen dergelijke mechanische invloeden. In de Biesbosch kwam de soort optimaal tot ontwikkeling op bij laagwater droogvallende plaatsen (100-75 cm -MHW (= middelhoogwater)); echter, hoe geëxponeerder het milieu gelegen was, des te hoger op de oever kon *Scirpus maritimus* zich handhaven tegenover binnendringende soorten (ZONNEVELD, 1960). In het brakke gebied worden deze concurrenten daarentegen door het zoutgehalte in hun verspreiding beperkt, hetgeen betekent dat *Scirpus maritimus* daar ook voorkomt op plaatsen, waar elders soorten als *Phalaris arundinacea* (rietgras), *Glyceria maxima* (liesgras) en *Typha angustifolia* (kleine lisdodde) zouden groeien. Naast deze milieus, waar de zeebies vaak facies-vormend optreedt, komt ook in de dynamische oevermilieus langs grote rivieren en kanalen plaatselijk *Scirpus maritimus* voor.

De plantengemeenschappen waarin *Scirpus maritimus* als kensoort voorkomt zijn (naar WESTHOFF & DEN HELD, 1975):

- * De zeebies- of heen-gemeenschap, *Scirpetum maritimi*, met de kentaxa *Scirpus maritimus* (forma *maritimus*), *Scirpus lacustris* ssp. *tabernaemontanus* en ssp. *flevensis*.

Deze associatie komt voor in matig brak tot zoet, niet tot zwak stromend, tot 1 m diep water op verschillende substraten.

- * De associatie van zeebies en driekantige bies, *Scirpetum triquetri et maritimi*. De zeebies komt hier niet optimaal voor, in tegenstelling tot de zeldzame driekantige bies, *Scirpus triqueter*.
- * De associatie *Ranunculo-Aprietum nodiflori* in de orde *Glycerieta-lia*, de liesgras-gemeenschappen. Deze gemeenschap wordt aangetroffen in beken, stromende kreken en kleine getijdewateren, met name in het zoetwatergetijdengebied. Differentiërende soorten ten opzichte van andere associaties in de orde zijn, naast *Scirpus maritimus*, *Ranunculus baudotii* (zilte water-ranonkel) en *Callitriche obtusangula* (haaksterrekroos).
- * De associatie *Halo-Scirpetum maritimi*, op zandige kweldergronden. Deze halofyten-gemeenschap wordt ook wel beschouwd als een subassociatie van het *Scirpetum maritimi* en gekenmerkt door het voorkomen van *Puccinellia distans* (kweldergras) en de kenkombinatie *Scirpus maritimus* (forma *compactus*), *Atriplex prostrata* (spiesmelde), *Triglochin maritima* (schorrezoutgras) en *Aster tripolium* (zee-aster). Het is een kweldergemeenschap die binnendijks langs wateren en natte plekken in het mesohalinicum voorkomt en binnen het bereik van de getijden op zandige tot slibrijke, beschutte plaatsen in het bovenste deel van de eu-littorale zone. Op bewaide en betreden plaatsen kan de gemeenschap zich niet handhaven.

Scirpus triqueter tenslotte is een soort waarvan het zwaartepunt van de verspreiding in het (voormalige) zoetwatergetijdengebied is gelegen. Op bepaalde plaatsen kwam de soort in grote hoeveelheden voor, overigens was en is het een zeldzame soort. De driekantige bies groeit nooit dieper dan 150 cm -MHW, op droogvallende plaatsen van uiteenlopend substraat (van klei tot zand) en verschillende expositie (van luwte tot geëxponeerde plaatsen). Door de relatief kleine afmetingen wordt deze bies snel verdrongen door andere (biezen-)soorten. De driekant is een pionier van de eerste aanslibbingen en een plant van extreme standplaatsen, waar de andere biezen het niet kunnen uithouden (ZONNEVELD, 1960).

Scirpus triqueter is kensoort van de associatie *Scirpetum triquetri et maritimi*, de gemeenschap van heen en driekantige bies, die op jonge zand- en slikplaten en langs zwak glooiende oevers in het zoetwatergetijdengebied voorkwam, in stromend water, op periodiek droogvallende plaatsen. Op de laagste en meest geëxponeerde plaatsen (1-1,50 m -MHW) bestond de vegetatie uit alleen *Scirpus triqueter* met plaatselijk pollen van andere biezensoorten; wat hoger (circa 1 m -MHW) verscheen *Phalaris arundinacea* (rietgras) tussen de biezen, terwijl in de hoogst gelegen zone, waar nog biezen voorkwamen, ook *Senecio paludosus* (moeraskruiskruid) in de vegetatie ging optreden.

Tabel 3 : Overzicht uit de literatuur van de ecologische randvoorwaarden voor de drie soorten biezen, *Scirpus lacustris*, *Scirpus triqueter* en *Scirpus maritimus*.

<u><i>Scirpus lacustris</i> ssp. <i>lacustris</i></u>	
<u>waterdiepte</u>	: 0-200 (-300) cm (SEIDEL 1955); 0-80 cm (optimum 40-70 cm) (HEJNY 1960); in stromend water 30-80 cm, in stilstaand beschut water 100-200 cm (HASLAM et al. 1975); in het zoetwatergetijdengebied 60-100 cm -MHW (ZONNEVELD 1960)
<u>waterkwaliteit</u>	: mesotroof-eutroof, helder water (OLSEN 1950); mesotroof-eutroof in stromend water, ook oligotroof in stilstaand water (HASLAM et al. 1975); tolerant voor zeer troebel water (HASLAM 1978)
<u>zoutgehalte</u>	: alleen in zoet water (BAKKER & BOER 1954); optimum 66-100 ppm Cl ⁻ (HASLAM 1978)
<u>substraat</u>	: optimaal op kleiige bodems, echter ook op zandige en zandig-lemige tot grindrijke bodems (HASLAM 1978, DE LYON & ROELOFS 1986)
<u>vorstresistentie</u>	: goed in dieper water, slecht in ondieper water (HUTCHINSON 1975)
<u>vraattolerantie</u>	: zeer slecht (SEIDEL 1955)
<u>stromingstolerantie</u>	: lage weerstand tegen stroming, wordt bij sterke stroming beschadigd; matige weerstand tegen turbulentie

(vervolg tabel 3)

Scirpus lacustris ssp. tabernaemontani

- waterdiepte** : max. 50 cm (HASLAM et al. 1975)
waterkwaliteit : mesotroof-eutroof, ook in brak water (HASLAM et al. 1975)
substraat : klei en fijn tot matig grof zand, minerale en organische bodems (HASLAM et al. 1975)
zoutgehalte : max. 10 g/l Cl⁻ (BAKKER & BOER 1954)
stroming : in stilstaand water (HASLAM et al. 1975)

Scirpus triqueter

- waterdiepte** : in het zoetwatergetijdengebied 60-150 cm -MHW (ZONNEVELD 1960)
substraat : klei tot zand (ZONNEVELD 1960)
stroming : luwte tot zeer geëxponeerd (ZONNEVELD 1960)

Scirpus maritimus

- waterdiepte** : ondiep water, tolerant voor fluktuierend peil en uitdroging in de zomer (HASLAM et al. 1975); in het zoetwatergetijdengebied optimaal tussen 100 en 75 cm -MHW (ZONNEVELD 1960, DE BOOIS 1980)
waterkwaliteit : mesotroof-eutroof (HASLAM et al. 1975); binnenlands in allerlei voedselrijke, vaak vervuilde wateren (OLSEN 1950)
substraat : fijn tot matig grof zand en klei, minerale en organische bodems (HASLAM et al. 1975); optimaal op zandige platen (ZONNEVELD 1960)
vraattolerantie : gehele plant graag gegeten door vogels, m.n. door ganzen (KUIJPERS 1976, LEBRET 1975, AMAT 1986)
zoutgehalte : max. 12 g/l Cl⁻ (PODLEJSKI 1982)
stromingstolerantie: niet tot langzaam stromend water (HASLAM et al. 1975)

5. AUTECOLOGIE EN ECOFYSIOLOGIE

5.1. Voortplanting en vegetatieve vermeerdering

Het belang, dat moet worden gehecht aan de voortplanting door zaad bij de verschillende *Scirpus*-soorten, wordt verschillend beoordeeld door diverse auteurs. HEJNY (1960) vermeldt dat in Tsjechoslowaakse rijstvelden, waar *Scirpus maritimus* en *S. lacustris* belangrijke onkruidsoorten zijn, nagenoeg alleen vegetatieve vermeerdering optreedt. Vegetatieve uitbreiding via rhizoom-uitlopers is binnen een bestand van biezten zonder meer de belangrijkste wijze van verspreiding; over grotere afstanden komt, naast vermeerdering middels wortelstok-uitlopers, ook vermeerdering middels zaad in aanmerking. De eerstgenoemde vermeerderingswijze wordt uitgebreid toegepast bij het uitplanten van wortelstokken van de mattenbiezen behoeve van o.a. de biezenteelt. Over de verspreidingswijze in het wild zijn echter geen uitgebreide waarnemingen bekend. Het is mogelijk dat, in het rivierengebied bij hoge waterstanden, in de uiterwaarden wortelstokken van mattenbiezen losraken en met de stroom worden meegevoerd (VAN DER STEEG, 1982). Daarnaast moet van geïsoleerde populaties, bijv. in afgelegen leem- en kleigroeven worden aangenomen dat verspreiding door middel van zaden heeft plaatsgevonden (SEIDEL, 1955).

5.2. Bestuiving

In het algemeen zijn alle *Scirpus*-soorten windbestuivers (anemofiele planten) (HUTCHINSON, 1975). Van *Scirpus maritimus* is echter bekend, dat ook bestuiving door insecten mogelijk is (LEEREVELD et al., 1981): van enige soorten *Syrphidae* (zweefvliegen) is aangetoond dat ze zich voeden met pollen van de zeebies. Eén soort, *Lejops vittata*, schijnt zelfs exclusief in zeebiesvelden langs de Friese kust te zijn gevangen. De rol van deze insecten bij de bestuiving is echter onbekend en mogelijk beperkt.

5.3. Zaadverspreiding

De meeste *Scirpus*-soorten bezitten blijvende borstelharen rond de vrucht, die van belang kunnen zijn bij de zaadverspreiding (OLSEN, 1959). Gestekelde borstels kunnen epizoïsch zaadtransport mogelijk maken (bijv. bij *Scirpus lacustris*; SEIDEL, 1955), terwijl korte borstels de vruchten kunnen doen aaneenklitten, waardoor deze, na op het wateroppervlak gevallen te zijn, door aanhangende lucht blijven drijven. Dispersie over het water speelt vooral bij zulke hydrofiele soorten een belangrijke rol. De zaden van *Scirpus lacustris* zijn zwaarder dan water en zinken snel (OLSEN, 1959); van *Scirpus maritimus* var. *paludosus* (een Noordamerikaanse vorm) is bekend, dat de zaden enkele dagen blijven drijven voor ze zinken (LIEFFERS & SHAY, 1981).

Transport door vogels is een andere mogelijkheid, waardoor de zaden verspreid kunnen worden. Vogels fourageren op de zaden, en na passage van het darmkanaal van de vogel kunnen niet of licht beschadigde zaden nog kiembaar zijn. LEBRET (1968) en KUYPERS (1976) constateerden dat wilde eenden in de late herfst en winter graag op biezenzaad fourageren. HUTCHINSON (1975) vond bovendien, dat zaad van *Scirpus paludosus* (= *S. maritimus* var. *paludosus*), dat normaal nagenoeg niet kiemde, na passage van het verteringskanaal van de wilde eend (*Anas platyrhynchos*), meer dan 90% kieming vertoonde, voorzover het niet gebroken of verteerd was. SEIDEL (1955) noemt ook kleine zangvogels als predatoren van mattenbiezenzaad in de zomermaanden (o.a. de winterkoning, *Troglodytes troglodytes*).

5.4. Kieming

In de literatuur zijn verscheidene opgaven van kiemingsproeven met verschillende *Scirpus*-soorten te vinden. Veel auteurs gaan daarbij in op de voorwaarden om de kiemrust te doorbreken. In het veld vertonen zaden van *S. maritimus* var. *paludosus* een lange dormancy-periode (kiemrust) (LIEFFERS & SHAY, 1981), samenhangend met het efemere karakter van het milieu waarin deze plant groeit.

Slechte direkte kieming wordt vermeld door HUTCHINSON (1975) en HEJNY (1960) voor *S. maritimus*, door O'NEILL (1972) voor *S. maritimus* var. *paludosus* en *S. robustus* en door SEIDEL (1955) voor *S. lacustris*. Door diverse kiemrust-brekende manipulaties is het echter mogelijk het kiemingspercentage op te voeren. HUTCHINSON (1975) verkreeg bij *S. maritimus* na een behandeling met zuur of base 2-3% en in een fermentatiemedium tot 9% kieming. Deze kiemingsresultaten werden alleen in licht bereikt; in een donkere omgeving kiemden de zaden praktisch niet. Uit de kiemprouven van HEJNY (1960) bleek, dat kieming van *S. maritimus* bevordert wordt door sterke temperatuurwisselingen en door bacteriële afbraak van de zaadhuid. SEIDEL (1955) vermeldt oudere opgaven, waarin voor *S. lacustris* een goede kieming wordt gegeven. In petrischalen werden echter zeer slechte resultaten geboekt: na 14 dagen 0,025%, na 2 jaar 0,2% kieming. SEIDEL's konklusie was, dat voor kieming bacteriën of humuszuren nodig zijn; na vorstbehandeling bleek echter een kiemingspercentage van 46 tot 78% op te treden.

BAKKER (1954) vergeleek de kiemkracht van de onderscheiden ondersoorten van *S. lacustris* in Nederland en constateerde dat *S. lacustris* ssp. *tabernaemontani* iets meer en sneller kiemde dan *S. lacustris* ssp. *lacustris*.

Samengevat, is het moeilijk de verschillende kiemingsgegevens met elkaar te vergelijken. De vestiging uit zaad is bij *Scirpus lacustris* - en waarschijnlijk ook bij *Scirpus maritimus* - goed mogelijk, mits in een geschikt milieu en na een periode van dormancy.

5.5. Vestiging

De kieming van *Scirpus lacustris* vindt vooral plaats onder water. SEIDEL (1955) vermeldt vondsten van kiemplanten tot aan 2,00 m diepte, maar constateerde dat kieming van de zone net boven de waterspiegel, tot aan een waterdiepte van 20-30 cm plaatsvindt. In het algemeen geldt, dat regeneratie bij de mattenbies plaatsvindt in de zone direkt langs de oever in zeer ondiep water en dat er vervolgens een vegetatieve kolonisatie optreedt van diepere gedeelten.

In het zoetwatergetijdengebied zouden bij laagwater op de groeiplaatsen gunstige omstandigheden heersen, waardoor dan kieming kon optreden; indien het water niet al te sterke stromingen en turbulenties vertoonde, kon de vestiging van (matten-)biezen plaatsvinden (BAKKER & BOER, 1954).

5.6. Biotische relaties

In sommige jaren kan de aantasting van mattenbiesbestanden door planteziekten en parasieten aanzienlijk zijn (SEIDEL, 1955). Aantasting van de plant kan onder meer het gevolg zijn van de activiteiten van bladmineerders, fungi (w.o. *Leptonia asprella*) en roesten. Ook overgroeiing van de submerse groene delen van de plant met diatomeeën, herkenbaar door een grauwe of witte kleur van de halmen en bladeren, kan middels remming van de assimilatie de plant beschadigen (SEIDEL, 1955).

Een belangrijke faktor in de ecologie van biezten wordt gevormd door begrazing door vogels. Vooral voor ganzen is zowel *Scirpus lacustris* als *Scirpus maritimus* een belangrijke voedselbron. In de vroege herfst en in de lente eten ganzen de groene halmen en bladeren, later in de herfst en in de winter wordt vooral op de rhizomen gefourageerd (LEBRET, 1968 en KUYPERS, 1976); de gekonsumeerde ondergrondse biomassa kan soms wel 90% van de totaal aanwezige biomassa bedragen (LOOSJES, 1974). Ook elders op de trekroute van (grauwe) ganzen zijn biezten een geprefereerde voedselbron (AMAT, 1986). Ook door andere vogelsoorten worden biezten als voedselbron gebruikt. Met name eenden (wilde eend, pijlstaart) fourageren in het najaar en in de winter op de zaden (LEBRET, 1968 en KUYPERS, 1976). Tenslotte worden stengeldelen van biezten door vogels gebruikt bij de nestbouw (o.a. meerkoeten en futen: LEYS & DE WILDE, 1968). Geïsoleerde bieztenpollen kunnen als rustplaats voor tal van watervogels dienen (o.a. eenden, zwanen, reigers: LEBRET, 1968).

5.7. Fysiologische aanpassingen van de biezenplant

De milieus, waarin *Scirpus lacustris* en *S. maritimus* voorkomen, vereisen aanpassingen die het overleven in relatief zuurstofarme tot geheel anaërobe omstandigheden mogelijk maken. Beide biezensoorten vertonen enkele bijzondere fysische aanpassingsmechanismen.

Bij de mattenbies is een optimale gasdiffusie mogelijk van de bovenwater groeiende, groene delen van de plant naar de, vaak aan anaërobe milieukondities blootgestelde, rhizomen en wortels (BRÄNDLE, 1980 en BRÄNDLE & HALDEMANN, 1983), met name dankzij het met lucht-holtes gevulde weefsel (aërenchym) in de stengel. De rhizoombast vormt bovendien een sterke barrière tegen het "weglekken" van zuurstof, door een sterk verkurkt weefsel (STEINMANN & BRÄNDLE, 1981 en HASLAM, 1978). Desondanks vindt er wel enige uitwisseling met de wortelomgeving plaats, waardoor een zekere aëratie van het bodemmilieu plaatsvindt.

De stofwisseling van biezen blijft verlopen als de plant geheel wordt ondergedompeld of wanneer de groene spruit wordt afgesneden. Ook bij intacte planten, die in zuurstofloos milieu worden gebracht, blijft de stofwisseling plaatsvinden, zij het op een lager niveau dan in een aëroob milieu. Er vindt dan nauwelijks gewichtstoename meer plaats, maar nog wel lengtegroei door celstrekking (fig. 7; BARCLAY & CRAWFORD, 1982).

In fig. 8 is schematisch de verbranding van zetmeel en suikers weergegeven. Onder normale aërobe omstandigheden gebeurt dit volgens de volgende processen: zetmeel wordt omgezet in vrije suikers, m.n. glucose, die via de glycolyse omgezet worden in pyruvaat. Daarna verloopt de verbranding via de citroenzuurcyclus, die uiteindelijk CO₂ en energie oplevert. Met de vrijkomende elektronen wordt O₂ gereduceerd tot H₂O. In zuurstofloze omstandigheden kan het elektronentransport echter niet verlopen, daar er geen O₂ beschikbaar is als elektronen-acceptor. De citroenzuurcyclus komt dan ook stil te liggen en de afbraak van pyruvaat moet dan via anaërobe weg plaatsvinden (gisting of fermentatie). Een tijdelijke oplossing is dan de omzetting in lactaat (melkzuur), dat zich ophoopt in het weefsel en weer moet worden afgebroken. Via het enzym LDH (lactaat-dehydrogenase) wordt lactaat weer omgezet in pyruvaat. Een andere weg is de omzetting in ethanol met behulp van het enzym ADH (alcohol-dehydrogenase), dat als gas kan ontwijken.

Als geheel levert de anaërobe afbraak van suikers veel minder energie op dan de aërobe verbranding.

In het rhizoom van *Scirpus lacustris* blijkt de aktiviteit van de genoemde enzymen (cytochromoxidase, ADH, LDH) zich aan te passen aan de inwendige zuurstofconcentratie (MONK & BRÄNDLE, 1982). Onderdompelingstolerante planten hebben de mogelijkheid de energie-konsumerende en de energie-producerende processen aan elkaar aan te passen (CRAWFORD, 1982). Daarnaast is de fermentatiecapaciteit in de rhizomen van deze soorten (waartoe beide hier besproken *Scirpus*-soorten behoren) in anaërobe omstandigheden ten opzichte van normale geaëreerde omstandigheden veel kleiner dan bij planten uit een droog milieu (BRÄNDLE, 1983), zodat het ontstaan van toxische concentraties van glycolyse-eindprodukten, als lactaat en ethanol, vermeden wordt.

MONK et al. (1984) maten de fermentatiecapaciteit van 6 monocotyle soorten, waaronder *Scirpus lacustris*; deze werd bepaald als de accumulatie van ADH en LDH na 15 dagen van anoxia (zuurstofloosheid) in rhizoomstukken. Ethanol-accumulatie bleek een belangrijker fermentatieproces dan lactaat-omzetting. Ethanol is echter een mogelijk schadelijke stof voor planteweefsels (BARCLAY & CRAWFORD, 1982). Echte moerasplanten accumuleren ethanol tot een drempelconcentratie van 30 $\mu\text{mol/g}$ versgewicht, terwijl daarboven de concentratie niet meer stijgt. Planten van droge standplaatsen daarentegen kunnen in het rhizoom waarden van 70 $\mu\text{mol/g}$ bereiken (BRÄNDLE, 1983).

De concentratie van toxische eindprodukten van de glycolyse wordt ook vermeden door diversificatie (alcoholen, melkzuur e.a.) en uitscheiding (BRÄNDLE, 1980 en DUSS & BRÄNDLE, 1982).

Ook in zuurstofarme omstandigheden werkt het metabolisme van *Scirpus lacustris* efficiënter dan bij landplanten. In het rhizoomweefsel van *S. lacustris* opereren ten minste drie endoxidatie-mechanismen: cytochrom-oxidase, "alternate oxidase" en phenoloxidasen. Door inaktivering van deze oxidasen bij respektievelijk steeds lagere zuurstofconcentraties blijft de stofwisselingsaktiviteit over een wijd bereik van zuurstofconcentraties op peil en daalt deze pas onder 2% zuurstof (BRÄNDLE, 1981). Door een efficiënt zuurstofgebruik en het handhaven van een hoge ATP-koncentratie kan zo een langere anaërobe periode overleefd worden (BRÄNDLE, 1980 en BARCLAY & CRAWFORD, 1982).

Voor energieverbruikende stofwisselingsprocessen is daarnaast de faktor temperatuur van groot belang.

De metabolische aktiviteit in relatie tot de hoeveelheid en aard van reservestoffen in het rhizoom in de loop van een jaar is weergegeven door STEINMANN & BRÄNDLE (1984), zie fig. 9. De belangrijkste reservestof in het rhizoom is zetmeel, dat 's winters ongeveer 15% van het versgewicht uitmaakt. Bij de vorming van nieuwe spruiten in de lente wordt bijna al dit zetmeel gemobiliseerd. Gedurende de tweede helft van het jaar neemt het zetmeelgehalte geleidelijk weer toe (zie de figuren 9a t/m 9c).

De vorming van nieuwe spruiten - in april - is mogelijk, doordat de zetmeelreserve sterk wordt aangesproken met behulp van een vertienvoudigde aktiviteit van het enzym zetmeelfosforylase. Na het op gang komen van de fotosynthese in de loop van het erop volgende seizoen, neemt de zetmeelvoorraad weer toe evenals de fosforylase-aktiviteit. De gereduceerde suikers - glucose, fructose en maltose - bereiken een maximale konzentratie in de zomer en in februari, met andere woorden: in perioden van hoge aktiviteit in het rhizoom. Na mei beginnen ook de rhizomen weer te groeien, waarna uit nieuw-gevormd rhizoom in augustus nieuwe spruiten opgroeien. De oude spruiten sterven af vanaf oktober, jongere spruiten pas vanaf november. Ook de rhizoomgroei vermindert vanaf oktober.

Het effeekt van de waterdiepte op de snelheid, waarmee pas uitgekomen spruiten uitgroeien, is een belangrijk aspeekt van de overlevingsstrategie van biezten. Bij *Scirpus maritimus* var. *paludosus*, een Canadese brakwatervorm, bleken planten groeiend in dieper water een snellere ontwikkeling van het aantal uitlopers door te maken een gemiddeld hogere stengel te vormen. In ondiep water hadden de planten daarentegen een grotere biomassa, trad eerder in het seizoen bloei op en was er een sterkere groei van het rhizoom (fig. 10 en 11; LIEFFERS & SHAY, 1981). De suggestie wordt gewekt, dat deze planten in staat zijn hun strategie aan te passen aan de groei-omstandigheden: met toenemende waterdiepte verschuift de investering van energie in biomassa van de vegetatieve delen naar de zaadproduktie.

6. TOEPASSINGEN VAN BIEZEN

Van oudsher worden vooral mattenbiezen voor verschillende doeleinden gebruikt. Hierdoor kon een cultuur ontstaan, die nu nog invloed heeft op het verspreidingspatroon. De verwerking van biezen vindt in Nederland al vanaf de middeleeuwen plaats (BAKKER, 1954). Toepassingen vond men o.a. in vloermatten, stoelmatten en het dichten van haringvaten. Centra van de biezenenteelt waren de IJsselmonding (Genemuiden) en de Biesbosch. Thans worden nog biezenvelden geëxploiteerd in het Zwarte Water, Ketelmeer, de Veluwerandmeren, langs de Oude Maas en het Spui en op enkele kleine lokaties. De mattenindustrie heeft echter sterk aan betekenis ingeboet. Plaatselijk werd vroeger ook biezenloof als veevoer in de landbouw gebruikt (BAKKER, 1954).

Een "nieuwe" toepassingsvorm van biezen is het gebruik ten behoeve van waterzuivering. Vooral bij seizoens- en piekgebonden afvoer kan een biezenveld een bijdrage leveren bij de opvang en zuivering van afvalwater. Het eerst werd deze wijze van zuivering gebruikt bij een kampeerterrein in Oost-Flevoland (KOK, 1974 en DE JONG, 1976). Ook zijn biezen gebruikt in de overstort van de rioolafvoer in de gemeente Houten (LAGEVEEN & WAARDENBURG, 1985 en MOOK, LAGEVEEN & WAARDENBURG, 1986). Mogelijkheden zijn er voor toekomstige toepassingen als het gebruik van biezen in waterzuiveringsmoerassen ("macro-helofytenfilters"; DUEL & SARIS, 1986).

In relatie tot de waterzuiverende werking van biezenvelden kunnen enkele eigenschappen van biezen worden genoemd. In de eerste plaats vindt in een biezenvegetatie demping plaats van stroming en golfslag, waardoor een deel van het zwevend stof in het water kan bezinken. Dit particulier materiaal, met de eraan gebonden nutriënten, komt in de bodem terecht en wordt deels opgenomen in de plantaardige biomassa. Door middel van het periodiek afvoeren van deze plantemassa worden deze nutriënten uit het water verwijderd. Een tweede aspect is dat biezenstengels en rhizomen de hechtingsplaats vormen voor allerlei micro-organismen. Bakteriële zuivering van afvalwater met biezen wordt onder meer genoemd door KORIDON (1971) en SEIDEL (1966, 1975).

Ook in milieuvriendelijke oeverbeschermingen zijn er mogelijkheden voor het toepassen van biezen, vanwege hun uitgebreide wortelstelsels en sterke, lange stengels (HAGEMEYER & SESSINK, 1982 en VAN ACHT & SESSINK, 1982). Als de geschikte condities voor de groei van planten in het oevermilieu aanwezig zijn, kunnen deze een rol spelen bij de golfdemping en bescherming tegen erosie. Mattenbies, die kan groeien op waterdieptes waar geen andere emergente soorten het uithouden, is door zijn flexibele, stevige stengel niet zeer vatbaar voor waterstromingen, zij het in mindere mate dan bijv. riet en zeebies. Een riet- of biezenkraag kan een groot deel van de golfenergie dempen (VAN ACHT & SESSINK, 1982). Bovendien is de bodembeschermende werking van biezen gelegen in het feit dat ze een dichte wortelmat vormen, die de oever als het ware bijeenhoudt. De toepassingsmogelijkheden voor planten langs de oevers van meer of minder druk gebruikte wateren zijn in sterke mate afhankelijk van de golfintensiteit, stroomsterkte, expositie, profiel van de oever, het substraat en de beïnvloeding door merende schepen, sportvisserij en ander rekreatief gebruik van de oever en het gevoerde oeverbeheer (maaien, begrazing).

7. LITERATUURLIJST

- Acht, W.N.M. van & J.T.M. Sessink (1986).
Natuurlijke oeverbescherming. Vakblad voor Biologen 62, 406-409.
- Amat, J.A. (1986).
Some aspects of the foraging ecology of a wintering greylag goose *Anser anser* population. Bird Study 33, 74-80.
- Bakker, D. (1954).
Miscellaneous notes on *Scirpus lacustris* L. sensu lat. in The Netherlands. Acta Botanica Neerlandica 3, 425-445.
- Bakker, D. (1968).
Scirpus lacustris L. ssp. *glaucus* (Sm.) Hartm. x *Scirpus triquetus* L. (*S. x scheuchzeri* Brügg.) in Nederland. Gorteria 4, 76-79.
- Bakker, D. & A.C. Boer (1954).
Mattenbiezen. De Levende Natuur 57, 30-35.
- Barclay, A.M. & R.M.M. Crawford (1982).
Plant growth and survival under strict anaerobiosis. Journal of Experimental Botany 33, 541-549.
- Barclay, A.M. & R.M.M. Crawford (1983).
The effect of anaerobiosis on carbohydrate levels in storage tissues of wetland plants. Annals of Botany 51, 255-259.
- Beetle, A.A. (1942).
Studies in the genus *Scirpus* L. IV. The section *Bolboschoenus* Palla. American Journal of Botany 29, 82-88.
- Boeken, B. (1980).
De mattenbies en zijn milieu, een autekologisch onderzoek. Intern rapport Hugo de Vries Laboratorium, no. 90.
- Boer, A.C. (1942).
Biezencultuur. Ned. Kruidkundig Archief 1942, 311-314.
- Boois, H. de (1982).
Veranderingen in het milieu en de vegetatie in de Biesbosch door de afsluiting van het Haringvliet. Proefschrift, Wageningen.
- Brändle, R. (1980).
Die Überflutungstoleranz der Gemeinen Teichsimse, *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.: Abhängigkeit des ATP-Spiegels und des Sauerstoffverbrauchs in Wurzel- und Rhizomgewebe von der Sauerstoffkonzentration und der Temperatur in der Umgebung. Flora 170, 20-27.
- Brändle, R. (1980).
Die Überflutungstoleranz der Seebirse (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.). II. Übersicht über die verschiedenen Anpassungsstrategien. Viertelj. Zeitschr. der Naturforschungs Gesellschaft Zürich 125, 177-185.
- Brändle, R. (1981).
Die Überflutungstoleranz der Seebirse (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.). IV. Dissimilation und "Energy Charge" in Rhizomgewebsschnitten unter Normoxia, Hypoxia und Anoxia. Botanica Helvetica 91, 49-55.
- Brändle, R. (1983).
Evolution der Gärungskapazität in den Flut- und Anoxiatoleranten Rhizomen von *Phalaris arundinacea*, *Phragmites communis*, *Schoenoplectus lacustris* und *Typha latifolia*. Botanica Helvetica 93, 39-45.

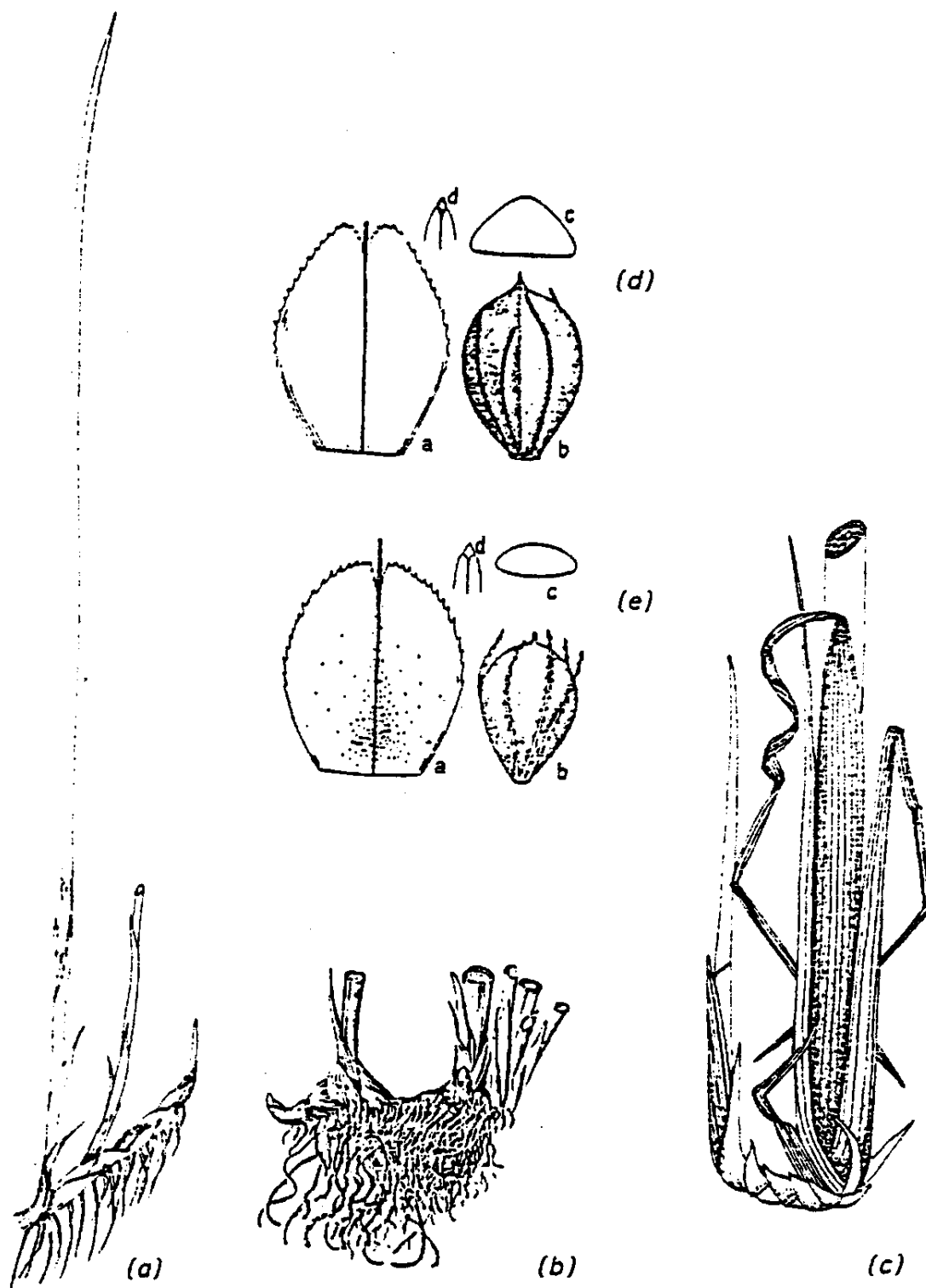
- Brändle, R. (1985).
Kohlehydratgehalte und Vitalität isolierter Rhizome von *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris* und *Typha latifolia* nach mehrwöchigem O₂-Mangelstress. *Flora* 177, 317-321.
- Crawford, R.M.M. (1982).
The anaerobic retreat as a survival strategy for aerobic plants and animals. *Trans. Royal Soc. Edinburgh* 44, 57-63.
- Dabbs, D.L. (1971).
A study of *Scirpus acutus* and *Scirpus validus* in the Saskatchewan River Delta. *Canadian Journal of Botany* 49, 143-153.
- Duel, H. & F.J.A. Saris (1986).
Waterzuivering door macro-helofytenfilters. *Landschap* 4, 295-305.
- Duss, F. & R. Brändle (1982).
Die Überflutungstoleranz der Teichsimse (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.). V. Die Bildung von verschiedenen Gärungsprodukten und Transportsubstanzen im Rhizomgewebe bei Sauerstoffmangel. *Flora* 172, 217-222.
- Dykyjova, D. (1978).
Determination of energy content and net efficiency of solar energy conversion by fishpond helophytes. In: D. Dykyjova & J. Kvet (eds.), *Pond Littoral Ecosystems*, Springer Berlin, p. 216-220.
- Dykyjova, D. (1978).
Nutrient uptake by littoral communities of helophytes. In: D. Dykyjova & J. Kvet (eds.), *Pond Littoral Ecosystems*, Springer Berlin, p. 257-277.
- Dykyjova, D. & S. Pribil (1975).
Energy content in the biomass of emergent macrophytes and their ecological efficiency. *Archiv für Hydrobiologie* 75, 90-108.
- Dykyjova, D. & K. Veber (1978).
Experimental hydroponic cultivation of helophytes. In: D. Dykyjova & J. Kvet (eds.), *Pond Littoral Ecosystems*, Springer Berlin, p. 181-192.
- Dykyjova, D., K. Veber & K. Priban (1971).
Productivity and root/shoot ratio of reedswamp species growing in outdoor hydroponic cultures. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 6, 233-254.
- Edberg, N. (1977).
Degradation of plant material in water. *Scripta Limnologica Uppsaliensia*, Uppsala University, no. 443.
- Hagemeyer, M.L. & J.T.M. Sessink (1982).
Invloed van golfwerking op oevervegetatie. RIJP-werkdocument 1982-288 Abw.
- Haldemann, C. & R. Brändle (1983).
Avoidance of oxygen deficit stress and release of oxygen by stalked rhizomes of *Schoenoplectus lacustris*. *Physiologia Vegetarum* 21, 109-113.
- Haslam, S.M. (1978).
River Plants. The macrophytic vegetation of watercourses. Cambridge Univ. Press.

- Haslam, S.M., C.A. Sinker & P.A. Wolseley (1975).
British Water Plants. An illustrated key based on the vegetative features of vascular plants growing in fresh water, with notes on their ecological and geographical distribution. *Field Studies* 4, 243-351.
- Hegi, G. (1939).
Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd.II,2. Hanser Verlag, München.
- Hejny, S. (1960).
Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet). Vyd.SAV, Bratislava.
- Heywood, V. (1978).
Flowering Plants of the World.
- Hoogers, B.J. & H. van Oeveren (1983).
Herkenning van de voornaamste water- en oeverplanten in vegetatieve toestand. Pudoc, Wageningen.
- Hutchinson, G.E. (1975).
A Treatise on Limnology. Vol. III: Limnological Botany. Wiley & Sons, New York.
- Jackson, M.B. & M.C. Drew (1984).
Effects of flooding on herbaceous plants. In: T.T. Kozlowski (ed.), *Flooding and Plant Growth*, Academic Press, London. p. 47-128.
- Jong, J. de (1975).
Bulrush and reed ponds. Purification of sewage with the aid of ponds with bulrushes or reeds. RIJP-Flevobericht nr. 104.
- Kok, J. (1974).
De reiniging van afvalwater van een kampeerterrein met behulp van een biezenveld. *H₂O* 7, 537-544.
- Koridon, A.H. (1971).
De invloed van biezzen (*Scirpus lacustris* L. ssp. Lac.) op het afsterven van *Escherichia coli* en van biezzen en micro-organismen op de afbraak van fenol. *H₂O* 4, 296-298.
- Koridon, A.H. (1977).
Onderzoek naar de zouttolerantie van riet en biezzen en de mogelijkheden voor uitplant in de Lauwerszee. RIJP-werkdocument 1977-290 Abw.
- Krisch, H. (1986).
Die jahreszeitliche Entwicklung zweier Bolboschoenus- Bestände am Greifswalder Bodden. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 21, 263-276.
- Krolikowska, J. (1978).
The transpiration of helophytes. *Ekologia Polska* 26, 193-212.
- Kuijpers, J.W.M. (1976).
Watervogels en biezzen op de Beninger Slikken langs het Haringvliet. *Watervogels* 1. 39-47.
- Kvet, J. (1978).
Growth analysis of fishpond littoral communities. In: D. Dykyjova & J. Kvet (eds.), *Pond Littoral Ecosystems*, Springer Berlin. p. 198-206.

- Kvet, J. & S. Husak (1978).
Primary data on biomass and production estimates in typical stands of fishpond littoral plant communities. In: D. Dykyjova & J. Kvet (eds.), *Pond Littoral Ecosystems*, Springer Berlin, p. 211-216.
- Lageveen, R. & H.W. Waardenburg (1985).
Biezenvijvers als randvoorziening voor de riolering van Houten-Oost. *Utrecht Plant Ecology News Report* dec. 1985, 171-185.
- Lebret, T. (1968).
De Sasseplaat, waterwildreservaat in het Hollands Diep. *De Levende Natuur* 71, 49-56.
- Lebret, T. (1975).
Slik en biezten in de Biesbosch. *Het Vogeljaar* 23, 271-275.
- Leereveld, H., A.D.J. Meeuse & P. Stelleman (1981).
Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and Syrphid flies. IV. A note on the anthecology of *Scirpus maritimus*. *Acta Botanica Neerlandica* 30, 465-473.
- Leys, H.N. & J.J.F.E. de Wilde (1968).
Nestplaatskeuze en nestmateriaal bij futen. *De Levende Natuur* 71, 265-272.
- Lieffers, V.J. & J.M. Shay (1981).
The effects of water level on growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. *Canadian Journal of Botany* 59, 118-121.
- Lieffers, V.J. & J.M. Shay (1982).
Seasonal growth and standing crop of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* in Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 60, 117-125.
- Lieffers, V.J. & J.M. Shay (1982).
Distribution and variation in growth of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* on the Canadian prairies. *Canadian Journal of Botany* 60, 1938-1949.
- Lieffers, V.J. & J.M. Shay (1983).
Ephemeral saline lakes of the Canadian prairies: their classification and management for emergent macrophyte growth. *Hydrobiologia* 105, 85-94.
- Lieffers, V.J. & J.M. Shay (1984).
Emergent plant communities of oxbow lakes in northeastern Alberta: salinity, water-level fluctuation, and succession. *Canadian Journal of Botany* 62, 310-316.
- Loosjes, M. (1974).
Over terreingebruik, verstoringen en voedsel van grauwe ganzen *Anser anser* in een brak getijdengebied. *Limosa* 47, 121-143.
- Lumkes, L.M. (1962).
Het potentieel van biezten op de slikken in Zuid-Holland. Rapport PAW nr. 111.
- Lyon, M.J.H. de & J.G.M. Roelofs (1986).
Waterplanten in relatie tot waterkwaliteit en bodemgesteldheid. Rapport Laboratorium voor Aquatische Ecologie, K.U.Nijmegen.
- McManmon, M. & R.M.M. Crawford (1971).
A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behaviour. *New Phytologist* 70, 299-306.

- Meijden, R. van der, E.J. Weeda, F.A.C.B. Adema & G.J. de Joncheere (1983).
Flora van Nederland. Wolters, Groningen.
- Monk, L.S. & R. Brändle (1981).
Adaptation of respiration and fermentation to changing levels of oxygen in rhizomes of *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla., and its significance to flooding tolerance. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 105, 369-374.
- Monk, L.S., R.M.M. Crawford & R. Brändle (1984).
Fermentation rates and ethanol accumulation in relation to flooding tolerance in rhizomes of monocotyledonous species. *Journal of Experimental Botany* 35, 738-745.
- Mook, J.C., R. Lageveen & H.W. Waardenburg (1986).
Biezenvelden in Houten. Uitg. gem. Houten/Grontmij/Bureau Waardenburg.
- Olsen, S. (1950).
Aquatic plants and hydrospheric types. II. The hydrospheric types. *Svensk Botanisk Tidskrift* 44, 332-373.
- Olsen, S. (1959).
The distribution of the Cyperaceae with in Denmark. I. Scirpoideae. *Botanisk Tidsskrift* 64, 55-63.
- Ondok, J.P. (1972).
Vegetative propagation in *Scirpus lacustris* L. *Biologia Plantarum* (Praha) 14, 213-218.
- Ondok, J.P. & J. Kvet (1978).
Selection of sampling areas in assessment of production. In: D. Dykyjova & J. Kvet (eds.), *Pond Littoral Ecosystems*, Springer Berlin, p. 163-174.
- O'Neill, E.J. (1972).
Alkali bulrush seed germination and culture. *Journal of Wildlife Management* 36, 649-652.
- Podlejski, V. (1982).
Phenology and seasonal above-ground biomass in two *Scirpus maritimus* marshes in the Camargue. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 17, 225-236.
- Reichgelt, T.J. (1954).
Cyperaceae, 2. *Scirpus*. In: T. Weevers et al. (eds.), *Flora Neerlandica*. Dl. I, 3. p. 12-31.
- Robertus - Koster, E.J. (1968).
Differentiatie van *Scirpus maritimus* L. in Nederland. *Gortoria* 4, 193-200.
- Seidel, K. (1952).
Zur Ökologie von *Scirpus lacustris*. *Naturwissenschaften* 39, 342-352.
- Seidel, K. (1955).
Die Flechtbinse - *Scirpus lacustris* L.: Ökologie, Morphologie und Entwicklung, ihre Stellung bei den Völkern und ihre wirtschaftliche Bedeutung. *Die Binnengewässer*, Bd. XXI. Stuttgart.
- Seidel, K. (1966).
Reinigung von Gewässern durch höhere Pflanzen. *Naturwissenschaften* 53, 289-297.
- Seidel, K. (1975).
Allelopathie und Sukzession bei *Typha angustifolia* L. *Naturwissenschaften* 62, 351.

- Shay, J.M. & C.T. Shay (1986).
Prairie marshes in western Canada, with special reference to the ecology of five emergent macrophytes. *Canadian Journal of Botany* 64, 443-454.
- Smith, L.M. & J.A. Kadlec (1973).
A comparison of marsh plant loss estimates in production techniques. *American Midland Naturalist* 114, 393-395.
- Smith, S.G. (1985).
Ecology of the *Scirpus lacustris* complex in North America. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 20, 215-216.
- Steinmann, F. & R. Brändle (1981).
Die Überflutungstoleranz der Seebirse (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.) III. Beziehungen zwischen der Sauerstoffversorgung und der "Adenylate Energy Charge" der Rhizome in Abhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration in der Umgebung. *Flora* 171, 307-314.
- Steinmann, F. & R. Brändle (1984).
Auswirkungen von Halmverlusten auf den Kohlehydratstoffwechsel überfluteten Seebirsensrhizome, *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla. *Flora* 175, 295-299.
- Steinmann, F. & R. Brändle (1984).
Carbohydrate and protein metabolism in the rhizomes of the bulrush (*Schoenoplectus lacustris*) in relation to the natural development of the whole plant. *Aquatic Botany* 19, 53-63.
- Steeg, H.M. van de (1984).
Effects of summer inundation on flora and vegetation of river foreland in the Rhine area. *Acta Botanica Neerlandica* 33, 365-366.
- Szczepanska, W. (1971).
Allelopathy among the aquatic plants. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 18, 17-30.
- Szczepanska, W. (1973).
Production of helophytes in different types of lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 20, 51-57.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1975).
Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen.
- Westlake, D.F. (1975).
Primary production of freshwater macrophytes. In: J.P. Cooper (ed.), *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*, IBP 3, Cambridge Univ. Press, p. 189-206.
- Zonneveld, I.S. (1955).
Over natuurreservaten in de Biesbosch en het Deltaplan. *Natuur en Landschap* 9, 113-128.
- Zonneveld, I.S. (1960).
De Brabantse Biesbosch. Een studie van bodem en vegetatie van een zoetwatergetijdengebied. Proefschrift, Wageningen.

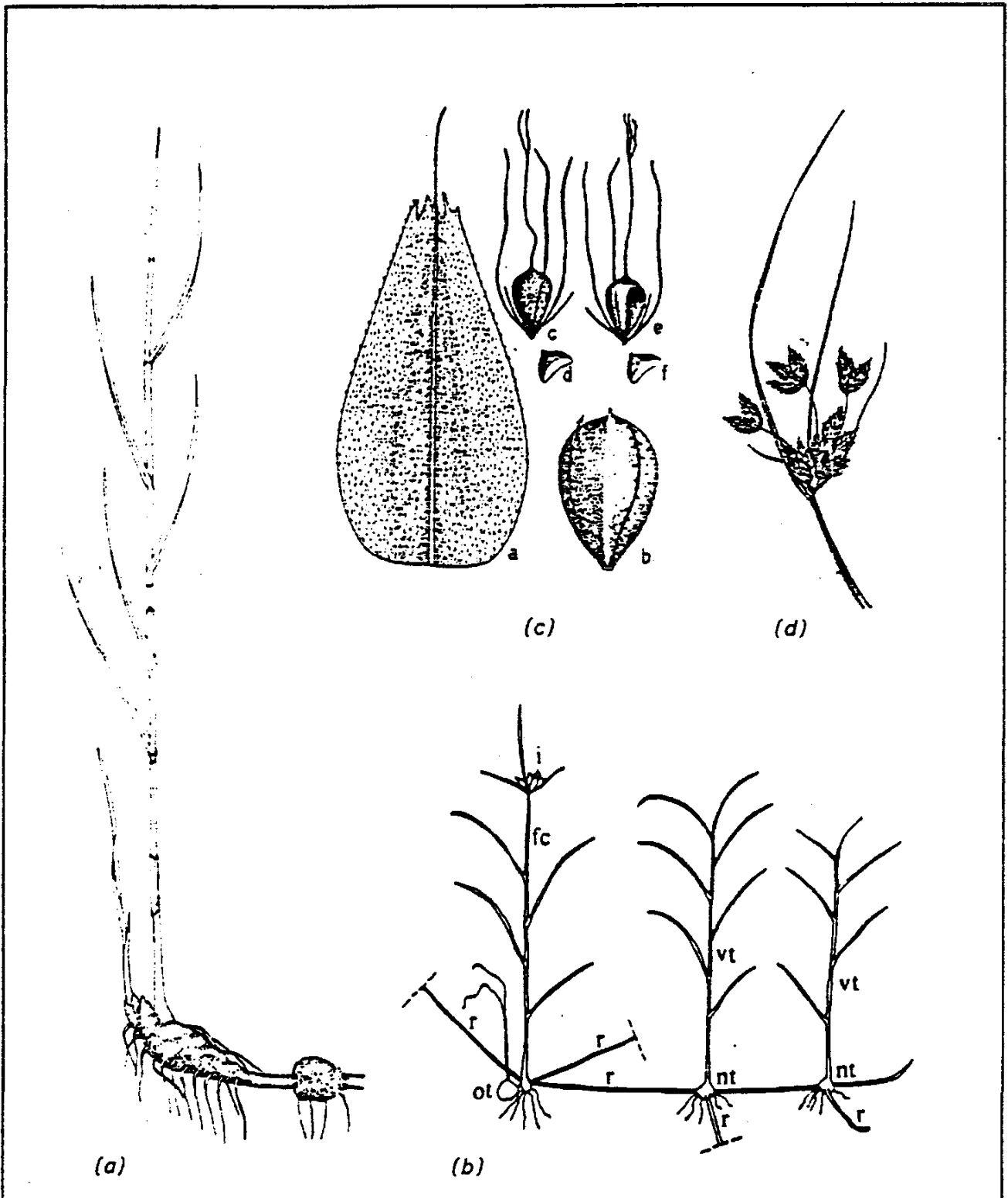


Scirpus lacustris. (a) rhizoom-uiteinde met vegetatieve uitloper; (b) rhizoom met wortel-uitlopers; (c) halmbasis met bladeren en bladscheden; (d) vrucht en kafje ssp. *lacustris*; (e) vrucht en kafje ssp. *tabernaemontani*.
 Afbeeldingen uit HOGGERS & VAN OEVEREN (1983): a,c; HEGI (1939): b; REICHGELT (1954): d,e.

RIJKSWATERSTAAT
 Dienst Binnenwateren/RIZA
 Algemeen Onderzoek - Biologie

notitie 87-072X

figuur 1



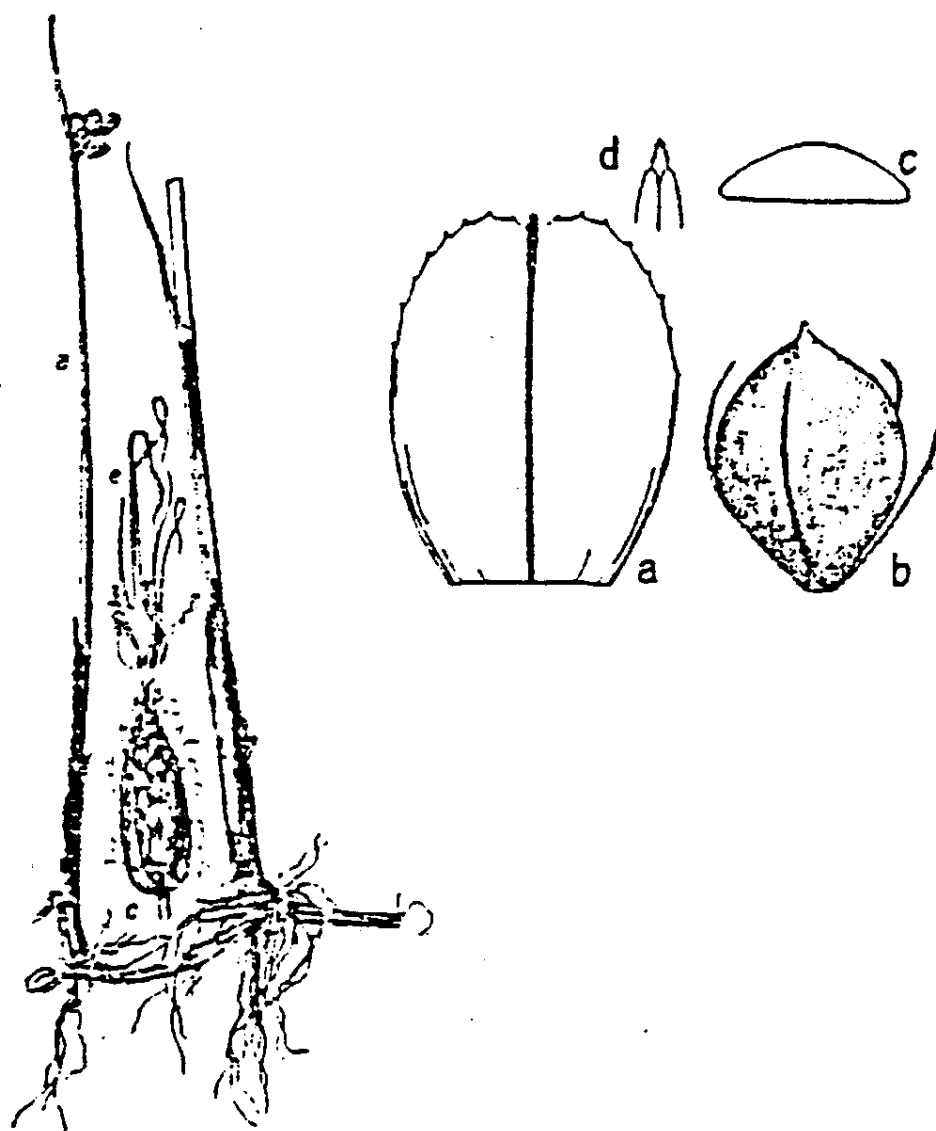
Scirpus maritimus. (a) rhizoom met vegetatieve spruit; (b) schematische weergave groeiwijze: ot = oorspronkelijke wortelknol, fc = bloeiende spruit, i = bloeiwijze, r = rhizoom, vt = vegetatieve uitloper, nt = nieuw-gevormde wortelknol; (c) vrucht en kafje; (d) bloeiwijze.

Afbeeldingen uit HOOGERS & VAN OEVEREN (1983): a; LIEFFERS & SHAY (1984): b; REICHGELT (1954): c,d.

RIJKSWATERSTAAT
 Dienst Binnenwateren/RIZA
 Algemeen Onderzoek - Biologie

notitie 87-072X

figuur 2

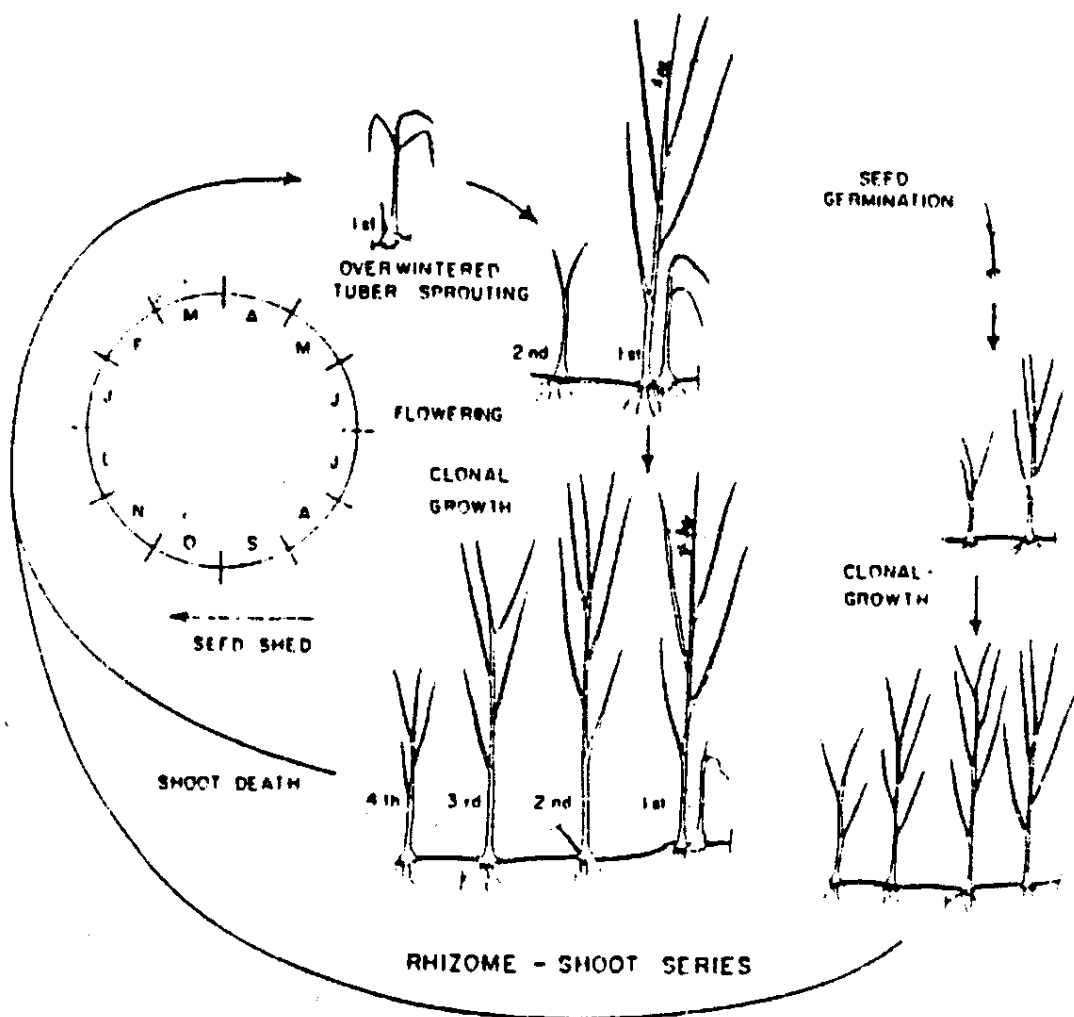


Scirpus triqueter. (a) habitus; (b) vrucht en kafje.
 Afbeeldingen uit HEGI (1939): a; REICHGELT (1954): b.

RIJKSWATERSTAAT
 Dienst Binnenwateren/RIZA
 Algemeen Onderzoek - Biologie

notitie 87-072X

figuur 3

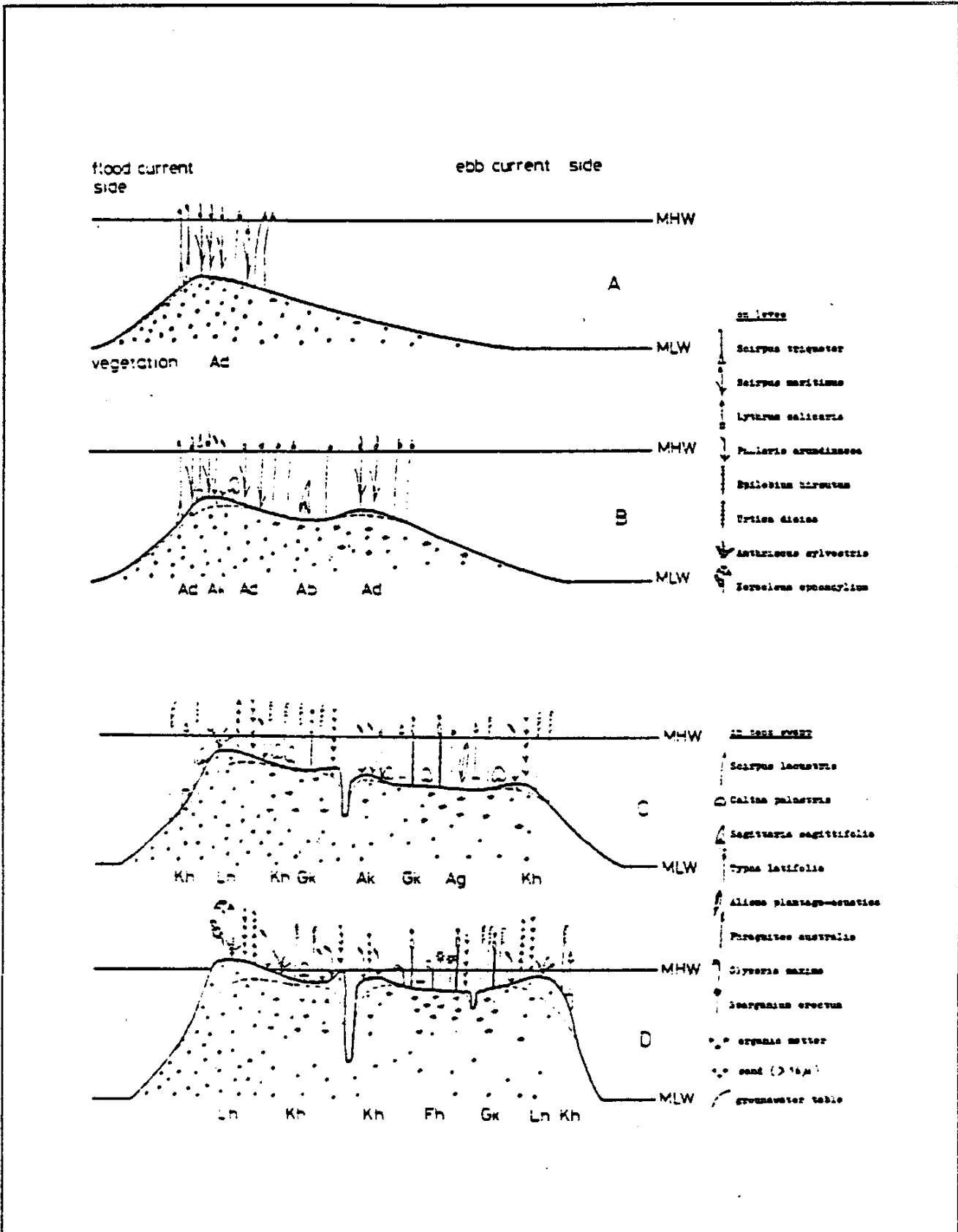


Ontwikkeling van een zeebieskloon gedurende een jaar (*Scirpus maritimus* var. *paludosus*).
 (Uit: LIEFFERS & SHAY 1982).

RIJKSWATERSTAAT
 Dienst Binnenwateren/RIZA
 Algemeen Onderzoek - Biologie

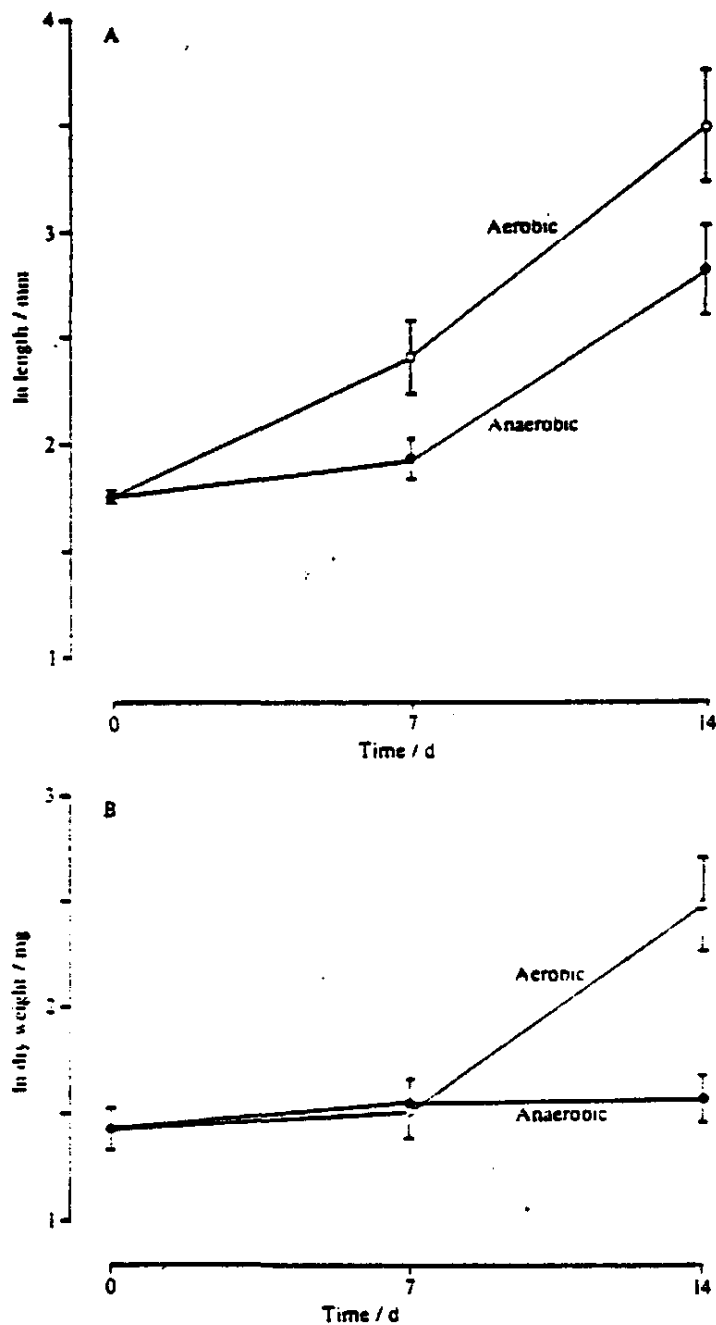
notitie 87-072X

figuur 4

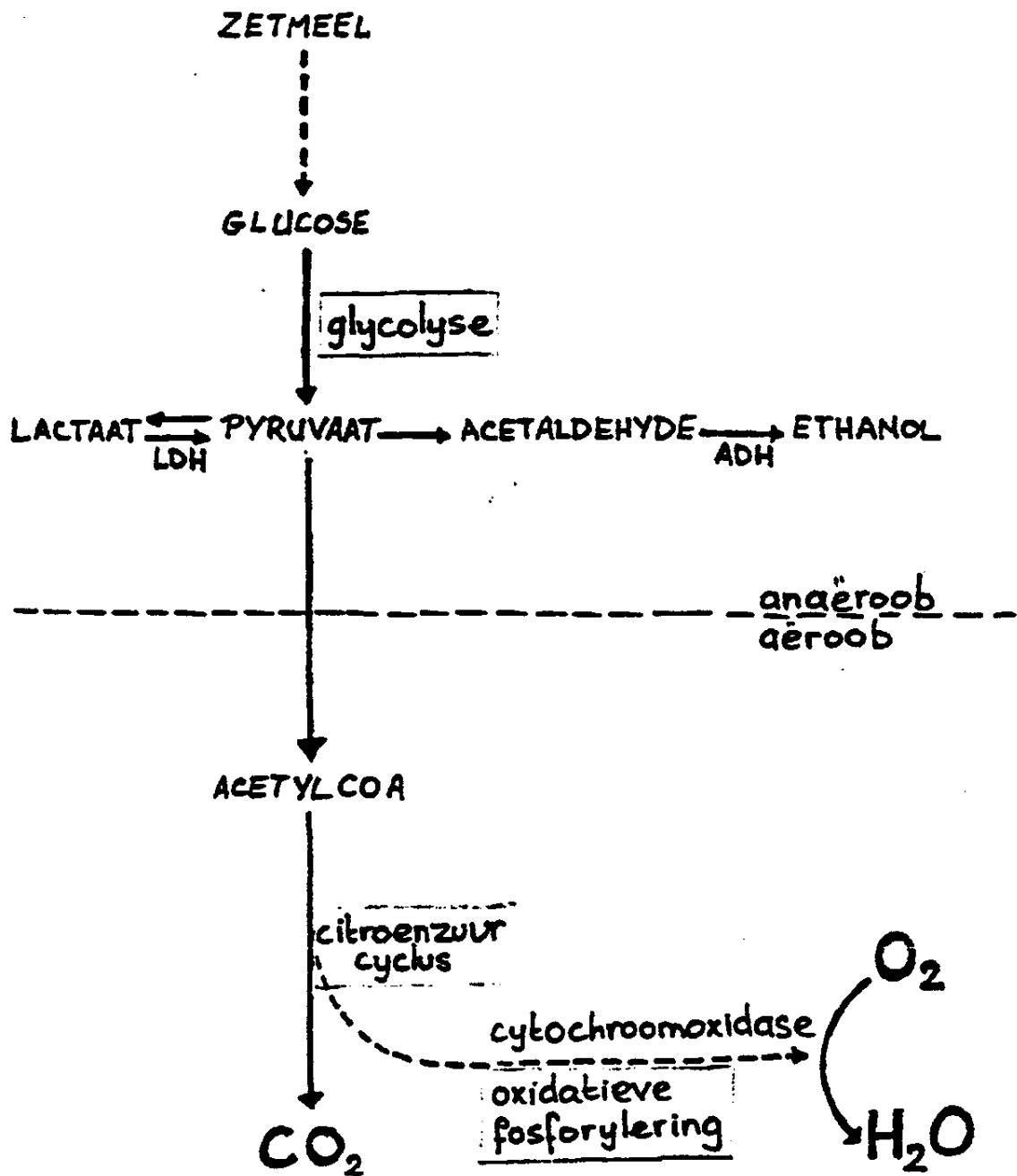


Stadia in de opbouw en begroeiing van gorzen in het zoetwater-getijdengebied.
 (Uit: DE BOOIS, 1982).

RIJKSWATERSTAAT Dienst Binnenwateren/RIZA Algemeen Onderzoek - Biologie	notitie 87-072X
	figuur 6



De toename in lengte (A) en drooggewicht (B) van *Scirpus maritimus*-scheuten over een periode van 7 resp. 14 dagen onder aërobe (open) rondjes) en anaërobe (gesloten rondjes) omstandigheden. (Uit: BARCLAY & CRAWFORD, 1982).

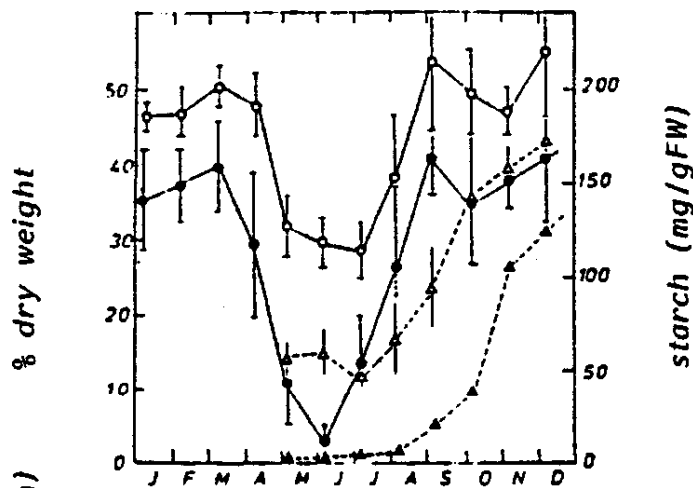


Schematische weergave van de omzetting van zetmeel en suikers onder aërobe en anaërobe omstandigheden.

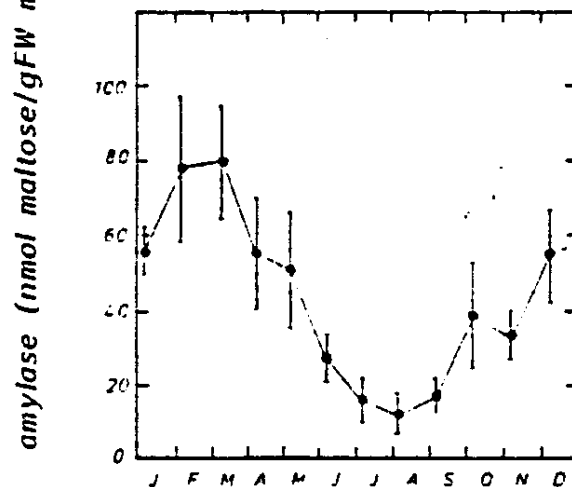
RIJKSWATERSTAAT
 Dienst Binnenwateren/RIZA
 Algemeen Onderzoek - Biologie

notitie 87-072X

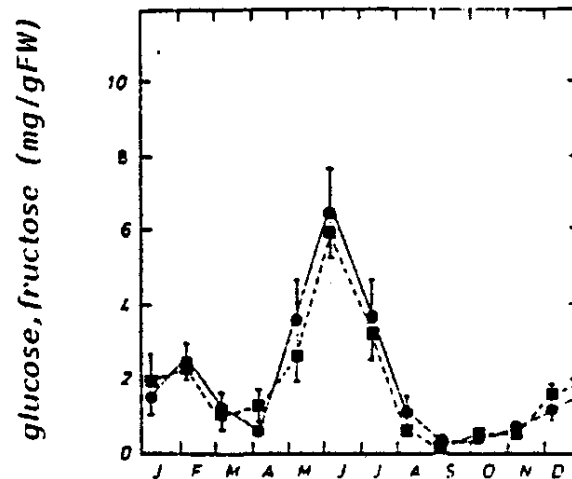
figuur 8



(9a)

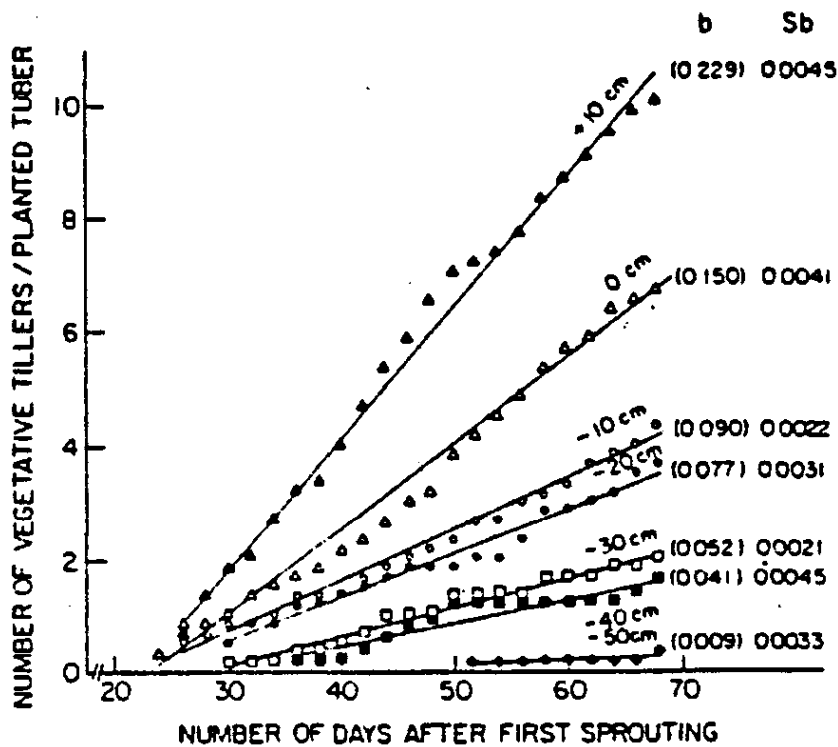


(9b)



(9c)

(a) drooggewicht (rondjes) en zetmeelgehalte (driehoekjes) van oude (open) en jonge (gesloten) rhizomen van *Scirpus lacustris* gedurende een jaar; (b) activiteit van zetmeelafbrekende enzymen in oude rhizomen van *S. lacustris* gedurende een jaar; (c) gehalte aan vrije suikers (rondjes = glucose, vierkantjes = fructose) in oude rhizomen van *S. lacustris* gedurende een jaar. (Afbeeldingen uit STEINMANN & BRÄNDLE, 1984).

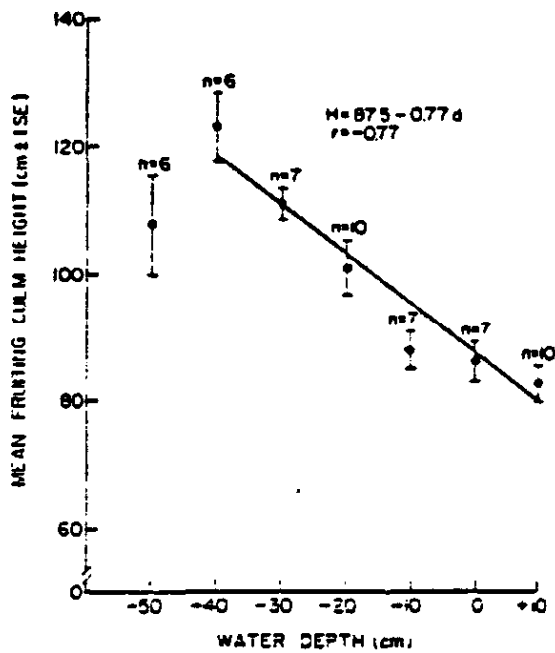


Toename van het aantal vegetatieve uitlopers in de loop der tijd van *Scirpus maritimus* var. *paludosus* in verschillende waterdieptes: + 10 cm = bodemoppervlak 10 cm boven wateroppervlak, - 50 cm = bodemoppervlak 50 cm onder wateroppervlak. b = toename-snelheid van het aantal uitlopers (uitlopers/wortelknol per dag); Sb = standard error van de regressiecoëfficiënt. (Uit: LIEFFERS & SHAY, 1982).

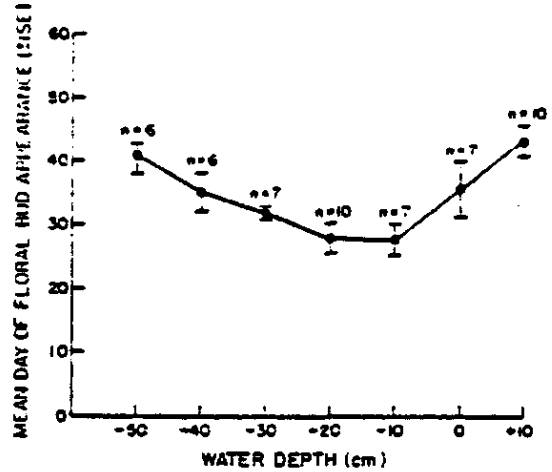
RIJKSWATERSTAAT
 Dienst Binnenwateren/RIZA
 Algemeen Onderzoek - Biologie

notitie 87-072X

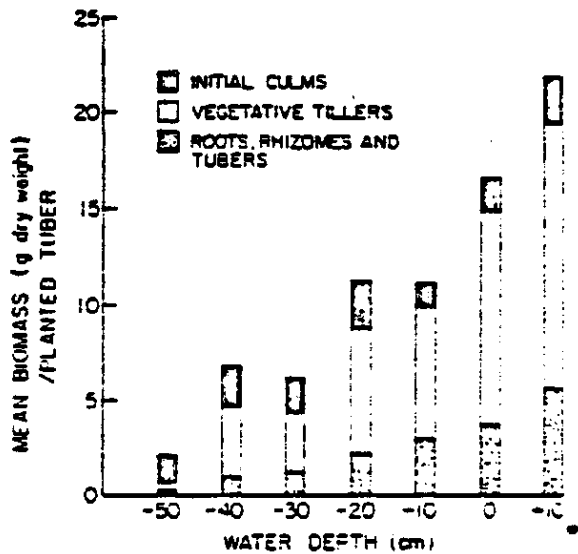
figuur 10



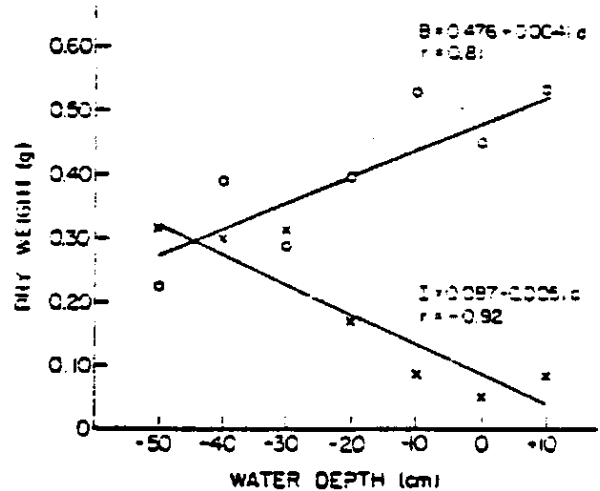
(11a)



(11b)



(11c)



(11d)

Relatie tussen diverse groeiparameters van *Scirpus maritimus* var. *paludosus* en de waterdiepte. (a) gem. hoogte van bloeiende stengels; (b) gem. datum waarop de eerste bloemknop verschijnt; (c) gem. biomassa der geplante wortelknol; (d) gem. biomassa van de bloeiwijze (I) en gem. ondergrondse biomassa per stengel (B). (Uit: LIEFFERS & SHAY, 1981).