



Ministerie van Verkeer en Waterstaat

Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

Directie IJsselmeergebied  
RIZA Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling  
Directie Zeeland

## Planten in de Peiling

Literatuuronderzoek naar de invloed  
van het zoutgehalte in de bodem op de  
ontwikkeling van helofyten

G.N.J. ter Heerdt

Notanr. 95.041



Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, RIZA, Rijkswaterstaat Directie Zeeland

Dit rapport is tot stand gekomen in het kader van het Project "Planten in de Peiling" - Ontwikkeling van oeverplanten in het Volkerak-Zoommeer onder invloed van peilbebeer- dat wordt uitgevoerd in opdracht van Rijkswaterstaat Directie Zeeland.

Dit rapport is te bestellen bij Hageman Verpakkers, Postbus 281, 2700 AG Zoetermeer à f 25,- per stuk.  
Betaling na levering; een acceptgiro wordt bijgevoegd.  
Het rapport is gratis voor dienstonderdelen van het Ministerie van Verkeer en Waterstaat.

This publication can be ordered through Hageman Verpakkers, PO Box 281, 2700 AG Zoetermeer, The Netherlands at DFL 25,- per copy. Payment on delivery.



Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

Directie IJsselmeergebied  
RIZA Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling  
Directie Zeeland

## Planten in de Peiling

### Literatuuronderzoek naar de invloed van het zoutgehalte in de bodem op de ontwikkeling van helofyten

RIZA Notanr. 95.041  
ISBN 90-369-4543-7  
Auteur: G.N.J. ter Heerdt

Laboratorium voor Plantenoecologie,  
Rijksuniversiteit Groningen

Lelystad, februari 1995

---

---

# Voorwoord

---

Het ontwikkelen van oeervegetaties staat tegenwoordig volop in de belangstelling. De huidige oevers van grote wateren in Nederland zijn vaak *niet of nauwelijks begroeid*. Door oeervegetaties te ontwikkelen wordt de natuur- en landschapswaarde vergroot. Ook in economisch opzicht kan het ontwikkelen van oeervegetaties waarde hebben, doordat erosie van de oever wordt tegen gegaan.

Momenteel wordt er door Rijkswaterstaat onderzoek uitgevoerd om na te gaan wat de beste beheersvorm voor het ontwikkelen en in stand houden van helofytenvegetaties is. Het deelproject 2.1.3 van het project "Planten in de peiling: ontwikkeling van oeverplanten in het Volkerak-Zoommeer onder invloed van peilbeheer" is één van deze onderzoeken.

Dit onderzoek is door Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied uitbesteed aan het Laboratorium voor Plantenoecologie van de Rijksuniversiteit Groningen.

*Hierbij wil ik T. Vulink, H. Coops en A. Schutter bedanken voor hun ondersteuning bij het schrijven van dit rapport.*

Gerard ter Heerdt.

---

---

### Samenvatting 7

### Summary 11

#### 1 Inleiding 13

- 1.1 Kader en vraagstelling 13
- 1.2 De onderzochte helofyten 13
- 1.3 Eenheden 14

#### 2 Het gedrag van zout in het bodemvocht 15

- 2.1 Verdamping 15
- 2.2 Neerslag 16
- 2.3 Overstromingen 17
- 2.4 Bodemrijping 17
- 2.5 Kwel 18
- 2.6 Samenvatting 18

#### 3 De mechanismen achter zoutstress en zouttolerantie 19

- 3.1 Oorzaken van zoutstress 19
  - 3.1.1 Giftigheid 19
  - 3.1.2 Osmotische effecten 20
- 3.2 Zouttolerantie 20
  - 3.2.1 Zoutopname en opslag 20
  - 3.2.2 Het effect van een tijdelijke verhoging van het zoutgehalte 21
  - 3.2.3 Morfologische aanpassingen 21
- 3.3 Standplaatseffecten en de aanpassingen daaraan 22
  - 3.3.1 Standplaatseffecten; rol van de bodemsamenstelling 22
  - 3.3.2 Aanpassingen aan ruimtelijke en temporele variaties in het zoutgehalte in het bodemvocht 22
- 3.4 Zoutresistentie-mechanismen van Riet, Heen en Kleine lisdodde 23
  - 3.4.1 Riet 23
  - 3.4.2 Heen 23
  - 3.4.3 Kleine lisdodde 24
- 3.5 Samenvatting 24

#### 4 De zouttolerantie van helofyten 25

- 4.1 Ranges en classificatie 25
  - 4.1.1 De fysiologisch en ecologische range 25
  - 4.1.2 Classificatie 25
- 4.2 Riet 26
  - 4.2.1 De levensduur van rietzaad in de bodem 26
  - 4.2.2 De kieming van Riet 26
  - 4.2.3 De overleving en groei van kiemplanten van Riet 27
  - 4.2.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Rietplanten 29
  - 4.2.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Riet 30

- 
- 4.3 **Mattenbies 31**
    - 4.3.1 De levensduur van Mattenbieszaad in de bodem 31
    - 4.3.2 De kieming van Mattenbies 31
    - 4.3.3 De overleving en groei van kiemplanten van Mattenbies 32
    - 4.3.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Mattenbiesplanten 32
    - 4.3.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Mattenbies 32
  - 4.4 **Ruwe bies 33**
    - 4.4.1 De levensduur van Ruwe bies-zaad in de bodem 33
    - 4.4.2 De kieming van Ruwe bies 33
    - 4.4.3 De overleving en groei van kiemplanten van Ruwe bies 33
    - 4.4.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Ruwe bies-planten 33
    - 4.4.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Ruwe bies 34
  - 4.5 **Heen 34**
    - 4.5.1 De levensduur van heenzaad in de bodem 34
    - 4.5.2 De kieming van Heen 34
    - 4.5.3 De overleving en groei van kiemplanten van Heen 36
    - 4.5.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Heenplanten 36
    - 4.5.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Heen 38
  - 4.6 **Grote lisdodde 39**
    - 4.6.1 De levensduur van Grote lisdodde-zaad in de bodem 39
    - 4.6.2 De kieming van Grote lisdodde 39
    - 4.6.3 De overleving en groei van kiemplanten van Grote lisdodde 40
    - 4.6.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Grote lisdodde-planten 40
    - 4.6.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Grote lisdodde 41
  - 4.7 **Kleine lisdodde 41**
    - 4.7.1 De levensduur van Kleine lisdodde-zaad in de bodem 41
    - 4.7.2 De kieming van Kleine lisdodde 42
    - 4.7.3 De overleving en groei van kiemplanten van Kleine lisdodde 42
    - 4.7.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Kleine lisdodde-planten 42
    - 4.7.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Kleine lisdodde 43
  - 4.8 *Typha angustifolia X latifolia* 43
  - 4.9 Vergelijking van de onderzochte soorten 43
  - 4.10 Samenvatting 44
- 
- 5 Ontbrekende kennis voor het kunnen inschatten van de kansen en restricties voor de helofyten-ontwikkeling op drooggevalle bodems in het Volkerak-Zoommeer 45**
    - 5.1 Het zoutgehalte in de bodem 45
    - 5.2 De fysiologisch potentiële, fysiologisch optimum en ecologische zouranges van levensduur van zaad, de kieming en de vroege vestiging 45
    - 5.3 De fysiologisch potentiële, fysiologisch optimum en ecologische zouranges van volwassen planten 45
    - 5.4 Ecotypen 46
    - 5.5 Samenvatting 46
  - 6 Literatuur 47**
-



---

# Samenvatting

---

Voor het tot ontwikkeling komen van helofyten op drooggevalle bodems in de oeverzone van het Volkerak-Zoommeer is het van belang dat het nog aanwezige zoutgehalte in de ondergrond niet zodanig is dat deze ontwikkeling daardoor belemmerd wordt. Door middel van een literatuurstudie is geprobeerd de beschikbare kennis samen te brengen over:

1. het gedrag van zout in de bodem.
2. de mechanismen waardoor zout de groei van helofyten beïnvloedt.
3. gegevens (per soort) over de ranges van zoutgehalten waarbinnen helofyten:
  - a) als zaad in de bodem hun kiemkracht behouden
  - b) kiemen
  - c) als kiemplant overleven en groeien
  - d) als volwassen plant kunnen overleven, groeien en reproduceren
4. eventueel ontbrekende kennis die nodig is voor het kunnen inschatten van de kansen en restricties voor helofytenontwikkeling op drooggevalle bodems in het Volkerak-Zoommeer.

De onderzochte soorten zijn: Riet (*Phragmites australis*), Mattenbies (*Scirpus lacustris* spp. *lacustris*), Ruwe bies (*Scirpus lacustris* spp. *tabernaemontani*), Heen (*Scirpus maritimus*), Grote lisdodde (*Typha latifolia*) en Kleine lisdodde (*Typha angustifolia*).

Het zoutgehalte in de bodem wordt voornamelijk bepaald door: verdamping, neerslag, overstroming, bodemrijping en kwel.

Door verdamping kan de bovenlaag van de bodem extreem zout worden, tot meer dan 100 g Cl<sup>-</sup>/l. Door regenval kan het zout uit de bovenlaag spoelen, bij droog weer kan het zoutgehalte weer stijgen. Deze fluctuaties zijn sterker op zandige bodems dan op kleibodems. Diepere bodemlagen hebben een stabiel zoutgehalte.

In afgesloten estuaria waar het watersysteem verzoet is, zal in de loop der jaren, onder invloed van neerslag, een groot deel van het zout uit de bodem verdwijnen. Deze ontzilting is het sterkst op hoger gelegen en zandige bodems. Binnen drie jaar kunnen deze grotendeels ontzilt zijn. Waterbodems ontzilten slechts traag. Diep in de bodem kan lang zout aanwezig blijven.

Hoge chloridegehalten in het celsap van planten zijn giftig, o.a. door remming van de werking van enzymen. Ook hoge natriumgehalten zijn schadelijk. Waardoor Cl<sup>-</sup> en Na<sup>+</sup> schadelijk zijn, is niet precies bekend. Hoge zoutgehalten in het bodemvocht bemoeilijken de wateropname van planten door de lage osmotische potentiaal. Aan lage zoutconcentraties kunnen de meeste planten zich aanpassen: de interne potentiaal wordt verlaagd door zout op te nemen. Bij hogere zoutconcentraties wordt de opname van zout gestopt om de giftige effecten van zout te vermijden. De interne waterpotentiaal wordt dan verlaagd door de productie van inerte metaboliëten. Daarnaast beperken diverse morfologische aanpassingen de verdamping. Een tijdelijke sterke verhoging van het zoutgehalte zal in het algemeen wel overleefd worden.

---

Het effect van zoutstress is groter op voedselarme dan op voedselrijke bodems en groter op waterverzadigde dichte bodems dan op goed doorluchtte bodems.

De range van zoutgehalten waarbinnen een soort nog kan overleven wordt hier de *fysiologisch potentiële range* genoemd. Deze range zal een zone bevatten waarbinnen de soort zich optimaal kan ontwikkelen; de *fysiologisch optimum range*. De range van zoutgehalten waarbinnen een soort zich in het veld optimaal kan ontwikkelen wordt de *ecologische range* genoemd. De uit de literatuur afgeleide ranges staan samengevat in diagram 1 - 6.




Uitgaande van de ecologische range neemt de zouttolerantie van volwassen planten toe in de reeks:

Grote lisdodde ≤ Kleine lisdodde ≤ Mattenbies ≤ Ruwe bies ≤ Heen ≤ Riet.

Kennis omtrent het feitelijke zoutgehalte in de bovenste centimeter(s) van de bodem, de zouranges waarbinnen een soort kan kiemen en zich vestigen, de zaadvoorraad in de bodem en de vegetatieontwikkeling na eventuele vestiging in het Volkerak-Zoommeer ontbreekt grotendeels. Meer inzicht in deze factoren is nodig om te voorspellen wat de kansen op een succesvolle ontwikkeling van helofytenvegetaties in het Volkerak-Zoommeer zijn.

Diagram 1 - 6 De zouranges van de onderzochte helofyten

Legenda:

-  ecologische range
-  fysiologisch optimum range
-  fysiologisch potentiële range

Klasse (g Cl<sup>-</sup>/l) 0 (0), 1 (0 - 1), 2 (0.5 - 3), 3 (3 - 5), 4 (5 - 7),  
5 (7 - 9) 6 (9 - 12), 7 (12 - 16), 8 (16 - 23), 9 (>23)

Diagram 1: De zouranges van Riet

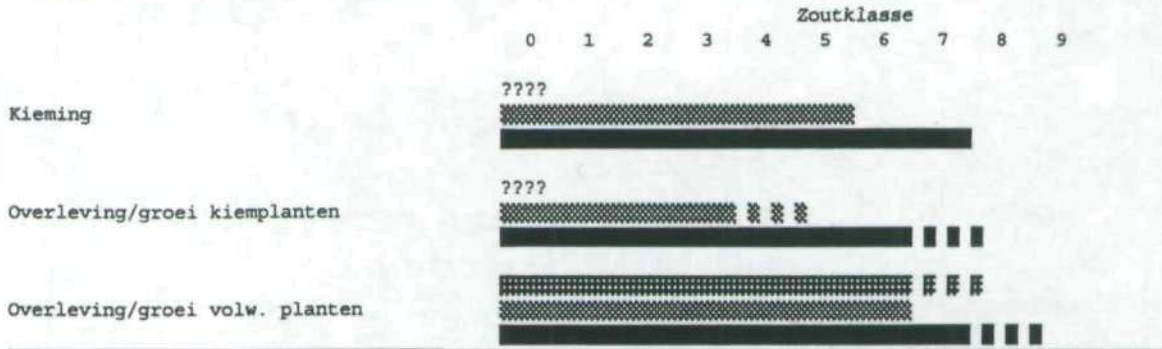


Diagram 2: De zouranges van Mattenbies

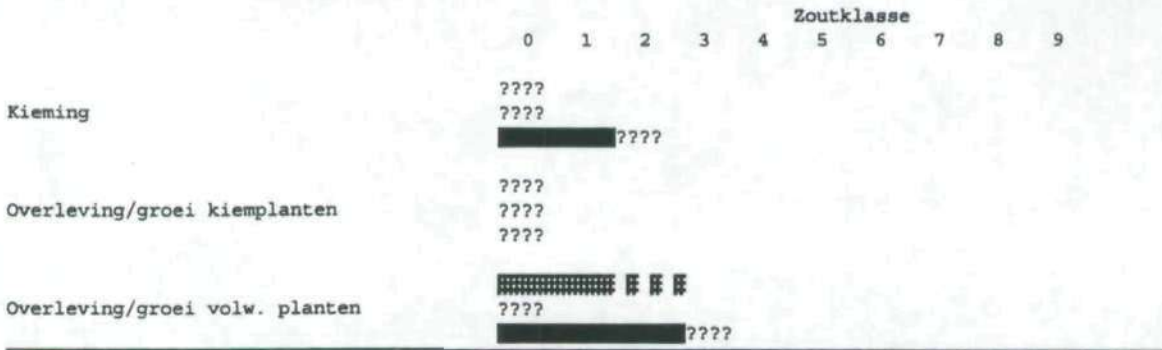
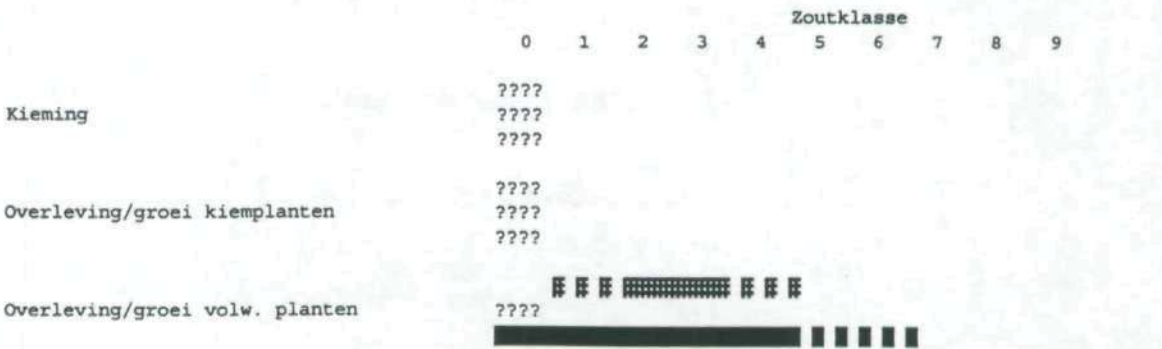


Diagram 3: De zouranges van Ruwe bies





---

# Summary

---

Literature survey of the influence of salt in the soil on the development of helophytes.

High salt concentrations in the soil may limit the development of helophyte stands in Lake Volkerak-Zoommeer, an estuarine branch enclosed in 1987. Unlike the water in the lake, that freshened rapidly after the enclosure, the soil in the marginal terrestrial areas still contain a high concentration of salt. Salt stress may restrict the development of helophyte stands. This literature survey is made in order to obtain information about what is known of:

1. the behaviour of salt in the soil
2. the mechanisms behind salt stress and salt tolerance
3. the salt-ranges within which helophytes:
  - a) survive as seeds in the soil
  - b) germinate
  - c) survive and grow as seedlings
  - d) survive, grow and reproduce as adult plants
4. lacking knowledge, necessary to predict the potential development of helophyte stands in Lake Volkerak-Zoommeer.

The following species have been screened: *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris* spp. *lacustris*, *Scirpus lacustris* spp. *tabernaemontani*, *Scirpus maritimus*, *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*.

Salt concentrations in the soil are mainly determined by evaporation, precipitation, inundation, soil structure and groundwater flow.

Salt concentrations in the top layer of the soil may increase to over 100 g Cl<sup>-</sup>/l due to evaporation. After rainfall the salt will wash out, while salt concentrations will increase again during periods of dry weather. Fluctuations of the salt concentration are stronger on sandy soils than on clayey soils. More stable salt concentrations are encountered in deeper soil layers. Eventually, most of the salt will wash out of the soil. Sandy soils will be free of salt in less than three years, while clay soils need a longer period to desalinate completely. Inundated soils will loose their salt very slowly. Salt will be present in deeper soil layers for a long period.

High chloride concentrations are poisonous to plant cells, due to inhibiting action of several enzymes. High sodium contents may be poisonous as well. The mechanisms behind the poisonous effects of chloride and sodium are not fully understood.

High salt concentrations in the soil reduce the uptake of water by plants by reducing the water potential in the soil. Plants adapt to low water potentials by lowering the internal water potential by the uptake of some salt. At higher salt concentrations the internal water potential is lowered by the production of inert metabolites in order to avoid the poisonous effects of high internal salt contents. Several morphological adaptations can reduce the evaporation by plants. Most plants survive temporary increases of the salt level in the soil.

Effects of salt stress are stronger on nutrient-poor than on rich soils and stronger on waterlogged soils than on well aerated soils.

---

The physiological potential range is defined as the maximum range of salt levels that may be survived by a species. The zone within this range where the plants develop optimally is called the physiological optimal range. The range of optimal development in the field is called the ecological optimal range. Salt ranges derived from the literature are summarized in diagram 1 through 6.

The salt tolerance of adult plants of the species in this study increases in the sequence: *Typha latifolia* ≤ *Typha angustifolia* ≤ *Scirpus lacustris* spp. *lacustris* ≤ *Scirpus lacustris* spp. *tabernaemontani* ≤ *Scirpus maritimus* ≤ *Phragmites australis*.

Actual salt contents of the top layer of the soil, the salt ranges in which helophytes germinate and establish, and the development of the vegetation after establishment are not known in much detail. A prediction of the potential for a successful development of helophyte stands in Lake Volkerak-Zoommeer is therefore not yet possible to make.

---

# 1 Inleiding

---

## 1.1 Kader en vraagstelling

Door metingen en proeven wordt in het project "Planten in de peiling" getracht de ontwikkelingskansen voor de vegetatie in de oeverzone van het Volkerak-Zoommeer - onder invloed van peilbeheer - vast te stellen. Omdat gedacht wordt dat het zoutgehalte in bodems van het voormalige estuarium nog hoog kan zijn, zal aan de relatie zout/ontzilting - oeverplanten veel aandacht worden besteed.

Het tot ontwikkeling komen van helofyten op drooggevalen bodems in de oeverzone van het Volkerak-Zoommeer zou belemmerd kunnen worden door het nog aanwezige zoutgehalte in de ondergrond. Inzicht in de invloed van zout op verschillende ontwikkelingsfasen van oeverplanten kan, naast nog uit te voeren experimenten en metingen, wellicht uit bestaande literatuur verkregen worden. Om van de beschikbare en bruikbare literatuur een overzicht te krijgen is deze literatuurstudie uitgevoerd. In deze studie is opgenomen:

1. een overzicht van het onderzoek naar het gedrag van zout in de bodem.
2. een overzicht van de mechanismen waardoor zout de groei en ontwikkeling van helofyten beïnvloedt en waardoor stress kan optreden.
3. gegevens over de ranges van zoutgehalten waarbinnen verschillende soorten helofyten:
  - a) als zaad in de bodem hun kiemkracht behouden
  - b) uit zaad kiemen
  - c) als kiemplant overleven en groeien
  - d) als volwassen plant kunnen overleven, groeien en reproducerenHierbij worden gegevens omtrent genetische verschillen, vitaliteit en tolerantie van extreme gehalten gedurende korte perioden betrokken.
4. een overzicht van eventueel ontbrekende kennis die nodig is voor het kunnen inschatten van de kansen en restricties voor helofytenontwikkeling op drooggevalen bodems in het Volkerak-Zoommeer.
5. een lijst van bestudeerde literatuur.

Gedetailleerde informatie over de achtergronden van het in het Volkerak-Zoommeer te voeren beheer is te vinden in **Beheerscie Krammer-Volkerak, 1989; Iedema, 1992 en De Jong, 1994.**

## 1.2 De onderzochte helofyten

Deze studie is gericht op de soorten Riet, Heen, Mattenbies, Ruwe bies, Grote lisdodde en Kleine lisdodde.

Riet (*Phragmites australis*) komt in de literatuur ook vaak voor onder de naam *Phragmites communis* (Van Der Meijden, 1990). In Nederland komen twee variëteiten algemeen voor; var. *typica* (veentype) en var. *latifolia* (riviertype) (Jansen, 1951).

Mattenbies (*Scirpus lacustris* spp. *lacustris*) komt in de Europese literatuur ook voor onder de naam *Schoenoplectus lacustris* (Van Der Meijden, 1990). In de Amerikaanse literatuur komt deze soort ook voor onder de naam *Scirpus validus* (Hitchcock & Cronquist, 1973).

---

Ruwe bies (*Scirpus lacustris* spp. *tabernaemontani*) of Steenbies komt in de literatuur ook voor onder de namen *Scirpus lacustris* spp. *glaucus*, *Scirpus tabernaemontani* en *Schoenoplectus tabernaemontani* (Van Der Meijden, 1990).

Heen, of Zeebies, (*Scirpus maritimus*) komt in de Europese literatuur ook wel voor onder de naam *Bolboschoenus maritimus* (Van Der Meijden, 1990). Heen komt in Europa in drie variëteiten voor: *compactus*, *maritimus* en *monostachys* (Hejny, 1960; Dykyjová, 1986; Weeda et al., 1994). In oudere Amerikaanse literatuur worden de namen *Scirpus robustus* en *Scirpus paludosus* gebruikt (Hitchcock & Cronquist, 1973). Tegenwoordig is daar de naam *S. maritimus* (variëteit *paludosus*).

Grote lisdodde (*Typha latifolia*) en Kleine lisdodde (*Typha angustifolia*) kennen geen andere namen. *Typha angustifolia* X *latifolia* is een bastaard van Grote en Kleine lisdodde en komt ook voor onder de naam *Typha* X *glauca*. De in deze studie gebruikte plantennamen zijn afkomstig uit Van der Meijden (1990).

### 1.3 Eenheden

De zoutconcentratie in bodemvocht en oppervlaktewater kan in veel verschillende eenheden uitgedrukt worden; g zout/liter, g NaCl/liter, zout in ppm, NaCl in Mol/liter, osmotische waarde in atmosfeer, elektrische geleidbaarheid in mmhos/cm etc. Omdat vooral het chloride ion een sterke invloed op de fysiologie en de groei van planten heeft zijn al de bovengenoemde eenheden omgerekend naar het chloride gehalte in gram/liter (Scherfose, 1990).

Bij de omrekening zijn de volgende relaties gebruikt:

1 gram zout/liter	=	0.5495	gram Cl <sup>-</sup> /liter	(Scherfose, 1990)
1 gram NaCl/liter	=	0.6390	gram Cl <sup>-</sup> /liter	(Scherfose, 1990)
1 M NaCl	=	37.0370	gram Cl <sup>-</sup> /liter	(Scherfose, 1990)
1 atmosfeer	=	0.8403	gram Cl <sup>-</sup> /liter	(Scherfose, 1990)
1 mmhos/cm = 1 ms/cm	=	0.384615	gram Cl <sup>-</sup> /liter	(Millar, 1976)

De door de omrekening verkregen waarden worden tot op één decimaal afgerond.



---

## 2 Het gedrag van zout in het bodemvocht

---

Het zoutgehalte van de bodem, met name in het bodemvocht, hangt nauw samen met de waterhuishouding (Beeftink, 1965, 1966). De belangrijkste factoren die het zoutgehalte in de bodem bepalen zijn: (1) verdamping (evaporatie en transpiratie), (2) neerslag, (3) overstromingen, (4) bodemrijping en (5) kwel van zoet of zout water. Door verschillen in de waterhuishouding kunnen sterke verschillen in het zoutgehalte van de bodem ontstaan, zowel in ruimte (verticaal en horizontaal) als in tijd.

### 2.1 Verdamping

Door evaporatie (verdamping vanuit de bodem) komt een opwaartse waterstroom op gang van beneden naar boven. Als er zout in de ondergrond aanwezig is wordt daardoor ook zout naar de bovenlaag gevoerd, waardoor deze zouter wordt. Dit proces is sterker op zand- dan op kleibodems, omdat zandbodems door hun relatief grote poriën sneller uitdrogen (Zuur, 1948). Uiteindelijk kan de bovenste cm van de bodem zeer zout worden. Gegevens verkregen na het droogvallen van delen van het Lauwersmeer (Joenje, 1977) tonen aan dat het zoutgehalte in de bovenste cm van de bodem kan oplopen tot 96 g Cl<sup>-</sup>/l. Gillham (1957) vindt 115 g Cl<sup>-</sup>/l in een zandbodem en 50 g Cl<sup>-</sup>/l in een slibrijke bodem met vochtgehalten van respectievelijk 6.7 en 32.0 %.

In combinatie met een sterke ontwikkeling van blauwwieren kan op zandbodems door uitdroging een ondoorlatend laagje van dicht aaneen gekitte bodemdeeltjes, zoutkristallen en algen ontstaan, het 'zore korstje' (Zuur, 1948).

Extreem lage vochtgehalten en hoge zoutgehalten in de bovenlaag van de bodem zullen vooral voorkomen op kale bodems, in de eerste paar jaar na droogvallen van een polder (Feekes & Bakker, 1954; Beeftink, 1965; Beeftink, Daane en De Munck, 1971).

Ook wat dieper in de bodem kan het zoutgehalte toenemen. De bovenste 5 cm van de bodem in het Lauwersmeer bevat bij droogvallen ca. 45 g Cl<sup>-</sup>/l terwijl de laag 5 - 20 cm 19 - 22 g Cl<sup>-</sup>/l bevat (Joenje, 1977). Beeftink (1965) vindt 35 g Cl<sup>-</sup> in de 0 - 5 cm laag.

Transpiratie door de vegetatie heeft vooral invloed op diepere lagen, afhankelijk van de bewortelingsdiepte (Beeftink, 1965).

Eventueel aanwezige vegetatie zal de evaporatie in de bovenste bodemlaag remmen. Ondanks de beschuttende werking van vegetatie komt ook op begroeide terreinen een verticale zoutgradiënt voor, waarbij in de bovenste cm zeer hoge zoutgehalten kunnen voorkomen. Westhoff, Van Leeuwen & Adriani (1961) vinden eind juni 1961 de volgende gradiënten (Tabel 1):

Tabel 1.

Enkele voorbeelden van verticale chloridegradiënten in het bodemvocht. Naar Westhoff, Van Leeuwen & Adriani (1961).

Vegatatietype	Bodemlaag (cm)	Chloride (g Cl <sup>-</sup> /l)
Aster tripolium	0.0 - 3.0	98.7
	3.0 - 10.0	59.9
Saginetum maritimae	0.0 - 0.5	399.4
	0.5 - 10.0	61.0
Glaux maritima	0.0 - 0.5	136.0
	0.5 - 10.0	24.6
Centaurium pulchellum	0.0 - 2.0	1.4
	2.0 - 15.0	1.4
Saginetum maritimae	0.0 - 0.3	62.6
	0.3 - 10.0	1.8
Saginetum maritimae	0.0 - 2.0	2.1
	2.0 - 10.0	7.4
Scirpus maritimus	0.0 - 1.0	17.9
	1.0 - 5.0	7.9
	5.0 - 10.0	4.1

Tussen verschillende jaren kan het zoutgehalte sterk variëren. Het ene jaar stijgt het chloride gehalte in de bovenlaag tot ca 42 g Cl<sup>-</sup>/l, het jaar erop 'slechts' tot 17 g Cl<sup>-</sup>/l (Jefferies & Rudmik, 1977).

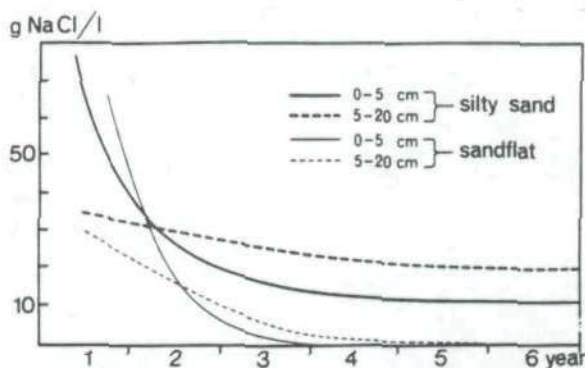
## 2.2 Neerslag

Neerslag verlaagt de zoutconcentratie, zowel door verdunning als door uitspoeling. De bovenste bodemlaag ontzilt daarbij het snelst. In 5 jaar kan de laag tot 20 cm al geheel ontzilt zijn, terwijl de laag 50 - 90 nog de helft van het oorspronkelijk aanwezige zout bevat (Zuur, 1961).

Op zandbodems zijn de poriën groter en daardoor is ook de uitspoeling van zout groter dan op meer kleihoudende bodems. Doordat zandbanken in de regel hoger boven het grondwaterpeil liggen dan slikken spoelen zandbanken nog sneller uit. Binnen drie jaar zijn deze grotendeels ontzilt (Figuur 1). Een zandplaat in het Veerse Meer bevatte na twee jaar minder dan 1 g Cl<sup>-</sup>/l (Van Noordwijk-Puijk, Beeftink & Hogeweg, 1979). Mosselbanken ontziltten nog sneller. Dergelijke verschillen in ontziltiging op verschillende bodems zijn waargenomen in de IJsselmeerpolders, het Veerse Meer, de Grevelingen en het Lauwersmeer (Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954; Zuur, 1961; Beeftink, 1966; Beeftink, Daane en De Munck, 1971; Joenje, 1977; Van Noordwijk-Puijk, Beeftink & Hogeweg, 1979).

Figuur 1.

Zoutgehalte van de bodem in de Lauwerszeepolder, naar Joenje (1977).



Desalination of the upper sediment layers on sand and silty sand over a period of 6 years after drainage of the tidal flats. The salinity is given in g NaCl l<sup>-1</sup> of the interstitial water.

---

Geheel waterverzadigde bodems nemen geen regenwater op. Er komt in dergelijke bodems nauwelijks stroming voor, slechts diffusie zorgt in enige mate voor zouttransport. Deze bodems ontzilten daardoor langzaam. In het Volkerak-Zoommeer blijken de hoger gelegen schorren in het algemeen goed te ontzilten terwijl op de laag gelegen slikken nauwelijks ontzilting optreedt (Slager, 1993; De Jong, 1994).

Lokale verschillen (depressies waar water in verzamelt, scheuren waardoor water snel wegstroomt, vegetatie die de neerslag geleidt) kunnen grote verschillen in de zoutconcentratie in de bovenlaag veroorzaken (Beeftink, 1965; Beeftink, Daane en De Munck, 1971). Feekes (1936) toont aan dat door afstromend regenwater aan de rand van een flinke pol planten de ontzilting vele malen groter kan zijn dan enkele decimeters verderop.

### 2.3 Overstromingen

De laagste delen van een schor maar vooral ook helofyten-vegetaties worden regelmatig en langdurig overstroomd, waardoor het zoutgehalte in het bodemvocht sterk met dat in het (zee)water gecorreleerd zal zijn (De Leeuw et al., 1991). Het normale chloridegehalte van zeewater langs de kust is 17 - 18 g Cl<sup>-</sup>/l. In de buurt van rivieren en na sterke neerslag kan het chloridegehalte dalen met ca. 1.5 - 2.5 g Cl<sup>-</sup>/l (Beeftink, 1965). In estuaria bestaat in de regel een stroomopwaartse gradiënt van zout naar zoet. De zoetwateraanvoer in de rivieren varieert met de seizoenen. 's Zomers is de aanvoer geringer en wordt het water in het estuarium zouter. (Gilham, 1957; Beeftink, 1965, 1966; Heath, 1975; De Leeuw et al., 1991).

De hogere delen van schorren worden minder frequent overstroomd door zeewater dan de laagste delen en hebben sterker fluctuerende zoutgehalten in het bodemvocht door de tegengestelde invloed van neerslag en verdamping. (Beeftink, 1965, 1966; Fitter & Hay, 1981; De Leeuw et al., 1991)). Op de allerhoogste delen van het schor, die slechts zelden overstroomd, zal het zoutgehalte door de relatief grote invloed van de neerslag lager en tamelijk stabiel zijn (Beeftink, 1965, 1966).

In het Veerse Meer, het Lauwersmeer en Volkerak-Zoommeer is het water zoet en er zijn geen getijden meer. De situatie komt overeen met die op een hoog gelegen schor waar geen overstroming door zeewater meer voorkomt: aanvankelijk sterke fluctuaties van het zoutgehalte door de seizoenen en tussen de jaren, doch een geleidelijke afname van zout door uitspoeling in de loop der tijd (Beeftink, Daane en De Munck, 1971; Joenje, 1977; Van Noordwijk-Puijk, Beeftink & Hogeweg, 1979; De Jong, 1994).

### 2.4 Bodemrijping

Tijdens de 'rijping' van net drooggevalle kleibodems neemt de grootte van de poriën en het aantal met lucht gevulde poriën toe. Hierdoor en door scheurvorming, wortel- en wormgangen neemt het contactoppervlak tussen bodem en regenwater toe, waardoor de ontzilting toeneemt.

Waterverzadigde (onderwater)bodems hebben vaak zeer kleine poriën die nauwelijks waterbeweging toelaten en ontzilten daardoor traag (Zuur, 1961; Beeftink, 1965). In het Volkerak-Zoommeer blijft de bodem op de voormalige slikken daardoor lang zout (Groen & Slager, 1993; De Jong, 1994).

---

## 2.5 Kwel

In de IJsselmeerpolders komen kwelgebieden voor waar het zoutgehalte direct na het droogvallen al veel lager was dan in de overige delen van de polder. Door kwel wordt zoet water aangevoerd en droogt de bodem minder sterk uit (Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954). In Roemenië komt Riet voor in meren met een chloridegehalte van 23.4 en 46.5 g Cl<sup>-</sup>/l. Het voorkomen van Riet blijkt echter gebonden aan plaatsen waar een sterke zoete kwelstroom aanwezig is (Rodewald-Rudescu, 1975). In Zeeland komt achter zeedijken regelmatig zoute kwel voor waardoor de bodem lokaal zouter is dan de omgeving (Beeftink, 1965).

## 2.6 Samenvatting

Het zoutgehalte in de bodem wordt voornamelijk bepaald door: verdamping, neerslag, overstroming, bodemrijping en kwel.

Door verdamping kan de bovenlaag van de bodem extreem zout worden, tot meer dan 100 g Cl<sup>-</sup>/l. Door regenval kan het zout uit de bovenlaag spoelen, bij droog weer kan het zoutgehalte weer stijgen. Deze fluctuaties zijn sterker op zandige bodems dan op kleibodems. Diepere bodemlagen hebben een stabiel zoutgehalte.

In afgesloten estuaria waar het watersysteem verzoet is, zal in de loop der jaren, onder invloed van neerslag, een groot deel van het zout uit de bodem verdwijnen. Deze ontzilting is het sterkst op hoger gelegen en zandige bodems. Binnen drie jaar kunnen deze grotendeels ontzilt zijn. Waterbodems ontzilten slechts traag. Diep in de bodem kan lang zout aanwezig blijven.

---

## 3 De mechanismen achter zoutstress en zouttolerantie bij planten

---

In het algemeen vertonen planten onder zoutstress een geringere groei. Met name glycofyten (soorten die in het algemeen als zoutmijdend gelden) worden al bij lage zoutgehalten geremd (Hale & Orcutt, 1987; Shannon, Grieve & Francois, 1994). Op de lange duur blijven de bladeren kleiner en worden ze donkerder groen van kleur, de spruit/wortel verhouding neemt af, de internodiën blijven korter, er zijn minder uitlopers, zijknoppen blijven langer dormant, de bloei komt later of wordt juist vervroegd, het aantal bloeiwijzen is geringer en het aantal en de grootte van de vruchten neemt af (Levitt, 1980; Hale & Orcutt, 1987; Shannon *et al.*, 1994). De bladeren verouderen sneller en vallen eerder af (Munns, 1993).

Over de mechanismen achter zoutstress en zouttolerantie is veel gepubliceerd. Een uitgebreid overzicht, met name op cellulair nivo, is te vinden in Levitt (1980). Zekerheid over welke enzymen of metabolische processen van belang zijn voor zoutstress en zouttolerantie blijkt er echter nog niet te zijn. Het is zelfs onzeker of het belangrijkste mechanisme voor zouttolerantie in de wortel of in de spruit ligt, of het in groeiende of in volgroeide weefsels te vinden is en of het te maken heeft met de productie of juist met het gebruik van fotosynthetische producten (Munns, 1993). Hieronder volgt een beknopt overzicht van de mechanismen achter zoutstress en zouttolerantie.

### 3.1 Oorzaken van zoutstress

#### 3.1.1 Giftigheid

Hoge concentraties van  $\text{Na}^+$  en  $\text{Cl}^-$  zijn giftig voor de meeste cellen. (Fitter & Hay, 1981). De meeste schade wordt door het  $\text{Cl}^-$ -ion veroorzaakt (Levitt, 1980; Scherfose, 1990).

Bij 11 g  $\text{Cl}^-/\text{l}$  en hoger in het celsap van de plant kan de werking van een groot aantal enzymen voor meer dan de helft geremd worden (Fitter & Hay, 1981; Hale & Orcutt, 1987). Het effect van zoutstress kan door het toevoegen van hormonen worden verminderd (Shannon, Grieve & Francois, 1994). De effecten van een hoog chloridegehalte lijken vaak op die van fosfaatgebrek. De fosfaathuishouding van planten onder zoutstress blijkt inderdaad verstoord te zijn (Hale & Orcutt, 1987). Een hoge concentratie chloride-ionen is giftig voor het embryo en remt de kieming.

Door hoge natriumgehaltenes kan de opname van kalium geremd worden, met kaliumgebrek als gevolg (Levitt, 1980; Fitter & Hay, 1981). Natrium kan ook calcium in het plasmamembraan verdringen, waardoor de permeabiliteit van het membraan voor ionen verstoord wordt (Shannon, Grieve & Francois, 1994).

Ook een te lage concentratie van een element kan overigens schadelijk zijn, als het element essentieel voor de plantengroei is. Volgens Fitter & Hay (1981) zijn natrium en chloor mogelijk essentieel voor de groei van planten. Hale & Orcutt (1987) en overige auteurs noemen deze elementen echter niet als zodanig.

---

### 3.1.2 Osmotische effecten

Ionen die slechts bij hoge concentraties giftig zijn, zoals  $\text{Cl}^-$  en  $\text{Na}^+$ , kunnen bij lagere concentraties toch schadelijk zijn door het veroorzaken van een te lage bodemwaterpotentiaal. Dit bemoeilijkt de opname van water. 3 g  $\text{Cl}^-/\text{l}$  heeft al een potentiaal van -4.2 bar. De waterpotentiaal van zeewater (17 - 18 g  $\text{Cl}^-/\text{l}$ ) is -20 tot -30 bar. Om vanuit een bodem met een dergelijk lage potentiaal nog water te kunnen opnemen moet een plant een nog lagere intracellulaire potentiaal kunnen bereiken, in de orde van -40 bar, vergelijkbaar met 30 g  $\text{Cl}^-/\text{l}$  (Dainty 1979; Fitter & Hay, 1981; Hale & Orcutt, 1987). Lage waterpotentialen zijn niet per definitie schadelijk, ook niet voor glycofyten (Fitter & Hay, 1981). De meeste plantensoorten kunnen zout opnemen. Daardoor daalt ook de intracellulaire potentiaal, waardoor wateropname mogelijk blijft. Pas als de concentraties zo hoog worden dat de giftigheid van de ionen een rol gaat spelen stopt de zoutopname. De plant moet zich aanpassen aan watergebrek of de waterpotentiaal verlagen door het produceren van inerte metabolieten (Hale & Orcutt, 1987). Een lage osmotische potentiaal van het bodemvocht remt, of verhindert, de opname van het voor de kieming noodzakelijke water, waardoor het kiemingspercentage afneemt (Choudhuri, 1968).

### 3.2 Zouttolerantie

De reactie van planten op zout is sterk afhankelijk van soort, variëteit en ecotype (Levitt, 1980). Veel planten zijn tamelijk zouttolerant tijdens de kieming, al zal het kiemingspercentage afnemen bij een toenemend zoutgehalte. De kiemplanten zijn echter vaak gevoeliger voor hoge zoutgehalten dan de zaden. Als de planten ouder zijn neemt de mate van zouttolerantie toe (Shannon, Grieve & Francois, 1994).

#### 3.2.1 Zoutopname en opslag

De eerste reactie van planten bij een toename van het zoutgehalte in de bodem is het sluiten van de huidmondjes als gevolg van de lagere osmotische potentiaal. Vervolgens wordt zout opgenomen, de potentiaal komt weer op een geschikt nivo en de huidmondjes gaan weer open (Levitt, 1980, Fitter & Hay, 1981).

Veel halofyten (soorten die in de regel op zoute standplaatsen voorkomen), maar ook glycofyten, ontwikkelen bij relatief hoge zoutgehalten in de bodem grote centrale vakuolen waarin actief zout opgeslagen wordt. Deze reactie reguleert de interne osmotische potentiaal, maar beschermt ook het cytoplasma tegen giftige effecten van de zoutionen. In de vakuole vinden geen metabolische processen plaats. De vakuole vormt wel 90% van het volume van het celweefsel (Dainty, 1979; Shannon, Grieve & Francois, 1994). Een bijkomend effect van het ontwikkelen van grotere centrale vakuolen is echter dat de oppervlakte/volume en cytoplasma/volume verhoudingen afnemen, waardoor de groei geremd wordt (Shannon, Grieve & Francois, 1994). Terwijl anorganische zouten veilig in de vakuolen worden opgesloten wordt de osmotische potentiaal in het cytoplasma gehandhaafd door de productie van inerte metabolieten als polyolen, glycerol, mannitol, sucrose, proline en glycinebetaïne (Shannon, Grieve & Francois, 1994).

De mate waarin zout wordt opgenomen en inerte metabolieten worden geproduceerd verschilt van soort tot soort. Bij glycofyten is deze reactie trager en beperkter dan bij halofyten (Hale & Orcutt, 1987). Er zijn halofyten die zeer veel zout opnemen en weinig inerte metabolieten produceren, maar

---

ook soorten waar de situatie precies omgekeerd is (Steward *et al.*, 1977). Op de lange duur kunnen alle 'plaatsen' waar zout opgeslagen kan worden gevuld raken. Daardoor zal de wateropname en de transpiratie afnemen, met als gevolg een verder afnemende groei (Shannon, Grieve & Francois, 1994).

### 3.2.2 Het effect van een tijdelijke verhoging van het zoutgehalte

In het algemeen zal een tijdelijke verhoging van het zoutgehalte in de bodem, ook voor glycofyten, niet al te schadelijk zijn. Als de verhoging niet al te groot is zal de plant de osmotische potentiaal snel kunnen aanpassen door zout op te nemen. Bij een sterke verhoging zal de osmotische potentiaal in de plant onvoldoende zijn om nog wateropname mogelijk maken. Metabolisme en groei nemen daardoor sterk af. Als deze periode niet te lang duurt is de schade niet groot. Blijft het zoutgehalte in de bodem langer hoog, en slaagt de plant er niet om het metabolisme aan de nieuwe situatie aan te passen, dan kan verdroging of verwelking optreden.

Als het zoutgehalte in de cel is toegenomen kan er na enige tijd, afhankelijk van de soort, schade aan de cellen optreden (Levitt, 1980). Er treden dan tevens allerlei mechanismen in werking die binnen enkele dagen de schade weer kunnen herstellen. De schade kan daardoor beperkt blijven, bovendien neemt de zouttolerantie van de plant dan in het algemeen toe (Shannon, Grieve & Francois, 1994).

Een geleidelijke stijging van het zoutgehalte in de bodem is minder schadelijk dan een snelle, doordat de planten de tijd hebben om hun metabolisme aan te passen (Choudhuri, 1968). Een te snelle en sterke verandering van de osmotische druk kan de wortelharen beschadigen, wat echter ook snel hersteld kan worden (Gillham, 1957).

Bij helofyten is de aanwezigheid van wortelstokken van belang. Ook al sterven bladeren en wortels af, wortelstokken blijven lang in staat om opnieuw uit te lopen.

### 3.2.3 Morfologische aanpassingen

Veel zouttolerante soorten beschikken over meerdere mechanismen waardoor zout wordt weggehouden van actieve en gevoelige weefsels. Vaak gaat dit gepaard met diverse morfologische aanpassingen. Zowel monocotylen als dicotylen ontwikkelen meerdere lagen chlorenchymcellen en hebben een beperkt aantal huidmondjes bij hogere zoutconcentraties in het bodemvocht (Andres, 1991). Monocotylen produceren ook verdikte celwanden in de epidermis en vertonen een toename van het steunweefsel (Andres, 1991). Zout kan worden opgeslagen in halmen, bladscheden of verouderde bladeren. Sommige soorten, vooral dicotylen, beschikken over speciale klieren waarmee zout actief kan worden uitgescheiden. (Hale & Orcutt, 1987; Andres, 1991; Shannon, Grieve & Francois, 1994). Bij dicotylen kan succulentie voorkomen, d.w.z. een hoog watergehalte in verhouding tot het bladoppervlak. Hierdoor blijft de zoutconcentratie relatief laag. Monocotylen vertonen dit verschijnsel niet (Levitt, 1980).

---

### 3.3 Standplaatseffecten en de aanpassingen daaraan

#### 3.3.1 Standplaatseffecten; rol van de bodemsamenstelling

Zoals eerder betoogd ontzilten kleihoudende bodems trager dan zandbodems. *De laatsten liggen in de regel hoger en zijn beter waterdoorlatend*, waardoor de uitspoeling van zout groter is. Dat wil echter niet zeggen dat zandbodems een beter vestigingsmilieu vormen. Door de grotere waterdoorlatendheid kunnen zandbodems door verdamping snel uitdrogen, waarbij in de bovenlaag zeer hoge zoutgehalten kunnen voorkomen. Bovendien kunnen zandgronden gaan stuiven. De kieming en overleving van vele plantensoorten op zandbodems is door dit alles aanzienlijk slechter dan op kleibodems. (Feekes & Bakker, 1954; Bakker & Biewenga, 1957; Beeftink, Daane & De Munck, 1971; Joenje 1977).

In zachte onderwaterbodems is het poriënvolume vaak erg groot; na droogvallen vermindert dit snel (Zuur, 1961). Drooggevallen kleibodems hebben in de regel een gering poriënvolume. De aanwezigheid van natrium vermindert de aggregatie van de kleideeltjes, waardoor het poriënvolume nog kleiner wordt. Bovendien zijn kleibodems in wetlands ook vaak waterverzadigd (Fitter & Hay, 1981). Hierdoor wordt het transport van gassen, water en mineralen in de bodem bemoeilijkt. De effecten van zoutstress kunnen hierdoor worden vergroot (Shannon, Grieve & Francois, 1994).

Het effect van zoutstress is groter op voedselarme bodems ten gevolge van de opname van  $\text{Na}^+$  en  $\text{Cl}^-$  in competitie met andere ionen. Afname van de N, P, K en S opname blijkt bij hogere zoutgehalten voor te komen (Levitt, 1980). Stikstof is vaak het beperkende element voor de groei van vele halofyten. Dat komt door de hoge stikstofbehoefte voor het produceren van *aminozuren als proline, een belangrijk deel van de eerder genoemde inerte metabolieten* (Steward et al., 1977; Scherfose, 1990). Direct na droogvallen treedt een versnelde mineralisatie van organisch materiaal in de bodem op, resulterend in een hoge nutriëntenbeschikbaarheid. De groei van eenmaal gevestigde pioniersoorten is daardoor zeer goed (Joenje, 1977).

#### 3.3.2 Aanpassingen aan ruimtelijke en temporele variaties in het zoutgehalte van het bodemvocht

Er bestaan aanwijzingen dat plantensoorten zich kunnen aanpassen aan zoutgradiënten in het bodemprofiel. In zoute bodems wordt de aanleg van laterale wortels sterker geremd dan die van de verticale, waardoor het wortelstelsel dieper de bodem indringt. Onder minder zoute condities spreidt het wortelstelsel zich horizontaal uit. De reductie van de wortelgroei in zoute bodemlagen kan worden gecompenseerd door een toename van de groei in zoetere lagen (Shannon, Grieve & Francois, 1994). Ook Scherfose (1990) vond aanwijzingen dat het wortelstelsel van halofyten actief zoutarmere bodemlagen opzoekt. Het is ook mogelijk dat de wateropname beperkt wordt tot dat deel van het wortelstelsel dat zich in het deel van de bodem met de laagste zoutconcentratie bevindt.

De bovenste bodemlaag op hoog gelegen schorren kan in de zomer, *wanneer de verdamping hoog is, hypersalien worden*. Veel overblijvende soorten, waaronder helofyten, hebben zich daaraan aangepast door een explosieve groei vroeg in het seizoen te vertonen. De aanwezigheid van reservestoffen in de ondergrondse organen is daarbij van groot belang (Jefferies & Rudmik, 1977).



### 3.4 Zoutresistentie-mechanismen van Riet, Heen en Kleine lisdodden

#### 3.4.1 Riet

Riet accumuleert slechts geringe hoeveelheden aminozuren als proline, maar past de osmotische potentiaal vooral aan door de productie van oplosbare koolhydraten (Briens & Lahrer, 1982).

Riet is zeer goed in staat de opname van  $\text{Na}^+$ , met name in de scheut, te beperken (Matoh, Matsushita & Takahashi, 1988). In de stengelbasis blijkt een systeem aanwezig te zijn dat  $\text{Na}^+$  uit de opwaartse waterstroom absorbeert en snel terug naar de wortel transporteert. Dit is een actief proces dat energie kost. Vanuit de wortel kan  $\text{Na}^+$  passief naar het bodemvocht diffunderen (Matsushita & Matoh, 1991; Matsushita & Matoh, 1992).

Bladeren van Riet onder zoutstress zijn in staat zich op te rollen. De epidermis bevat een geringe hoeveelheid lignine, is bedekt met een dun waslaagje en de buitenste celwanden zijn verdikt. De huidmondjes liggen vaak verdiept. Door deze aanpassingen wordt de verdamping beperkt. Riet produceert relatief veel sclerenchymweefsel, dat voor stevigheid zorgt. Opvallend is dat Riet, anders dan andere monocotylen geen afname van het aantal huidmondjes vertoont (Andres, 1991).

#### 3.4.2 Heen

Mercado, Malabayas & Gumasing (1971) tonen aan dat het gehalte aan  $\text{Na}^+$  en  $\text{Cl}^-$  in het weefsel van Heen stijgt bij een toename van het zoutgehalte in de bodem. Naarmate het zoutgehalte in de bodem stijgt neemt de toename in het weefsel af (Tabel 2), waardoor uiteindelijk de opname van zout beperkt blijft.

Tabel 2.  
Natrium en chloride gehalte (g/kg)  
in Heenscheuten. Naar Mercado,  
Malabayas & Gumasing (1971).

NaCl (g/l) in de oplossing	$\text{Na}^+$	$\text{Cl}^-$
0.0	1.43	15.28
2.0	4.42	17.61
4.0	10.12	28.00
6.0	11.10	28.14
8.0	13.57	28.38
10.0	13.80	28.35

Heen accumuleert slechts geringe hoeveelheden aminozuren als proline (Steward *et al.*, 1977; Briens & Lahrer, 1982), maar past de osmotische potentiaal aan door de accumulatie van natrium en chloride (Levitt, 1980; Krüger & Kirst, 1991) en vooral door de productie van oplosbare koolhydraten (Briens & Lahrer, 1982).

Op zeer zoute standplaatsen blijven de planten klein en vertonen afstervende bladeren. Er zijn echter geen morfologische verschillen tussen planten op hoge en op lage zoutconcentraties. Dit duidt er op dat Heen een 'facultatieve halofyt' is (Krüger & Kirst, 1991). Volgens Andres (1991) echter, is er bij de variëteit *maritimus* wel aantal lichte morfologische aanpassingen aan hoge zoutconcentraties te vinden. De epidermis is bedekt met een waslaagje en de buitenste celwanden zijn dikker dan de binnenste. Het aantal huidmondjes is relatief gering, doch ze liggen niet verzonken. Het aantal aanpassingen is geringer dan bij Riet en een aantal andere monocotylen van zoute standplaatsen.

---

### 3.4.3 Kleine lisdodde

Kleine lisdodde accumuleert  $\text{Na}^+$  en  $\text{Cl}^-$ , voornamelijk in de spruit. De opname is groter dan bij Riet (Kovács, 1982).

### 3.5 Samenvatting

Hoge chloridegehalten in het celsap van planten zijn giftig, o.a. door remming van de werking van enzymen. Ook hoge natriumgehalten zijn schadelijk. Waardoor  $\text{Cl}^-$  en  $\text{Na}^+$  schadelijk zijn, is niet precies bekend. Hoge zoutgehalten in het bodemvocht bemoeilijken de wateropname van planten door de lage osmotische potentiaal. Aan lage zoutconcentraties kunnen de meeste planten zich aanpassen: de interne potentiaal wordt verlaagd door zout op te nemen. Bij hogere zoutconcentraties wordt de opname van zout gestopt om de giftige effecten van zout te vermijden. De interne waterpotentiaal wordt dan verlaagd door de productie van inerte metabolieten. Daarnaast beperken diverse morfologische aanpassingen de verdamping. Een tijdelijke sterke verhoging van het zoutgehalte zal in het algemeen wel overleefd worden.

Het effect van zoutstress is groter op voedselarme dan op voedselrijke bodems en groter op waterverzadigde dichte bodems dan op goed doorluchtte bodems.

---

## 4 De zouttolerantie van helofyten

---

### 4.1 Ranges en classificatie

#### 4.1.1 De fysiologische en ecologische ranges

De maximale range van zoutgehalten waarbinnen een soort kan overleven wordt hier de *fysiologisch potentiële range* genoemd. Deze range bevat een zone waarbinnen de soort zich optimaal kan ontwikkelen; de *fysiologisch optimum range*. Optimaal is hier gedefinieerd voor verschillende levensstadia afzonderlijk, nl 75% van de kiemkrachtige zaden kiemt, 75% van de kiemplanten overleeft en groeit goed en de volwassen planten groeien goed en breiden zich vegetatief uit. Buiten de fysiologisch optimum range zullen zich zones bevinden waar fysiologische stress optreedt en dus geen ontwikkeling mogelijk is. Voorbij de tolerantiegrens is geen kieming mogelijk, overleven de kiemplanten niet en sterven de volwassen planten na verloop van tijd.

De range van zoutgehalten waarbinnen een soort in het veld voorkomt wordt de *ecologische range* genoemd. De ecologische range wordt niet alleen door de zouttolerantie van de soort bepaald, maar ook door concurrentie met glycofyten (aan de zoete kant) of halofyten (aan de zoute kant). Ook factoren als inundatiediepte, golfslag, herbivorie etc. zullen hun weerslag hebben op de range waarbinnen een soort in het veld voorkomt. De ecologische range is gewoonlijk beperkter dan de fysiologisch potentiële range. Planten onder stress zullen immers gevoeliger zijn voor concurrentie en andere beperkende factoren.

De fysiologisch potentiële range is uit de literatuur af te leiden uit informatie over de zoutgehalten waarbij zaden niet of nauwelijks kiemen en waarbij (kiem)planten kwijnen en afsterven. Deze informatie kan zowel uit veldonderzoek als experimenten worden verkregen. De fysiologisch optimum range wordt vooral verkregen uit experimenten waarbij planten over een reeks zoutgehalten gezaaid en/of opgekweekt worden. Maar ook informatie over het al dan niet vóórkomen van stress bij verschillende zoutgehalten in het veld, met name in monocultures, geeft inzicht in de fysiologisch optimum range. De ecologische range valt af te leiden uit de zoutgehalten waarbij helofyten in het veld goed groeien en/of dominant worden.

#### 4.1.2 Classificatie

Bij veel veldwaarnemingen wordt het zoutgehalte van de bodem beschreven aan de hand van een zoutclassificatie. Vaak wordt aangegeven in welke zoutklasse een soort, of gemeenschap, optimaal voorkomt. Dergelijke classificaties zijn voor Nederland en/of West-Europa opgesteld door **Feekes (1936)**, **Feekes & Bakker (1954)**, **Beeftink (1977)**, **Ellenberg (1979)** en **Scherfose (1990)**. **Millar (1976)** geeft een ruim overzicht van een groot aantal classificaties buiten Europa. Een goed gedetailleerde en op West-Europa toegesneden indeling is die van **Scherfose (1990)**, mede gebaseerd op het werk van **Ellenberg (1979)** en **Beeftink (1977)**. Deze indeling komt tevens goed overeen met die opgesteld door de **International Limnological Society (1959)**. **Ellenberg (1991)** heeft deze indeling later verfijnd.

In deze literatuurstudie zal de indeling van **Ellenberg** (Tabel 3) gebruikt worden om het grote aantal verschillende zoutgehalten uit de literatuur te ordenen.

Tabel 3.  
Zoutklassen-indeling (naar **Ellenberg**, 1991).

Zoutklasse Ellenberg	Zoutklasse Scherfose	Chloriderange (g/l)
0	I	0
1	I	0 - 1
2	I	0.5 - 3
3	II	3 - 5
4	II/III	5 - 7
5	III	7 - 9
6	III/IV	9 - 12
7	IV	12 - 16
8	IV/V en V	16 - 23
9	V/VI	> 23.0

## 4.2 Riet

### 4.2.1 De levensduur van Rietzaad in de bodem

Het literatuuroverzicht in **Shay & Shay (1986)** en **Ter Heerd & Drost (1994)** geeft aan dat het in het algemeen twijfelachtig is of Riet lang in de bodem kiemkrachtig blijft en dat het aantal kiemkrachtige zaden van Riet in de bodem meestal zeer gering is. Ook volgens **Bakker (1957)** gaat rietzaad in vochtige bodems snel te gronde, alleen onder water blijft het mogelijk enkele jaren kiemkrachtig. Het zeer kleine aantal kiemplanten op pas drooggevallen bodems in Nederland lijkt dit beeld te bevestigen (**Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954; Bakker & Biewenga, 1957; Beeftink, Daane & De Munck, 1971; Spaans & Esselink, 1993**).

Het voorkomen van kiemplanten van Riet op bodems die kort geleden nog door zeewater overstroomd waren, wijst er op dat de zaden van Riet in ieder geval enige tijd in zeewater kunnen overleven (**Feekes, 1936**). Experimenten die de invloed van zout op de overleving van zaad nagaan zijn, voor zover bekend, niet gedaan. (*Herkomst: Nederland, USA, Canada*)

### 4.2.2 De kieming van Riet

#### Veldwaarnemingen

Vers zaad van Riet is vaak weinig kiemkrachtig, stratificatie (nat en koud bewaren) verhoogt het kiemingspercentage (**Ter Heerd, 1993**). **Van Der Toorn (1966)** vindt wel hoge kiemingspercentages bij vers zaad, mits te kiemen gezet bij wisseltemperaturen. Volgens **Luther (1950), Feekes & Bakker (1954), Bakker & Biewenga (1957), Haslam (1971, 1972), Rodewald-Rudescu (1975) en Shay & Shay (1986)** is de vestiging van Riet uit zaad een zeldzaam fenomeen. Riet is zeer kritisch ten aanzien van het kiemingsmilieu (**Ter Heerd & Drost, 1994**).

**Bakker & Biewenga (1957)** geven aan dat de kieming van Riet in het veld alleen op gronden met een laag zoutgehalte plaatsvindt (*Nederland*). Volgens **Ranwell et al. (1964)** kiemt Riet in het veld nog bij 10 g Cl<sup>-</sup>/l (*Engeland*). **Haslam (1971)** meldt kieming tot 16.5 g Cl<sup>-</sup>/l.

## Experimenten

Een experiment van **Feekes (1936)** wijst aan dat kieming bij 9.6 g Cl<sup>-</sup>/l nog mogelijk is.

De experimenten van **Van Der Toorn (1972)** tonen aan dat Riet kiemt tussen 0.0 en 11.9 g Cl<sup>-</sup>/l. Bij 8.0 en vooral bij 11.9 g Cl<sup>-</sup>/l zijn de kiemingspercentages significant geringer dan bij lagere zoutgehalten (Tabel 4). De verschillen tussen de zaden van verschillende herkomst zijn niet significant. (*Herkomst: Nederland*)

**Tabel 4.**  
Relatieve kiemingspercentages bij verschillende chloridegehalten (naar **Van Der Toorn, 1972**).

Herkomst zaad	Ecotype	Chloridegehalte (g/l)				
		0.0	2.0	4.0	8.0	11.9
Kalenberg-W	veen	100	98	98	86	49
Biesbosch	rivier	100	100	89	83	42
Arneide	rivier	98	100	95	76	56
Ossendrecht-S	-	100	98	97	82	30

**Chapman (1960)** toont de kieming van rietzaad aan bij verschillende zoutconcentraties; bij 19.2 g Cl<sup>-</sup>/l vindt geen kieming meer plaats (Tabel 5). Opvallend is de geringe kieming zonder zout, nl. 13%.

**Tabel 5.**  
Relatieve kiemingspercentages van rietzaad na 28 dagen bij verschillende chlorideconcentraties (g Cl<sup>-</sup>/l) (naar **Chapman, 1960**).

chloride:	0.0	6.4	12.8	19.2	31.9	63.9
kiemings %	13	100	50	0	0	0

Volgens **Waisel (1972)** kan Riet kiemen bij zoutgehalten van 0 tot 18.5 g Cl<sup>-</sup>/l. In *Israël* komt een zout en een zoet ecotype van Riet voor. Tot een zoutgehalte van 11.1 g Cl<sup>-</sup>/l kiemen beide ecotypen even goed. Van het zoute ecotype kiemt 90% van de zaden in 14.8 en 70% in 18.5 g Cl<sup>-</sup>/l. Van het zoete ecotype kiemt 20 resp 0% bij deze zoutgehalten.

### 4.2.3 De overleving en groei van kiemplanten van Riet

#### Veldwaarnemingen

De eerste ontwikkeling van de jonge planten kan slechts op zeer natte, onbeschaduwde en zoutarme gronden plaatsvinden. De eerste zes à acht weken zijn de planten uitermate gevoelig voor droogte, overstroming, golfslag, beschaduwing, vorst, stuiven van zand e.a. (**Ter Heerdt & Drost, 1994; Weeda et al, 1994**).

Van Der Toorn (1966) gaat er van uit dat slechts 0.1% van ingezaaid kiemkrachtig zaad volledige planten geeft. (*Herkomst: Nederland, USA, Canada*) De kiemplanten groeien traag, reden waarom Riet de kans moet krijgen om vroeg te kiemen (**Bakker, 1957**).

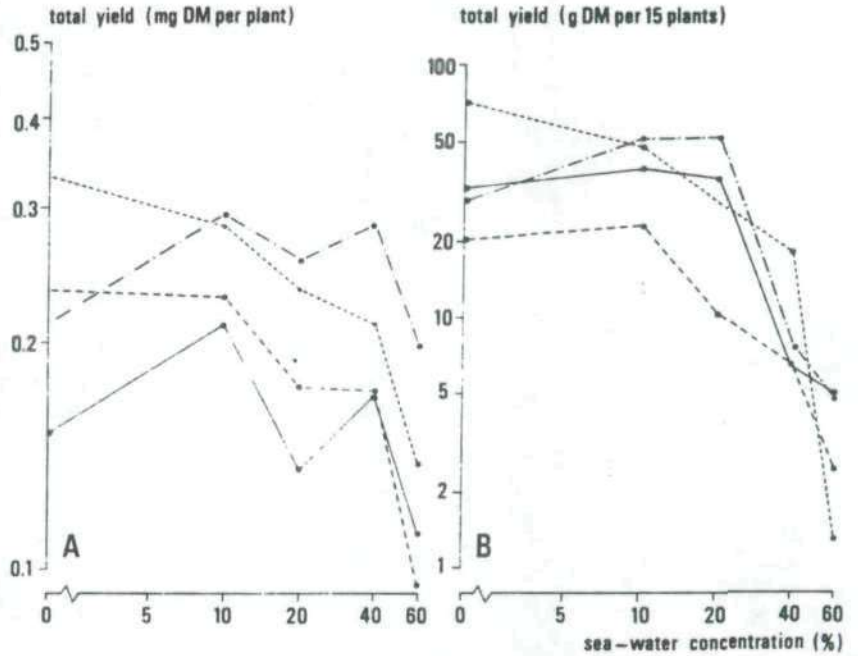
De belangrijkste veldgegevens in *Nederland* zijn verkregen tijdens het droogvallen van de Wieringermeer en de Noordoostpolder. Daarbij blijkt dat jonge planten gevoeliger voor zout zijn dan oudere (**Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954; Bakker & Biewinga, 1957**).

Kiemplanten in het veld gaan dood bij 12 g Cl<sup>-</sup>/l, idem bij 6 g Cl<sup>-</sup>/l (tenzij de grondwaterstand hoog is) en overleven voor het grootste deel bij 3 g Cl<sup>-</sup>/l (**Haslam, 1971**). (*Engeland*)

## Experimenten

**Van Der Toorn (1972)** kweekt kiemplanten van Riet uit zaad bij 0.0, 2.0, 4.0, 8.0 en 11.9 g Cl<sup>-</sup>/l. De oogst na 14 dagen neemt sterk af bij de twee hoogste zoutgehalten (Figuur 2). Ook een tweede experiment met dezelfde zoutgehalten, dat 62 dagen duurt, wijst er op dat er Riet vooral goed groeit bij lage zoutconcentraties. (*Herkomst: Nederland*)

Figuur 2.  
Effect van het zoutgehalte op de opbrengst van Rietkiemplanten. Naar Van Der Toorn (1972).



Effect of salinity level on dry-matter yield of four provenances

A. Seedlings, 14 days old (exp. 6)

B. Juvenile plants, 77 days old (exp. 7)

--- Kalenberg-W: peat ecotype

— Biesbosch } riverine ecotype

- - - Ameide }

..... Ossendrecht-S: originating from estuarine habitat

**Glenn (1986)** kweekt kiemplanten van Riet op een Hoaglandoplossing tot ze ca. 1 g wegen. Vervolgens worden ze geleidelijk overgezet op oplossingen met 0, 6.7 en 20.0 g Cl<sup>-</sup>/l. Na vijf weken vertonen de planten op 0 en 6.7 g Cl<sup>-</sup>/l geen verschil in groei; de planten op 20 g/l zijn echter voor het grootste deel gestorven. (*Herkomst: gehele wereld*)

**Matoh, Matsushita & Takahashi (1988)** kweeken kiemplanten tot ze 8 - 9 weken oud zijn op een medium zonder zout. Vervolgens worden ze geleidelijk overgezet op oplossingen met 0.0, 3.7, 11.1 en 18.5 g Cl<sup>-</sup>/l. Na zes weken vertonen de planten op 0 en 3.7 en 11.1 g Cl<sup>-</sup>/l geen verschil in drooggewicht. Planten op 18.5 g Cl<sup>-</sup>/l groeien echter minder snel en vergelen enigszins. (*Herkomst:*

*Japan*)

**Haslam (1971)** zet kiemplanten op bodems met verschillende zoutgehalten. Bij 11 g Cl<sup>-</sup>/l blijven de planten klein, bij lagere zoutgehalten worden ze groter.

#### 4.2.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Rietplanten

##### Veldwaarnemingen

##### Europa

Riet wordt door **Scherfose (1990)** ingedeeld in zoutklasse III (tot 9.5 g Cl<sup>-</sup>/l). Als bovengrenzen voor het voorkomen van Riet worden genoemd: 6.5, 8.0 en 11.0 g Cl<sup>-</sup>/l. Maxima die nog verdragen worden zijn 13.0 en 15.0 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Herkomst: Duitse kust*)

**Ellenberg (1991)** deelt Riet in bij klasse 0, in kustgebieden bij klasse 0 - 3. (*Herkomst: Centraal Europa*)

Riet komt op *Nederlandse schorren* vooral tot dominantie in klasse 0 - 6 (tot 9.5 g Cl<sup>-</sup>/l) (**Beeftink, 1965**). Chloridegehalten die **Beeftink (1965)** noemt zijn: 5.1 - 9.6 gem.; 3.8 - 8.9 gem. met uitersten van 1.9 - 12.1; 5.8 gem. met uitersten van 2.6 - 8.9 g Cl<sup>-</sup>/l.

In de Noordoostpolder (**Bakker & Biewinga, 1957**) blijken gezonde, vol-groeide Rietplanten gehalten tot 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l tijdelijk goed te verdragen. Bij hogere gehalten komt Riet niet meer voor. (*Herkomst: Nederland*)

Bovengenoemde veldwaarnemingen in West-Europa betreffen voornamelijk kwelders, schorren en andere brakke/zilte terreinen. Riet komt in Nederland echter ook veel voor in het binnenland op volledig zoete en licht brakke bodems (**Weeda et al. 1994**).

In *Roemenië* komt Riet voor in meren met een zoutgehalte tot 8 g Cl<sup>-</sup>/l, boven 3 g Cl<sup>-</sup>/l treedt een vermindering van de productie op (**Rodewald-Rudescu, 1975**).

**Nikolajevskij (1971)** meldt dat Riet gehalten tot 15 à 22 g Cl<sup>-</sup>/l verdraagt. (*Sovjet Unie*)

Volgens **Brehm (1977)** wordt de groei van Riet gereduceerd bij 3.5 g Cl<sup>-</sup>/l. **Ranwell et al. (1964)** vinden Riet in open wateren. Tot zoutgehalten van 11 g Cl<sup>-</sup>/l zijn de planten in goede conditie, van 11 - 13 g Cl<sup>-</sup>/l zijn de planten armoedig en stervend. (*Engeland*)

**Ferrari, Gerdol & Piccoli (1985)** vinden in de Po-delta Riet op bodems met Cl<sup>-</sup> gehalten tot 25.0 g Cl<sup>-</sup>/l (Tabel 6). (*Herkomst: Italië*)

Tabel 6.

Chloride gehalten (g Cl<sup>-</sup>/l) en bedekkingen (vgl Braun-Blanquet). Naar **Ferrari, Gerdol & Piccoli (1985)**.

Cl <sup>-</sup>	0.7	5.9	5.9	11.3	11.3	11.3	11.3	11.9	13.9	19.3	19.3	25.0	25.0
Bed	2	+	1	+	+	2	4	+	2	+	1	4	5

##### Overige delen van de wereld

**Sinicope et al. (1990)** constateren dat Riet tot 1.5 m hoog wordt bij zoutgehalten rond 11.0 g Cl<sup>-</sup>/l, in open water of in het bodemvocht op 20 cm diepte. Bij zoutgehalten rond 7.0 g Cl<sup>-</sup>/l en lager wordt Grote lisdodde dominant. Bij zoutgehalten rond 16.5 g Cl<sup>-</sup>/l gaan de planten sterk kwijnen en worden ze slechts 0.3 - 1.0 m hoog. Kweldersoorten als *Spartina patens* hebben dan de neiging tot domineren. (*Herkomst: NW-kust USA*)

**Hellings & Gallagher (1992)** vinden dichte rietvegetaties op bodems tot 14.1 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Herkomst: NW-kust USA*)

**Millar (1976)** stelt dat Riet in *Canadese wetlands* optimaal voorkomt tot 5.8 g Cl<sup>-</sup>/l.

**Bird (1961)** schat de bovengrens van de zouttolerantie van Riet in het veld op 5.5 - 6.6 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Australië*)

**Chapman (1960)** noemt als tolerantieranges bij verschillende veldstudies: 1.4 - 12.4, 0 - 15.1 en 0 - 11 g Cl<sup>-</sup>/l.

---

**Shay & Shay (1986)** vinden Riet tot 4.7 g Cl<sup>-</sup>/l. (*West Canada*)  
**Shaltout & El-Sheikh (1991)** en **Sharaf El-Din, El-Kady & Sodany (1993)** vinden langs kanalen in de Nijldelta nauwelijks Riet op bodems met een Chloride gehalte tot 15.0 g Cl<sup>-</sup>/l bodemvocht (diepte 0 - 50 cm). Bij zoutgehalten hoger dan 15 g Cl<sup>-</sup>/l loopt de bedekking op tot ± 30 %. Een positieve correlatie tussen zoutgehalte en bedekking wordt gesuggereerd maar is niet significant. (*Herkomst: Egypte*)

#### *Experimenten*

**Harradine (1988)** toont een sterk negatieve correlatie tussen zoutconcentratie en het uitlopen van Riet aan. Aangezien bij dit experiment gebruik wordt gemaakt van kleine stengelfragmenten i.p.v. intacte volwassen planten, kunnen hieruit geen tolerantiegrenzen herleid worden.

**Hellings & Gallagher (1992)** demonstreren dat stekken afkomstig van wortelstokken van Riet zowel bij 0.0, 8.2 en 16.5 g Cl<sup>-</sup>/l groeien. Echter de ondergrondse reserve aan het eind van het groeiseizoen is ca. 50% en ca 25% bij respectievelijk 8.2 en 16,5 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Herkomst: W-kust USA*)

#### **4.2.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Riet**

##### *Ecotypen*

Van de binnen Nederland algemene ecotypen lijkt het riviertype een iets hogere zouttolerantie te hebben. Rond de Middellandse Zee (Israël, Italië en Egypte) en in Japan komt een ecotype met veel hogere tolerantiegrenzen voor, tot in zoutklasse 8 à 9; dit ecotype wordt in het onderstaande buiten beschouwing gelaten.

##### *Zoutranges*

Over de levensduur van zaad in zowel zoete als zoute bodems is geen informatie beschikbaar.

Riet is zeer kritisch t.a.v. het kiemingsmilieu. Een hoog vochtgehalte, hoge temperaturen en volop licht zijn noodzakelijk. Het schaarse onderzoek naar de relatie tussen kieming en zoutgehalte wijst op een fysiologisch potentiële range in de zoutklasse 0 - 7 (Tabel 7). De fysiologisch optimum range ligt lager: klasse 0 - 5. De ecologische range is door de grote zeldzaamheid van kieming in het veld niet bekend, doch ligt waarschijnlijk in de laagste klassen. De kiemplanten van Riet blijven lang kwetsbaar voor droogte, overstroming, vorst en beschaduwning. De fysiologisch potentiële range van kiemplanten/juvenielen ligt, in een gematigd klimaat, in zoutklasse 0 - 6 à 7, de fysiologisch optimum range ligt in de klassen 0 - 3 à 4. Naar de ecologische range van kiemplanten is geen onderzoek gedaan.

Volwassen rietplanten hebben, in een gematigd klimaat, een fysiologisch potentiële range in de zoutklasse 0 - 7 à 8, hogere zoutgehalten worden tijdelijk wel verdragen. De fysiologisch optimum range ligt in de klassen 0 - 6. De ecologische range van Riet ligt in het algemeen in de klassen 0 - 6 à 7. Over de bloei en zaadzetting in relatie tot het zoutgehalte van de bodem is niets bekend. Goed groeiende volwassen planten vermeerderen zich altijd vegetatief door het vormen van uitlopers.



Tabel 7.  
De zouranges van Riet.

	Klasse	Auteur(s)
Kieming ecol. range	????	
Kieming fysiол. opt. range	0 - 5	Van Der Toom, 1972
	>0, <7	Chapman, 1960
Kieming fysiол. pot. range	0 - >6	Ranwell <i>et al.</i> , 1964; Feekes, 1936; Van Der Toom, 1972
	0 - 7	Chapman, 1960; Haslam, 1971; Waisel, 1972
Kiempl. ecol. range	????	
Kiempl. fysiол. opt. range	0 - 3	Haslam, 1971; Van Der Toom, 1972
	0 - 4	Glenn, 1986
Kiempl. fysiол. pot. range	0 - 6 à 7	Haslam, 1971; Van Der Toom, 1972
	0 - 7	Glenn, 1986
Adults ecol. range	0 - 3 à 5	Bird, 1961; Rodewald-Rudescu, 1975; Millar, 1976; Shay & Shay, 1986; Ellenberg, 1991
	0 - 6	Ranwell <i>et al.</i> 1964; Beeftink, 1965; Scherfose, 1990; Sinicrope <i>et al.</i> 1990
	0 - 7'	Hellings & Gallagher, 1992
Adults fysiол. opt. range	0 - 3 à 4	Brehm, 1977; Hellings & Gallagher, 1992
	0 - 6	Ranwell <i>et al.</i> , 1964, Sinicrope <i>et al.</i> , 1990
Adults fysiол. pot. range	0 - 6	Chapman, 1960
	0 - 7	Bakker & Biewinga, 1957; Ranwell <i>et al.</i> , 1964
	0 - 8	Sinicrope <i>et al.</i> , 1990; Hellings & Gallagher, 1992

### 4.3 Mattenbies

#### 4.3.1 De levensduur van Mattenbieszaad in de bodem

Het voorkomen van Mattenbies direct na het droogvallen van de Wieringermeer, de Noordoostpolder en Oostelijk Flevoland wijst er op dat Mattenbies onder (zee)water enige jaren kan overleven (Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954; Bakker, 1957). Mattenbies kan grote zaadvoorraden vormen (Shay & Shay, 1986). Over de invloed van zout op de levensduur zijn echter geen gegevens bekend.

#### 4.3.2 De kieming van Mattenbies

Vers zaad van mattenbies is dormant en kiemt dus nauwelijks zonder kiemrust-doorbrekende maatregelen. Stratificatie (koud en nat bewaren) bevordert de kieming sterk. De kiemrust kan ook doorbroken worden door de zaadhuid op te lossen met een bleekmiddel (Seidel, 1955; Clevering & Van Gulik, 1990; Clevering, 1995).

Voor de kieming van Mattenbies is een zeer nat substraat nodig, Mattenbies kiemt zelfs in helder water tot 10 cm diep. Onder geschikte omstandigheden kiemt Mattenbies snel (Seidel, 1955; Shay & Shay, 1986; Clevering & Van Gulik, 1990).

Volgens Reichgelt (1956) en Weeda *et al.* (1994) is Mattenbies niet in staat om in brak water te kiemen.

#### 4.3.3 De overleving en groei van kiemplanten van *Mattenbies*

*Kiemplanten van Mattenbies* groeien vooral goed op zeer natte bodem en in ondiep water (Weeda *et al.* 1994). Boven water drogen de kiemplanten makkelijk uit, maar onder water zijn ze zeer kwetsbaar voor wegspoelen (Clevering & Van Gulik, 1990). Over zouttolerantie zijn geen gegevens bekend.

#### 4.3.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen *Mattenbies*planten

##### *Veldwaarnemingen*

Scherfose (1990) deelt *Mattenbies* in in klasse I; zoutgehalten tot 3.0 g Cl<sup>-</sup>/l blijken verdragen te worden (*Duitse kust*).

Volgens Bakker (1954), Bakker & Boer (1954), Gillham (1957), Hejn (1960) en Weeda *et al.* (1994) is *Mattenbies* een typische soort van zoet water.

Ellenberg (1991) geeft *Mattenbies* de waarde 1. (*Herkomst: Centraal Europa*) Volgens Seidel (1955) en Reichgelt (1956) is het wel mogelijk om *Mattenbies* in een brak milieu aan te planten. Seidel meldt succesvolle aanplant tot in water met 1.3, 8.0, 14.7 en 16.0 g Cl<sup>-</sup>/l. Het is echter niet onmogelijk dat Seidel *Mattenbies* en Ruwe bies verwart (Bakker, 1954).

Shay & Shay (1986) vinden *Mattenbies* in *West Canada* tot 1.4 g Cl<sup>-</sup>/l.

#### 4.3.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van *Mattenbies*

*Mattenbies* kiemt waarschijnlijk niet in zoutklassen hoger dan 1. Over de overleving van kiemplanten is niets bekend. De ecologische range van volwassen planten ligt in klasse 0 - 2. Naar de fysiologisch potentiële en optimum range is geen onderzoek gedaan (Tabel 8).

Veel onderzoek naar de zouttolerantie van *Mattenbies* is er niet gedaan. Het feit dat *Mattenbies* nooit voorkomt in onderzoeken naar zilte/brakke/zoute milieus is echter ook een aanwijzing dat *Mattenbies* weinig zouttolerant is.

Over de bloei en zaadzetting in relatie tot het zoutgehalte van de bodem is niets bekend.

Tabel 8.

De zouranges van *Mattenbies*.

	Klasse	Auteur(s)
Kieming ecol. range	????	
Kieming fysiол. opt. range	????	
Kieming fysiол. pot. range	0 - 1?	Reichgelt, 1956; Weeda <i>et al.</i> , 1995
Kiempl. ecol. range	????	
Kiempl. fysiол. opt. range	0 - 1	Ellenberg, 1991
	0 - 2	Scherfose, 1990; Shay & Shay, 1986
Kiempl. fysiол. pot. range	????	
Adults ecol. range	????	
Adults fysiол. opt. range	0 - 2?	Scherfose, 1990; Shay & Shay, 1986
Adults fysiол. pot. range		

---

#### 4.4 Ruwe bies

##### 4.4.1 De levensduur van Ruwe bies-zaad in de bodem

Het voorkomen van Ruwe bies direct na droogvallen in de Wieringermeer, de Noordoostpolder en Oostelijk Flevoland wijst er op dat Ruwe bies onder (zee)water enige jaren kan overleven (Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954; Bakker, 1957). Ruwe bies heeft slechts een geringe zaadvoorraad in de bodem (Shay & Shay, 1986). Over de invloed van zout op de levensduur zijn echter geen gegevens bekend.

##### 4.4.2 De kieming van Ruwe bies

Vers zaad van Ruwe bies is dormant, stratificatie (koud en nat bewaren) bevordert de kieming sterk. De kiemrust kan ook doorbroken worden door de zaadhuid op te lossen met een bleekmiddel (Clevering & Van Gulik, 1990; Clevering, 1995).

Voor de kieming van Ruwe bies is een zeer nat substraat nodig, Ruwe bies kiemt zelfs in helder water tot 10 cm diep (Clevering & Van Gulik, 1990). Ruwe bies kiemt vaak slechter dan Mattenbies (Shay & Shay, 1986). Over de relatie tussen het zoutgehalte in de bodem en de kieming van Ruwe bies zijn geen gegevens bekend.

##### 4.4.3 De overleving en groei van kiemplanten van Ruwe bies

Kiemplanten van Ruwe bies groeien vooral goed op zeer natte bodem (Clevering & Van Gulik, 1990). Over zouttolerantie zijn geen gegevens bekend.

##### 4.4.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Ruwe bies-planten

###### *Veldwaarnemingen*

Volgens Scherfose (1990) komt Ruwe bies vooral voor op bodems met zoutgehalten tot 6 g Cl<sup>-</sup>/l. Waarden tot zelfs 17.0 g Cl<sup>-</sup>/l worden nog verdragen. (*Herkomst: Duitse kust*)

Ellenberg (1991) deelt Ruwe bies in, in de klasse 3 (tot 5 g Cl<sup>-</sup>/l) (*Herkomst: Centraal Europa*)

Beeftink (1965) vindt Ruwe bies vooral bij lagere zoutgehalten, maar ook op terreinen met een zoutgehalte van 5.1 - 9.6 g Cl<sup>-</sup>/l komt Ruwe bies wel eens voor, doch in zeer geringe bedekkingen. (*Nederland*)

Volgens Bakker & Boer (1954) kan Ruwe bies in de *IJsselmeerpolders* op bodems met zoutgehalten tot 6.4 g Cl<sup>-</sup>/l voorkomen, al worden tijdelijke verhogingen goed verdragen.

Bakker (1954) vindt Ruwe bies in *Nederland* op plaatsen met Cl-gehaltenes van 0.1 - 10.0 g Cl<sup>-</sup>/l.

Krüger & Kirst (1991) vinden Ruwe bies op een plaats waar het oppervlaktewater een chloridegehalte heeft variërend van 0.8 - 1.1 g Cl<sup>-</sup>/l.

Volgens Reichgelt (1956) ligt in *Nederland* de ondergrens tussen verspreid voorkomend en vegetatievormend bij 1 g Cl<sup>-</sup>/l.

Shay & Shay (1986) vinden Ruwe bies tot 3.8 g Cl<sup>-</sup>/l. (*West Canada*)

#### 4.4.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Ruwe bies

Over de levensduur van het zaad, kieming en overleving van kiemplanten is niets bekend.

De fysiologisch potentiële range van volgroeide Ruwe bies lijkt in klasse 0 - 4 à 6 te liggen, uitschieters tot in klasse 8 worden in ieder geval tijdelijk verdragen. De ecologische range ligt in de klassen 1 à 2 - 3 à 4 (Tabel 9).

Ruwe bies is in ieder geval meer zouttolerant dan Mattenbies.

Over de bloei en zaadzetting in relatie tot het zoutgehalte van de bodem is niets bekend. Goed groeiende volwassen planten vermeerderen zich altijd vegetatief door het vormen van uitlopers.

Tabel 9.

De zouranges van Ruwe bies.

	Klasse	Auteur(s)
Kieming ecol. range	????	
Kieming fysiол. opt. range	????	
Kieming fysiол. pot. range	????	
Kiempl. ecol. range	????	
Kiempl. fysiол. opt. range	????	
Kiempl. fysiол. pot. range	????	
Adults ecol. range	>0	Reichgelt, 1956
	>1	Bakker, 1954
	0 - 3	Ellenberg, 1991
	0 - 4	Scherfose, 1990
Adults fysiол. opt. range	????	
Adults fysiол. pot. range	0 - 3	Shay & Shay, 1983
	0 - 4	Bakker & Boer, 1954
	0 - 6	Bakker, 1954; Beeftink, 1965

#### 4.5 Heen

##### 4.5.1 De levensduur van Heenzaad in de bodem

Het voorkomen van grote aantallen kiemplanten van Heen na het droogvalen van de Wieringermeer, de Noordoostpolder, Oostelijk Flevoland en het Lauwersmeer wijst er op dat Heen onder (zee)water enige jaren kan overleven (Feekes, 1936; Feekes & Bakker, 1954; Bakker, 1957; Joenje, 1977). Heen maakt grote zaadvoorraden. In het Lauwersmeer is Heen de meest voorkomende soort in de zaadvoorraad (Joenje, 1977). Ook Shay & Shay (1986) melden forse zaadvoorraden. Over de invloed van zout op de levensduur van Heen zijn echter geen gegevens bekend.

##### 4.5.2 De kieming van Heen

Vers zaad van Heen is dormant; stratificatie (koud en nat bewaren), of scarificatie (beschadiging van de zaadhuid) verhogen het kiemingspercentage sterk. Het oplossen van de zaadhuid met een bleekmiddel verhoogt het kiemingspercentage eveneens (O'Neill, 1972; George, 1977; Flowers Dietert & Shontz, 1978; Clevering & Van Gulik, 1990; Clevering, 1995). Voor de kieming is een zeer nat milieu gewenst, Heen kiemt goed in water tot 10 cm diep. (Liefers & Shay, 1980; Liefers & Shay, 1983; Clevering & Van Gulik, 1990; Clevering, 1995).

Lieffers & Shay (1980) doen waarnemingen in het veld aan de kieming van Heen (*var. paludosus*) bij verschillende zoutgehalten. Heen kiemt goed bij 3.2, 4.3 en 4.7 g Cl<sup>-</sup>/l bodemvocht. Bij 9.6 g Cl<sup>-</sup>/l wordt de kieming geremd. (*Herkomst: Canada*)

### Experimenten

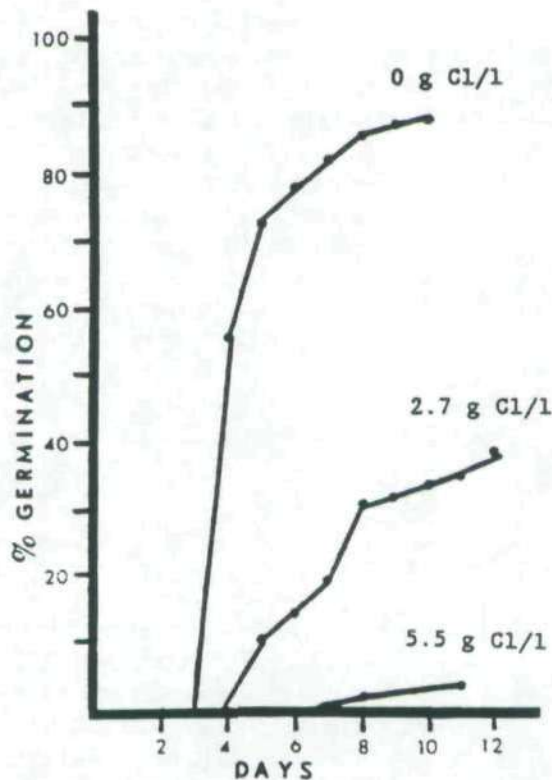
Kaushik (1963) in Ungar (1974) laat zaad van Heen (*var. paludosus*) kienmen bij verschillende zoutgehalten. Kieming blijkt mogelijk bij alle onderzochte zoutgehalten. Bij 8.2 g Cl<sup>-</sup>/l is het kiemingspercentage echter gering (Tabel 10).

Tabel 10.  
Relatieve kiemingspercentages van Heen, n=100 (naar Kaushik (1963) in Ungar (1974)).

Zout-concentratie g Cl <sup>-</sup> /l	Aantal dagen								
0	3	4	5	6	7	8	9	10	
0	11	33	54	65	87	89	96	100	
2.1	6	23	30	55	41	88	94	99	
4.1	0	0	16	40	72	76	76	79	
6.2	0	0	6	29	60	65	65	65	
8.2	0	0	4	10	23	26	26	31	

Flowers Dietert & Shontz (1978) tonen middels een experiment aan dat Heen (*var. paludosus*) tot 5.5 g Cl<sup>-</sup>/l kiemt al is het kiemingspercentage dan zeer laag (Figuur 3).

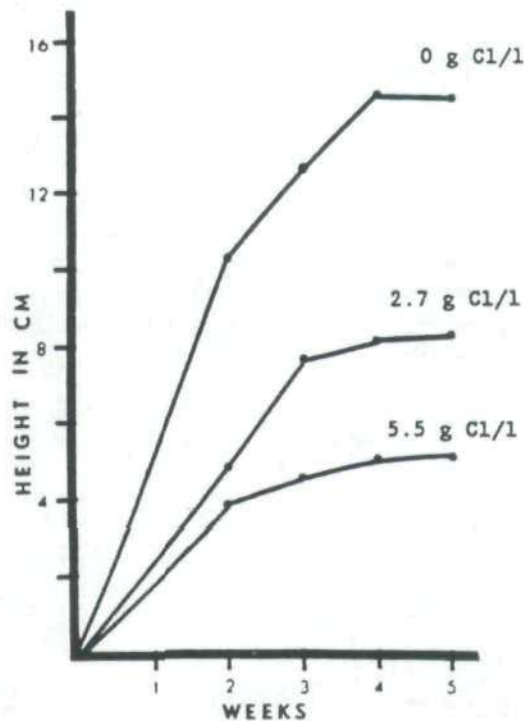
Figuur 3.  
De invloed van zout op de kieming van Heen (naar Flowers Dietert & Shontz, 1987).



Effects of salinity upon the germination of seeds after 1-month stratification at 2 C.

Figuur 4.

De invloed van zout op de groei van kiemplanten van Heen (naar Flowers Dietert & Shontz, 1978).



Effects of salinity upon the growth of seedlings.

#### 4.5.3 De overleving en groei van kiemplanten van Heen

Op droge bodems zijn de kiemplanten van Heen gevoelig voor verdroging. De kiemplanten van Heen kunnen ook onder water groeien, maar zijn dan gevoelig voor verspoeling (Clevering & Van Gulik, 1990; Clevering, 1995). O'Neill (1972) beveelt aan om in het eerste seizoen na kieming de terreinen van tijd tot tijd te inunderen of om een zeer ondiep waterpeil te handhaven. Flowers Dietert & Shontz (1978) tonen middels hun experiment aan dat kiemplanten van Heen (var. *paludosus*) bij een chloridegehalte in het bodemvocht van 5.5 g Cl<sup>-</sup>/l langzamer groeien dan bij lagere zoutconcentraties (Figuur 4). Kiemplanten die in juni opkomen overleven chloridegehalten van 7.4 g Cl<sup>-</sup>/l in het eerste groeiseizoen en vormen het jaar erop een dichte vegetatie (Liefers & Shay, 1980). (var. *paludosus*) (Herkomst: Canada)

#### 4.5.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Heenplanten

##### Veldwaarnemingen

##### Variëteit *maritimus*

De variëteit *maritimus* komt volgens Scherfose (1990) alleen in zoutklasse I voor (0 - 3 g Cl<sup>-</sup>/l). (Herkomst: Duitse kust). Ellenberg (1991) deelt Heen var. *maritimus* in in de klasse 2 (tot 1 g Cl<sup>-</sup>/l). (Centraal Europa) Volgens Hejny (1960), Dykyová (1986), Ellenberg (1991) en Weeda et al. (1994) is de variëteit *maritimus* minder bestand tegen zout dan *compactus* en komt *maritimus* alleen in zoete of zwak brakke milieus voor. (Herkomst: West Europa)

---

### *Variëteit compactus*

Volgens **Scherfose (1990)** komt Heen (var. *compactus*) vooral voor op bodems in klasse III à IV (6 - 16 g Cl<sup>-</sup>/l). Heen wordt gevonden bij chloridegehalten van 3.7 - 7.4. Heen verdraagt echter ook hogere waarden: 11.5, 16.0 en zelfs 20.0 g Cl<sup>-</sup>/l.

**Ellenberg (1991)** deelt Heen var. *compactus* in in klasse 6 (tot 12 g Cl<sup>-</sup>/l). (*Herkomst: Centraal Europa*)

**Beeftink (1965, 1977)** vindt vegetaties gedomineerd door Heen (var. *compactus*) op bodems met chloridegehalten tot 9.5 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Herkomst: Nederland*)

Volgens **Reichgelt (1956)** ligt de grens tussen verspreid voorkomend en vegetatievormend bij 1 g Cl<sup>-</sup>/l (*Nederland*).

### *Variëteit paludosus*

**Ungar (1974)** neemt waar dat boven 8.2 g Cl<sup>-</sup>/l dwerggroei en verminderde bloei optreedt. Rond 2.7 g Cl<sup>-</sup>/l groeit Heen uitstekend. (*Canada*)

Volgens **Lieffers & Shay (1980)** kan Heen zoutgehalten tot meer dan 9.3 g Cl<sup>-</sup>/l geruime tijd overleven. De knolletjes blijven echter dormant of ontwikkelen slechts zeer korte, niet bloeiende halmen.

**Hutchinson (1982)** treft Heen aan op bodems met een gemiddeld chloridegehalte van 5.5 g Cl<sup>-</sup>/l. De gehalten schommelen tussen 1.9 - 8.5 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Herkomst: Canada*). De gegevens van **Hutchinson** wijzen op een positieve correlatie tussen het zoutgehalte in de bodem en de productie van Heen.

**Ungar (1974)** neemt waar dat Heen niet op bodems met zeer lage zoutgehalten ( g Cl<sup>-</sup>/l) voorkomt. (*Canada*)

### *Variëteit monostachys*

De variëteit *monostachys* komt op sterk zoute standplaatsen voor (**Weeda et al., 1994**).

### *Onbekende variëteiten*

**Krüger & Kirst (1991)** vinden op een plaats waar het oppervlaktewater een chloridegehalte heeft variërend van 0.8 - 1.1 g Cl<sup>-</sup>/l heenplanten van 130 cm hoog. Op een andere plaats waar het chloridegehalte varieert tussen 3.3 - 7.4 g Cl<sup>-</sup>/l wordt Heen slechts 55 cm hoog, later afnemend tot 35 cm met stijve, smalle en necrotische bladeren. (*Herkomst: Duitse kust*)

**Ferrari, Gerdol & Piccoli (1985)** vinden in de Po-delta Heen op bodems met een chloridegehalte van 11.3 g Cl<sup>-</sup>/l. (*Herkomst: Italië*)

### *Experimenten*

#### *Variëteit paludosus*

**Kaushik (1963)** in **Ungar (1974)** kweekt volwassen planten bij verschillende zoutgehalten. Deze groeien tot op alle onderzochte zoutgehalten, de groei is echter geringer dan in een geheel zoet milieu (Tabel 11). Bij hoge zoutgehalten is de sterfte aanzienlijk (Tabel 12). (*paludosus*)

Tabel 11.  
Groei van Heen bij verschillende zoutgehalten (naar Kaushik (1963) in Ungar (1974)).

Zout-concentratie (g Cl <sup>-</sup> /l)	Totale lengte (cm)	Biomassa scheut		Biomassa wortel	
		vers gew. (g)	dr. gew. (g)	vers gew. (g)	dr. gew. (g)
0.0	76.1	41.7	2.1	18.9	0.9
6.2	76.4	41.2	2.2	18.7	0.9
8.2	73.6	37.4	2.1	14.8	0.8
10.3	61.7	28.9	1.9	12.5	0.7
12.4	44.5	22.2	1.4	8.3	0.6

Tabel 12.  
Overleving van Heen bij hoge zoutgehalten (naar Kaushik (1963) in Ungar (1974)).

Zout-concentratie g Cl <sup>-</sup> /l	Overlevingspercentage	Gem. aantal dagen tot sterfte
10.3	100	-
12.4	80	46
15.1	50	10
16.5	34	8

#### Onbekende variëteit

Mercado, Malbayas en Gumasing (1971) vinden, op een reeks van zoutgehalten tot 6.4 g Cl<sup>-</sup>/l, een positieve correlatie tussen het zoutgehalte en de produktie (Tabel 13). De variëteit is onbekend.

Tabel 13.  
Het uitlopen van knolletjes van Heen bij verschillende zoutconcentraties (naar Mercado, Malbayas en Gumasing (1971)).

Zoutgehalte (g Cl <sup>-</sup> /l)	Aantal nieuwe knolletjes	Gewicht nieuwe knolletjes (g)	Aantal nieuwe scheuten
0.0	140	19.45	17.5
1.3	194	40.53	17.5
2.6	314	65.44	24.5
3.8	366	58.84	25.7
5.1	286	46.10	21.7
6.4	385	68.85	28.7

#### 4.5.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Heen

Van de drie variëteiten van Heen die onderzocht zijn is *var. maritimus* het minst zouttolerant. Veel onderzoek is er naar deze variëteit niet gedaan. De ecologische range van volwassen planten ligt in de zoutklasse 0 - 2 (Tabel 14).

Ook de variëteit *compactus* is slecht onderzocht. De ecologische range van volwassen planten ligt in de klasse 2 - 6 à 7, deze variëteit komt dus niet op zoete bodems voor. De fysiologisch potentiële range van volwassen planten ligt in de klasse 0 - 7 (Tabel 15). De overige ranges zijn onbekend.

De variëteit *paludosus* is beter onderzocht (Tabel 16). Kieming is mogelijk tot in de klassen 5 à 6, het optimum ligt in de klassen 0 - 3 à 4. Kiemplanten overleven tot in klasse 5. Ook deze variëteit komt in het veld niet op geheel zoete bodems voor, de ecologische range van volwassen planten ligt in de klasse 1 à 2 - 5. De fysiologisch potentiële range ligt in de klasse 0 - 6 à 7. Hogere waarden worden tijdelijk wel verdragen.

Over de bloei en zaadzetting in relatie tot het zoutgehalte van de bodem is niets bekend. Goed groeiende volwassen planten vermeerderen zich altijd vegetatief door het vormen van uitlopers.



Tabel 14.

De zouranges van Heen var. *maritimus*.

	Klasse	Auteur(s)
Adults ecol. range	0 - 2	Scherfose, 1990; Ellenberg, 1991
Adults fysiол. opt. range	????	
Adults fysiол. pot. range	0 - 2 (>2)	Scherfose, 1990; Ellenberg, 1991

Tabel 15.

De zouranges van Heen var. *compactus*.

	Klasse	Auteur(s)
Adults ecol. range	>1	Reichgelt, 1956
	0 - 6	Beeftink, 1965, 1977; Ellenberg, 1991
	0 - 7	Scherfose, 1990
Adults fysiол. opt. range	????	
Adults fysiол. pot. range	0 - 7 (>7)	Scherfose, 1990

Tabel 16.

De zouranges van Heen var. *paludosus*.

	Klasse	Auteur(s)
Kiemingecol. range	????	
Kieming fysiол. opt. range	0 - 3	Kaushik, 1963
	0 - 4	Lieffers & Shay, 1980
Kieming fysiол. pot. range	0 - 4	Flowers Dietert & Shontz, 1978
	0 - 5 (>5)	Kaushik, 1963
	0 - 6 (>6)	Lieffers & Shay, 1980
Kiempl. ecol. range	????	
Kiempl. fysiол. opt. range	????	
Kiempl. fysiол. pot. range	0 - 4 (>4)	Flowers Dietert & Shontz, 1978
	0 - 5 (>5)	Lieffers & Shay, 1980
Adults ecol. range	>0	Ungar, 1974
	2 - 5	Hutchington, 1980
Adults fysiол. opt. range	0 - 5	Kaushik, 1963; Ungar, 1974
Adults fysiол. pot. range	0 - 6	Lieffers & Shay, 1980
	0 - 7	Kaushik, 1963

## 4.6 Grote lisdodde

### 4.6.1 De levensduur van Grote lisdodde-zaad in de bodem

Volgens **Ter Heerd & Drost (1994)** kan zaad van Grote lisdodde lang in de bodem kiemkrachtig blijven (met name onder water) en kan een grote zaadvoorraad ontstaan. De kieming van enkele lisdodde planten in de Wieringermeerpolder en in de Noordoostpolder op een moment dat er geen vers zaad uit de omgeving beschikbaar is, duidt er volgens **Feekes (1936)** en **Feekes & Bakker (1954)** op dat de zaden uit de zaadvoorraad afkomstig zijn. Dat wijst er op dat de zaden enkele maanden onder (zee)water kunnen overleven. **Weeda et al. (1994)** melden dat het zaad in vochtige bodems boven water snel te gronde gaat.

**McMillan (1959)** vindt na 4 maanden bij 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l nog kiemkrachtig zaad.

### 4.6.2 De kieming van Grote lisdodde

Vers zaad is niet dormant. Grote lisdodde kiemt vooral op zeer natte bodems, eventueel in ondiep water. (**Hejny, 1960; Ter Heerd & Drost, 1994; Weeda et al., 1994**).

**McMillan (1959)** laat zaad van Grote lisdodde bij verschillende zoutconcentraties kiemen; tot 8 g Cl<sup>-</sup>/l vindt nog kieming plaats (Tabel 17).

**Tabel 17.**  
Kieming en groei van Grote lisdodde bij verschillende zoutconcentraties (naar McMillan, 1959).

g Cl <sup>-</sup> /l	0.0	1.6	3.2	4.8	6.4	8.0	11.2
kieming	+	+	+	+	+	+	-
groei	+	+	+	+	+	-	-

Ook Choudhuri (1968) laat zaad bij verschillende zoutgehalten kiemen. Het kiemingspercentage blijkt af te nemen bij toenemende zoutnivo's, boven 3.8 g Cl<sup>-</sup>/l vindt geen kieming meer plaats (Tabel 18).

**Tabel 18.**  
Relatieve kiemingspercentages van Grote lisdodde bij verschillende zoutconcentraties (naar Choudhuri, 1968).

g Cl <sup>-</sup> /l	0.4	0.8	2.1	3.8	4.5
kieming %	100	56	33	16	0

#### 4.6.3 De overleving en groei van kiemplanten van Grote lisdodde

Kiemplanten van Grote lisdodde zijn zeer kwetsbaar en gevoelig voor droogte (Ter Heerd, 1993; Ter Heerd & Drost, 1994).

Volgens McMillan (1959) neemt de groei van de kiemplanten af bij toenemende zoutgehalten, boven 6.4 g Cl<sup>-</sup>/l vindt geen groei meer plaats. Bij een verhoging van het zoutgehalte tot 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l gaan alle kiemplanten dood.

#### 4.6.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Grote lisdodde-planten

##### Veldwaarnemingen

Scherfose (1990) deelt Grote lisdodde in in klasse I (0 - 3 g Cl<sup>-</sup>/l). (Herkomst: Duitse kust)

Ellenberg (1991) geeft Grote lisdodde de waarde 0 - 1. (Herkomst: Centraal Europa)

Volgens Fassett & Calhoun (1952) en Gillham (1957) komt Grote lisdodde in zoete of licht brakke milieus.

Bij 2.7 g Cl<sup>-</sup>/l wordt de groei sterk geremd en vertonen de planten necrotische plekken (Anderson, 1977). Goed volgroeide planten sterven bij een verhoging tot 6.3 g Cl<sup>-</sup>/l (Choudhuri, 1968).

Volgens Walker & Coupland (1970) komt Grote lisdodde voor op/in bodems/wateren met chloridegehalten van 0 - 2.9 g Cl<sup>-</sup>/l. Over meer zoute standplaatsen hebben zij echter geen gegevens. (Herkomst: Canada)

Hutchington (1980) vindt Grote lisdodde op bodems die niet zouter zijn dan 4.4 g Cl<sup>-</sup>/l. Op bodems die zouter zijn (5.5 gem. met maxima tot 8.5 g Cl<sup>-</sup>/l) komt Grote lisdodde niet voor. (Herkomst: Canada)

Literatuuronderzoek van Wilcox (1986) wijst op tolerantie grenzen van Grote lisdodde in zoutklasse 4. Grenswaarden die genoemd worden zijn: 7.2, 6.4 en 3.4 - 8.2. Volgens Chapman (1960) ligt de grens bij 6 g Cl<sup>-</sup>/l. (Herkomst: USA)

Volgens Shay & Shay (1986) komt Grote Lisdodde voor tot 2.9 g Cl<sup>-</sup>/l. (West Canada)

## Experimenten

**McMillan (1959)** kweekt Grote lisdodde-planten bij zoutgehalten van 0 tot 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l. Zonder zout is de groei zeer sterk. Bij een zoutgehalte van 6.4 g Cl<sup>-</sup>/l is de groei geringer, na 18 dagen treedt verdroging op en gaan de bladpunten krullen. Bij een zoutgehalte van 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l kwijnen de planten, verdrogen ze sterk en na 16 dagen zijn ze vergeeld.

### 4.6.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Grote lisdodde

De levensduur van zaad in brakke en zoute bodems is onvoldoende onderzocht.

Grote lisdodde is zeer kritisch t.a.v. het kiemingsmilieu. Een hoog vochtgehalte is noodzakelijk. Kieming kan plaatsvinden tot in de zoutklasse 4 à 5 (Tabel 19).

Kiemplanten zijn zeer gevoelig voor verdroging. De fysiologisch potentiële range lijkt in de klasse 0 - 4 te liggen, de groei in de hoogste klasse is echter gering. Hogere waarden, tot in klasse 5 à 6 worden tijdelijk wel verdragen. De ecologische range is niet bekend (Tabel 19).

De fysiologisch potentiële range van volgroeide planten ligt in de klasse 0 - 4. De ecologische range ligt in klasse 0 - 1 à 2 (Tabel 19).

Over de bloei en zaadzetting in relatie tot het zoutgehalte van de bodem is niets bekend. Goed groeiende volwassen planten vermeerderen zich altijd vegetatief door het vormen van uitlopers.

Tabel 19.  
De zouranges van Grote lisdodde.

	Klasse	Auteur(s)
Kieming ecol. range	????	
Kieming fysiол. opt. range	0 - 1	Choudhuri, 1968
Kieming fysiол. pot. range	0 - 4	Choudhuri, 1968
	0 - 5	McMillan, 1959
Kiempl. ecol. range	????	
Kiempl. fysiол. opt. range	????	
Kiempl. fysiол. pot. range	0 - 4	McMillan, 1959
Adults ecol. range	0 - 1	Ellenberg, 1991
	0 - 2	Shay & Shay, 1986; Scherfose, 1990
Adults fysiол. opt. range	0 - 2	Anderson, 1977
Adults fysiол. pot. range	0 - 4	Chapman, 1960; Choudhuri, 1968; Wilcox, 1986

## 4.7 Kleine lisdodde

### 4.7.1 De levensduur van Kleine lisdodde-zaad in de bodem

De kieming van enkele lisdodde planten in de Wieringermeerpolder en in de Noordoostpolder op een moment dat er geen vers zaad uit de omgeving beschikbaar is, duidt er volgens **Feekes (1936)** en **Feekes & Bakker (1954)** op dat de zaden uit de zaadvoorraad afkomstig zijn. Dat wijst er op dat de zaden enkele maanden onder (zee)water kunnen overleven. **Weeda et al. (1994)** melden dat het zaad in vochtige bodems snel te gronde gaan. Vermoedelijk heeft Kleine lisdodde net als Grote lisdodde grote zaadvoorraden in overstromde bodems.

Volgens **McMillan (1959)** overleeft zaad van Kleine lisdodde 4 maanden bij een zoutgehalte van 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l.

#### 4.7.2 De kieming van Kleine lisdodde

Kleine lisdodde kiemt vooral op zeer natte bodems, eventueel in ondiep water. (Weeda *et al.*, 1994). Vermoedelijk kiemt Kleine lisdodde onder vergelijkbare omstandigheden als Grote lisdodde (Grace & Harrison, 1986). McMillan (1959) laat zaad van Kleine lisdodde bij verschillende zoutconcentraties kiemen; tot 8 g Cl<sup>-</sup>/l vindt nog kieming plaats (Tabel 20).

Tabel 20.

Kieming en groei van Kleine lisdodde bij verschillende zoutconcentraties (naar McMillan, 1959).

g Cl <sup>-</sup> /l	0.0	1.6	3.2	4.8	6.4	8.0	11.2
kieming	+	+	+	+	+	+	-
groei	+	+	+	+	+	-	-

#### 4.7.3 De overleving en groei van kiemplanten van Kleine lisdodde

Vermoedelijk zijn de kiemplanten van Kleine lisdodde net zo kwetsbaar als die van Grote lisdodde (Grace & Harrison, 1986).

McMillan (1959) toont dat de kiemplanten tot 6.4 g Cl<sup>-</sup>/l enige tijd overleven, al groeien de planten dan niet of nauwelijks (Tabel 20). Bij 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l sterven alle kiemplanten.

#### 4.7.4 De overleving, groei en reproductie van volwassen Kleine lisdoddeplanten

##### Veldwaarnemingen

Volgens Scherfose (1990) komt Kleine lisdodde voor op licht brakke standplaatsen, doch nog steeds in zoutklasse I (0 - 3 g Cl<sup>-</sup>/l). (Herkomst: Duitse kust)

Ellenberg (1991) geeft Kleine lisdodde de waarde 0 - 1. (Herkomst: Centraal Europa)

Weeda *et al.* (1994) melden dat Kleine lisdodde in zwak brak water voor kan komen. (Herkomst: Nederland)

De gegevens van Whigham, Jordan & Miklas (1989) duiden er op dat er op bodems met zeer lage zoutgehalten (0.5 - 0.1 g Cl<sup>-</sup>/l) lichte fysiologische stress optreedt; de stengeldichtheid is kleiner en er komen minder scheuten tot bloei dan op zoutere bodems (2.5 - 0.2 g Cl<sup>-</sup>/l). Verschil in biomassa is er niet. Hogere waarden, 3.8 - 4.4 g Cl<sup>-</sup>/l worden minstens enkele maanden overleefd. (Herkomst: Maryland)

Literatuuronderzoek van Wilcox (1986) wijst op tolerantiegrenzen van Kleine lisdodde in zoutklasse 7. Grenswaarden die genoemd worden zijn: 10.7 en 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l. (Herkomst: USA)

Volgens Sinicrope *et al.* (1990) groeit Kleine lisdodde goed op bodems met een zoutgehalte van 0.0 - 2.7 g Cl<sup>-</sup>/l. Tot gehalten van 5.5 g Cl<sup>-</sup>/l treedt slechts lichte stress op. Bij nog hogere gehalten, 8.8 - 12.1 g Cl<sup>-</sup>/l treedt zware fysiologische stress op en worden de planten niet hoger dan 10 - 15 cm. Bij langdurig optredende zoutgehalten rond 11.0 g Cl<sup>-</sup>/l sterven de planten. (Herkomst: NW-kust USA)

Chapman (1960) noemt als bovengrens voor het voorkomen van Kleine lisdodde 9.3 g Cl<sup>-</sup>/l.

## Experimenten

**McMillan (1959)** toont aan dat Kleine lisdodde ook bij 6.4 g Cl<sup>-</sup>/l nog redelijk groeit, slechts de bladpunten krullen iets. Bij 12.8 g Cl<sup>-</sup>/l is de groei geringer en de verdroging van de bladpunten sterker.

### 4.7.5 Conclusies m.b.t. de zouttolerantie van Kleine lisdodde

De levensduur van zaad in brakke en zoute bodems is onvoldoende onderzocht.

Kleine lisdodde is kritisch t.a.v. het kiemingsmilieu; een hoog vochtgehalte is noodzakelijk voor de kieming. De zaden kiemen tot in klasse 5.

Kiemplanten overleven tot in klasse 4 (Tabel 21).

De fysiologisch potentiële range van volwassen Kleine lisdodde-planten ligt in de klassen 0 - 6 à 7. De fysiologisch optimum range ligt lager; 0 - 4. De ecologische range ligt echter nog veel lager; in klasse 0 - 1 à 2 (Tabel 21). Over de bloei en zaadzetting in relatie tot het zoutgehalte van de bodem is niets bekend. Goed groeiende volwassen planten vermeerderen zich altijd vegetatief door het vormen van uitlopers.

Tabel 21.

De zouranges van Kleine lisdodde.

	Klasse	Auteur(s)
Kieming ecol. range	????	
Kieming fysiол. opt. range	????	
Kieming fysiол. pot. range	0 - 5	McMillan, 1959
Kiempl. ecol. range	????	
Kiempl. fysiол. opt. range	????	
Kiempl. fysiол. pot. range	0 - 4	McMillan, 1959
Adults ecol. range	0 - 1	Ellenberg, 1991
	0 - 2	Scherfose, 1990
Adults fysiол. opt. range	>0	Whigham, Jordan & Miklas, 1989
	0 - 4	Sinicrope <i>et al.</i> 1990
Adults fysiол. pot. range	0 - 6	Chapman, 1960
	0 - 6 à 7	McMillan, 1959; Wilcox, 1986; Sinicrope <i>et al.</i> 1990

### 4.8 *Typha angustifolia* X *latifolia*

Volgens **Wilcox (1986)** wijst de literatuur erop dat de hybride van Grote en Kleine lisdodde meer zouttolerant is dan Grote lisdodde, doch minder dan Kleine lisdodde. Ook volgens **Weeda *Et al.* (1994)** staat deze bastaard in kenmerken tussen beide ouders in.

### 4.9 Vergelijking van de onderzochte soorten

Over kieming en de groei/overleving van kiemplanten is te weinig bekend om een vergelijking tussen de onderzochte soorten mogelijk te maken. Uitgaande van de zouranges van volwassen planten is Riet de meest zouttolerante soort (Tabel 22). De zouttolerantie van Heen verschilt niet of nauwelijks van Riet. Heen is echter een soort die zich in zoete milieus niet optimaal kan ontwikkelen. Kleine lisdodde zou, uitgaande van de fysiologisch potentiële range, even zouttolerant moeten zijn als Heen. De bovengrens van de ecologische range van Kleine lisdodde ligt echter zeer veel lager dan die van Heen. Ruwe bies is tamelijk zouttolerant en overlapt

gedeeltelijk met Heen. Mattenbies en Grote lisdodde zijn de minst zout tolerante soorten (Tabel 22).

Uitgaande van de ecologische range neemt de zouttolerantie van volwassen planten toe in de reeks: Grote lisdodde  $\leq$  Kleine lisdodde  $\leq$  Mattenbies  
*Ruwe bies*  $\leq$  *Heen*  $\leq$  *Riet*

Tabel 22.

Vergelijking van de zoutranges van de onderzochte soorten (alleen volwassen planten).

	Riet	Mattenbies	Ruwe bies	Heen (comp.)	Gr. lisd.	Kl. lisd.
Ecol. range	0 - 6/7	0 - 2	1/2 - 3/4	2 - 6/7	0 - 1/2	0 - 1/2
Fysiol. opt.	0 - 6	?	?	?	0 - 2	0 - 4
Fysiol. pot.	0 - 7/8	?	0 - 4/6	0 - 7	0 - 4	0 - 6/7

Verschillende auteurs vermelden de standplaatsen van helofyten langs een zoutgradiënt, daaruit vallen de volgende verschillen in zouttolerantie af te leiden:

Grote lisdodde < Mattenbies < Heen (Liefers, 1983)

Grote lisdodde < Riet < Heen (Gilham, 1957)

Riet < Ruwe bies = Heen (Ranwell *et al.* 1964)

Mattenbies < Ruwe bies = Heen (Hejny, 1960)

Kleine lisdodde < Riet (Sinicrope *et al.* 1990)

Grote lisdodde < Heen (Hutchinton, 1982)

Grote lisdodde < hybride < Kleine lisdodde (Hotchkiss & Dozier, 1949;

Fassett & Calhoun, 1952; McMillan, 1959; Wilcox, 1986)

#### 4.10 Samenvatting

De zoutranges van de onderzochte helofyten zijn samengevat in diagram 1 t/m 6 (Pagina 3). De zouttolerantie neemt toe in de reeks:

Grote lisdodde  $\leq$  Kleine lisdodde  $\leq$  Mattenbies  $\leq$  Ruwe bies  $\leq$  Heen  $\leq$  Riet

---

## 5 Ontbrekende kennis voor het kunnen inschatten van de kansen en restricties voor de helofyten-ontwikkeling op drooggevallen bodems in het Volkerak-Zoommeer

---

### 5.1 Het zoutgehalte in de bodem

Een belangrijk knelpunt voor de ontwikkeling van helofyten-vegetaties zal de kieming en vroege vestiging van de kiemplanten zijn. Kieming vindt vooral in de bovenste paar millimeter van de bodem plaats. De kiemplanten wortelen de eerste dagen/weken niet dieper dan enkele centimeters. Onder invloed van verschillende weersomstandigheden kunnen in deze dunne bodemlagen zowel zeer hoge als zeer lage zoutgehalten voorkomen. Na een langere droge periode kan de bodem tot op 10 - 20 cm diepte zeer zout worden. De zoutgehalten in de bovenlaag zijn ook afhankelijk van het zoutgehalte dieper in de bodem en de bodemsamenstelling.

Om tot een goede voorspelling van de vegetatieontwikkeling van helofyten te komen, dient meer bekend te worden over de kans dat als gevolg van de weersomstandigheden te hoge zoutgehalten in de bovenste bodemlagen in de oeverzone van het Volkerak-Zoommeer voorkomen.

Het globale verloop van de ontziltling van de bodem, op de lange termijn, in het Volkerak-Zoommeer is met de huidige kennis van het gebied goed in te schatten.

### 5.2 De fysiologisch potentiële, fysiologisch optimum en ecologische zout-ranges van levensduur van zaad, de kieming en de vroege vestiging

Om de kansen op een succesvolle vestiging van een helofytenvegetatie te kunnen inschatten is het van belang te weten welke soorten in de zaadvoorraad aanwezig zijn en welke van buiten kunnen worden aangevoerd. Over de invloed van zout op de levensduur van het zaad van helofyten in de bodem is niets bekend.

De fysiologisch potentiële en optimum zouranges van de kieming en de vroege vestiging van Riet zijn goed onderzocht. Van de overige soorten zijn deze ranges óf niet onderzocht óf gebaseerd op slechts een zeer gering aantal beperkte onderzoeken.

De ecologische zourange van de kieming en de vroege vestiging van helofyten is onbekend. Om tot een goede voorspelling van de vegetatieontwikkeling te komen is onderzoek naar deze range noodzakelijk. Daarbij moet ook onderzocht worden wat de invloed van optredende fluctuaties van het zoutgehalte a.g.v. weersomstandigheden op de kieming en vroege vestiging is.

### 5.3 De fysiologisch potentiële, fysiologisch optimum en ecologische zout-ranges van volwassen planten

Van de onderzochte soorten is de fysiologisch potentiële en deels ook de fysiologisch optimum zourange van volwassen planten in grote lijnen bekend. De ecologische range van de verschillende helofyten is minder goed onderzocht. Deze range is afhankelijk van de invloed van factoren als concurrentie, voedselrijkdom, bodemsoort, waterpeil, vraat, erosie enz. op de groei van helofyten onder zoutstress. Om de kansen op de vestiging van

---

helofytenvegetaties in het Volkerak-Zoommeer te kunnen inschatten is het van belang te weten hoe groot de invloed van deze factoren daar is.

#### 5.4 Ecotypen

Hoewel er vaak gesuggereerd wordt dat er van Riet meerdere ecotypen met verschillende zouttoleranties bestaan, zijn deze zelden beschreven. De onderzoeken van **Van Der Toorn (1972)** en **Waisel (1972)** zijn uitzonderingen. Van *Scirpus lacustris* is het duidelijk dat de twee ondersoorten, Mattenbies en Ruwe bies, sterk in zouttolerantie verschillen. Verschillende auteurs geven echter aan dat ook binnen deze ondersoorten de variatie groot is en dat de ondersoorten ook te verwarren zijn (**Bakker, 1954; Seidel, 1955; Hejn, 1960**). Het is derhalve niet uit te sluiten dat er verschillende ecotypen met verschillende zouttoleranties bestaan.

Van Heen bestaan verschillende variëteiten en/of ondersoorten met verschillende zouttoleranties, binnen Nederland zijn dat er al drie (**Hejn, 1960; Dykyová, 1986; Weeda et al., 1994**). Ook hier geldt dat de variatie binnen de variëteiten groot kan zijn. De voor de ontwikkeling van helofyten-vegetaties in brakke milieus in West-Europa belangrijkste variëteit, *compactus*, is slecht onderzocht.

Het lijkt er op dat er van de twee onderzochte Lisdodde-soorten geen verschillende ecotypen m.b.t. zouttolerantie bestaan. De situatie in Amerika en Canada, waar het meeste onderzoek betrekking op heeft, verschilt echter mogelijk van de West-Europese situatie.

#### 5.5 Samenvatting

Op grond van de literatuur is te verwachten dat het zoutgehalte en de fluctuaties daarin een doorslaggevende rol zullen spelen bij de kieming en vestiging van helofyten op drooggevallen bodems van voorheen estuarine gebieden.

Om de kansen op een succesvolle ontwikkeling van helofytenvegetaties in het Volkerak-Zoommeer te kunnen voorspellen is kennis nodig van de volgende factoren:

- de feitelijke zoutgehalten, en de korte termijn fluctuaties daarin, in de bovenste bodemlagen in de oeverzone van het Volkerak-Zoommeer o.i.v. het waterpeil en de weersomstandigheden;
- de zouranges waarbinnen helofyten kunnen kiemen en zich vestigen;
- de zaadvoorraad, en levensvatbaarheid daarvan, in de bodem;
- de vegetatieontwikkeling na vestiging in het Volkerak-Zoommeer.



---

## 6 Literatuur

---

- Anderson, C.M. (1977) Cattail decline at Farmington Bay waterfowl management area. *Great Basin Naturalist* 37: 24-34.
- Andres, I.M. (1991) Leaf anatomy of plants from coastal Mediterranean salt marshes. *Monocotyledons. Candollea* 46: 345-358.
- Bakker, D. (1954) Miscellaneous notes on *Scirpus lacustris* L. sensu lat. in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 3: 425-445.
- Bakker, D. (1957) Voorlopige resultaten van proeven in 1956 op "Het Spijk" genomen, met Riet, Rietgras en biezen. *Flevoberichten* B3: 1-6.
- Bakker, D., en D.T. Biewinga (1957) Het Riet in de Noordoostpolder. *Van Zee tot Land* 21: 1-55.
- Bakker, D., en A.C. Boer (1954) Mattenbiezen. *De Levende Natuur* 57: 30-35.
- Beeftink, W.G. (1965) De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. *Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen* 65: 1-167.
- Beeftink, W.G. (1966) Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the south-western part of the Netherlands. *Wentia* 15: 83-108.
- Beeftink, W.G. (1967) Veranderingen in bodem en vegetatie van de voormalige slikken en schorren langs het Veerse Meer. *Driemaandelijks Berichten Deltawerken* 41: 3-9.
- Beeftink, W.G., M.C. Daane, en W. De Munck (1971) Tien jaar botanisch-oecologische verkenningen langs het Veerse Meer. *Natuur en Landschap* 25: 50-65.
- Beeftink, W.G. (1977) The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In W. Chapman (ed): *Wet coastal ecosystems*. pp. 109-155.
- Beheerscie Krammer-Volkerak (1989) *Beheersvisie Krammer-Volkerak, Eendracht, Zoommeer*. *Flevoberichten* 310. pp. 1-90.
- Bird, E.C.F. (1961) Reed growth in the Gippsland Lakes. *Victorian Naturalist* 77: 262-268.
- Braat, C.W. (1994) *Beheersadvies Krammer-Volkerak 1994 (Slikken van de Heen-oost, Dintelse Gorzen en Slikken bij de Sabina Henricapolder)*. 's Graveland: *Natuurmonumenten*, pp. 1-19.
- Brehm, K. (1977) Factors affecting the vegetation of fresh water reservoirs on the German coast. In R.L. Jefferies en A.J. Davy (eds): *Ecological processes in coastal environments*. Oxford: Blackwell, pp. 603-616.

---

Briens, M., en F. Larher (1982) Osmoregulation in halophytic higher plants: a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaines and free proline. *Plant, Cell and Environment* 5: 287-292.

Chapman, V.J. (1960) *Salt marshes and salt deserts of the world*. London: Hill. pp. 1-392.

Choudhuri, G.N. (1968) Effect of soil salinity on germination and survival of some steppe plants in Washington. *Ecology* 49: 465-471.

Clevering, O.A. (1995) Life history characteristics of *Scirpus lacustris* and *Scirpus maritimus*. Thesis Rijksuniversiteit Nijmegen, Ponsen & Looyen, Wageningen. pp 1-191.

Clevering, O.A., en W.J.M. Van Gulik (1990) De aanleg van biezenbegroeiingen. Mogelijkheden voor her-introductie van biezen in het Haringvliet-Hollandsch Diepgebied. *Oostvoorne: Inst. v. Oecologisch Onderzoek*. pp. 1-94.

Dainty, J. (1979) The ionic and water relations of plants with adjust to a fluctuating saline environment. In: Jefferies, R.L. & A.J. Davy (1979) *Ecological processes in coastal environments*, pp 201-210. Oxford: Blackwell.

De Jong, S.A. (1994) Kansen voor natuurontwikkeling in het Volkerak/Zoommeer bij verschillende peilbeheervarianten. Rijkswaterstaat Dir. Zeeland: Nota AX 94.009: 1-46.

De Leeuw, J., A. Van den Dool, W. De Munck, J. Nieuwenhuize, en W.G. Beeftink (1991) Factors Influencing the Soil Salinity Regime along an Intertidal Gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 32: 87-97.

Dykyjová, D. (1986) Production Ecology of *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (*Scirpus maritimus* L. s.l.). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 21: 62-64.

Ellenberg, H. (1991) Indicator values of plants in Central Europe. *Scripta Geobotanica* 18.

Fassett, N.C., en B. Calhoun (1952) Introgression between *Typha latifolia* and *T. angustifolia*. *Evolution* 6: 367-379.

Feekes, W. (1936) De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeer-polder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. Amsterdam: Mulder & zn. pp. 1-295.

Feekes, W., en D. Bakker (1954) De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Noordoostpolder. *Van Zee tot Land* 6: 1-92.

Ferrari, C., R. Gerdol, en F. Piccoli (1985) The halophilous vegetation of the Po Delta (northern Italy). *Vegetatio* 61: 5-14.

Fitter, A.H., en R.K.M. Hay (1981) Ionic toxicity. In A.H. Fitter en R.K.M. Hay (eds): *Environmental physiology of plants*. London: Academic Press, pp. 200-231.

---

Flowers Dietert, M., en J.P. Shontz (1978) Germination ecology of a Maryland population of Saltmarsh Bulrush (*Scirpus robustus*). *Estuaries* 1: 164-170.

George, H.A. (1977) Germination of alkali bulrush seed. *Journal of Wildlife Management* 41: 790-793.

Gillham, M.E. (1957) Vegetation of the Exe estuary in relation to water salinity. *Journal of Ecology* 45: 735-756.

Glenn, E.P. (1987) Relation between cation accumulation and water content of salt-tolerant grasses and a sedge. *Plant, Cell and Environment* 10: 205-212.

Grace, J.B., en J.S. Harrison (1986) The biology of Canadian weeds. 73. *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha x glauca* Godr. *Canadian Journal of Plant Science* 66: 361-379.

Groen, K.P., en H. Slager (1993) De ontzilting van de Krammerse Slikken. Lelystad: Rijkswaterstaat Dir. Flevoland (Intern rapport), pp. 1-31.

Hale, M.G., en D.M. Orcutt (1987) Salt stress. In M.G. Hale en D.M. Orcutt (eds): *The physiology of plants under stress*. New York: Wiley & Sons, pp. 93-102.

Harradine, A.R. (1982) Effect of salinity on germination and growth of *Pennisetum macrourum* in southern Tasmania. *Journal of Applied Ecology* 19: 273-282.

Haslam, S.M. (1971) The development and establishment of young plants of *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany* 35: 1057-1072.

Haslam, S.M. (1972) Biological flora of the British Isles, *Phragmites communis* Trin. *Journal of Ecology* 60: 585-610.

Heath, D.J. (1975) Factors affecting temperature and salinity conditions on a Scottish salt-marsh, with notes on the ecology of *Sphaeroma rugicauda* (Leach). *Archiv fur Hydrobiologie*. 75: 76-89.

Hejny, S. (1960) *Okologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in der Slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet)*. Bratislava: Slowakischen Akademie der Wissenschaften. pp. 1-487.

Hellings, S.E., en J.L. Gallagher (1992) The effects of salinity and flooding on *Phragmites australis*. *Journal of Applied Ecology* 29: 41-49.

Hitchcock, C.L., en A. Cronquist (1973) *Flora of the Pacific Northwest*. Seattle, New York: University of Washington.

Hutchinson, I. (1982) Vegetation-environment relations in a brackish marsh, Lulu Island, Richmond, B.C. *Canadian Journal of Botany* 60: 452-462.

Iedema, W. (1992) Evaluatienota "En de zee werd meer..." Middelburg, Rijkswaterstaat dir. Zeeland.

---

International Limnological Society (1958) The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. *Archivo di Oceanografia e Limnologia (Supplemento)* 11: 243-245.

Jansen, P. (1951) *Flora Neerlandica I* (2) Gramineae. pp 142-144.

Jefferies, R.L., en T. Rudmik (1977) The growth strategies of coastal halophytes. In R.L. Jefferies en A.J. Davy (eds): *Ecological processes in coastal environments*. Oxford: Blackwell, pp. 229-242.

Joenje, W. (1977) Plant succession and nature conservation of newly embanked tidal flats in the Lauwerszeepolder. In R.L. Jefferies en A.J. Davy (eds): *Ecological processes in coastal environments*. Oxford: Blackwell, pp. 617-636.

Joenje, W. (1978) Plant colonization and succession on embanked sandflats Thesis Rijksuniversiteit Groningen. Groningen, RUG. pp. 1-160.

Kaushik, D.K. (1963) The influence of salinity on the growth and reproduction of marsh plants. Utah. (Cited in: Ungar, I.A. (1974) *Inland halophytes of the United States*. In R.J. Reimold en W.H. Queen (eds): *Ecology of halophytes*. New York: Academic Press, pp. 235-294.

Kovács, M. (1982) Chemical composition of the lesser reedmace (*Typha angustifolia* L.) in Lake Balaton. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 28: 297-307.

Krüger, L., en G.O. Kirst (1991) Field Studies on the Ecology of *Bolboschoenus maritimus*(L.) Palla (*Scirpus maritimus* L. s. 1.). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 26: 277-286.

Levitt, J. (1980) Salt stresses. In J. Levitt (ed): *Responses of plants to environmental stresses*. New York: Academic Press, pp. 365-488.

Lieffers, V.J. (1983) Emergent plant communities of oxbow lakes in northeastern Alberta: salinity, water-level fluctuation, and succession. *Canadian Journal of Botany* 62: 310-316.

Lieffers, V.J., en J.M. Shay (1980) Distribution and variation in growth of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* on the Canadian prairies. *Canadian Journal of Botany* 60: 1938-1949.

Lieffers, V.J., en J.M. Shay (1983) Ephemeral saline lakes on the Canadian prairies: their classification and management for emergent macrophyte growth. *Hydrobiologia* 105: 85-94.

Luther, H. (1950) Beobachtungen über die fruktifikative Vermehrung von *Phragmites communis* Trin. *Acta Botanica Fennica* 46: 1-18.

Matoh, T., N. Matsushita, en E. Takahashi (1988) Salt tolerance of the reed plant *Phragmites communis*. *Physiologia Plantarum* 72: 8-14.

Matsushita, N., en T. Matoh (1991) Characterization of Na exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive plants. *Physiologia Plantarum* 83: 170-176.

- 
- Matsushita, N., en T. Matoh (1992) Function of the shoot base of salt-tolerant reed (*Phragmites communis* Trinius) plants for Na exclusion from the shoots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 38: 565-571.
- McMillan, C. (1959) Salt tolerance within a *Typha* population. *American Journal of Botany* 46: 521-526.
- Mercado, B.T., C. Malabayabas, en S. Gumasing (1971) Responses of some lowland weed species to salinity. I. *Scirpus maritimus* L. to sodium chloride. *The Philippine Agriculturist* 55: 253-259.
- Millar, J.B. (1976) Wetland classification in western Canada. *Canadian Wildlife Service Report Series* 37. pp. 1-33.
- Munns, R. (1993) Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 16: 15-24.
- Niekus, M. (1993) De ontwikkeling van oevervegetatie langs het Volkerak-Zoommeer tot en met 1993. Lelystad: RIZA. pp. 1-51
- Nikolajevskij (1971) Research into the biology of the common reed (*Phragmites communis* Trin.) in the U.S.S.R. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 6: 221-227.
- O'Neill, E.J. (1972) Alkali bulrush seed germination and culture. *Journal of Wildlife Management* 36: 649-652.
- Ranwell, D.S., E.C.F. Bird, J.C.E. Hubbard, en R.E. Stebbings (1964) *Spartina* salt marshes in southern England. V. Tidal submergence and chlorinity in Poole Harbour. *Journal of Ecology* 52: 627-641.
- Reichgelt, T.h.J. (1956) *Flora Neerlandica* 1 (4) Cyperaceae. 1: 7-52.
- Rodewald-Rudescu, L. (1974) Das Schilfrohr. *Die Binnengewässer* 27: 1-302.
- Scherföse, V. (1990) Salz-Zeigerwerthe von Gefasspflanzen der Salzmarschen, Tideröhrichte und Salzwassertümpel an der Deutschen Nord- und Ostseeküste. *Jb. Nieders. Landesamt Wasser u. Abfall, Forsch.stelle Kuste* 39: 31-82.
- Seidel, K. (1955) Die Flechtbinse. *Die Binnengewässer* 21: 1-215.
- Shaltout, K.H., en M.A. El-Sheikh (1991) Gradient analysis of canal vegetation in Nile delta region. *Feddes Repertorium* 102: 639-645.
- Shannon, M.C., C.M. Grieve, en L.E. Francois (1994) Whole-plant response to salinity. In R.E. Wilkinson (ed ): *Plant-environment interactions*. New York: Dekker, pp. 199-244.
- Sharaf El-Din, A., H.F. El-Kady, en Y. Sodany (1993) Gradient analysis of the common species in the saline and marshy habitats in the Nile Delta. *Feddes Repertorium* 104: 387-394.
- Shay, J.M., en T.S. Shay (1986) Prairie marshes in Western Canada, with specific reference to the ecology of five emergent macrophytes. *Canadian Journal of Botany* 64: 443-454.
-

---

Sinicrope, T.L., P.G. Hine, R.S. Warren, en W.A. Niering (1990) Restoration of an impounded salt marsh in New England. *Estuaries* 13: 25-30.

Slager, H. (1993) Het onderzoek naar de abiotische ontwikkelingen op de oevergebieden in het Volkerak/Zoommeer in 1990 en 1991 Intern rapport. Lelystad: Rijkswaterstaat (Flevoland). pp. 1-37.

Slim, P.A., en P. Oosterveld (1985) Vegetation development on newly embanked sandflats in the Grevelingen (The Netherlands) under management practices. *Vegetatio* 62: 407-414.

Spaans, B., en P. Esselink (1993) Vegetatiesuccessie in het Volkerak-Zoommeer in de eerste vijf jaar na afsluiting. *De Levende Natuur* 6: 210-216.

Steward, G.R., F. Larher, I. Ahmad, en J.A. Lee (1977) Nitrogen metabolism and salt-tolerance in higher plant halophytes. In R.L. Jefferies en A.J. Davy (eds): *Ecological processes in coastal environments*. Oxford: Blackwell, pp. 211-228.

Ter Heerdt, G.N.J. (1993) Zaadvoorraad in de bodem van open water in het oostelijk peilgebied van de Oostvaardersplassen. *Flevoberichten* 341: 1-71.

Ter Heerdt, G.N.J., en H.J. Drost (1994) Potential for the development of marsh vegetation from the seed bank after a drawdown. *Biological Conservation* 67: 1-11.

Ungar, I.A. (1974) Inland halophytes of the United States. In R.J. Reimold en W.H. Queen (eds): *Ecology of halophytes*. New York: Academic Press, pp. 235-294.

Van Der Meijden, R. (1990) *Flora van Nederland*. Groningen: Wolters-Noordhoff. pp. 1-662.

Van Der Toorn, J. (1966) Advies over de in Oostelijk Flevoland te oogsten hoeveelheid rietzaad bestemd voor uitzaai in Zuidelijk Flevoland. *Interne nota RIJP* 20: 1-7.

Van Der Toorn, J. (1972) *Variability of Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steudel in relation to the environment*. Thesis Rijksuniversiteit Groningen. Groningen: RUG, pp. 94-111.

Van Der Velden, J.A., H. Smit, C.M. Iedema, en W. Oorthuijsen (1992) De ontwikkeling van de oeverzone bij verschillende peilbeheersalternatieven in het Volkerak-Zoommeer. Dordrecht: RIZA (Zeeland). pp. 1-23.

Van Noordwijk-Puijk, K., W.G. Beeftink, en P. Hogeweg (1979) Vegetation development on salt-marsh flats after disappearance of the tidal factor. *Vegetatio* 39: 1-13.

Waisel, Y. (1972) *Biology of Halophytes*. New York/London: Academic Press. pp. 1-395.

Walker, B.H., en R.T. Coupland (1970) Herbaceous wetland vegetation in the aspen grove and grassland regions of Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 48: 1861-1878.

---

Weeda, E.J., R. Westra, C.h. Westra, en T. Westra (1994) Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties 5. Amsterdam: IVN. 1-400.

Westhoff, V., C.G. Van Leeuwen, en M.J. Adriani (1961) Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. *Jaarboek Wetensch. Gen. Goeree en Overflakkee* 15: 47-92.

Whigham, D.F., T.E. Jordan, en J. Miklas (1989) Biomass and resource allocation of *Typha augustifolia* L. (Typhaceae): The effect of within and between year variations in salinity. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 116: 364-370.

Wilcox, D.A. (1986) The effects of deicing salts on vegetation in Pinhook Bog, Indiana. *Canadian Journal of Botany* 64: 865-874.

Zuur, A.J. (1948) Stuiven bij marine gronden. *Maandblad Landbouwwor-lichting* 5: 518-522.

Zuur, A.J. (1961) Initiële bodemvorming bij marine gronden. *Mededelingen Landbouwhogeschool en opzoekingsstations Staat Gent* 26: 7-33.

---

---



---

In de reeks "Planten in de Peiling" is verschenen:

- RIZA nota 95.037. VULINK, J.Th., en H. COOPS. Projectplan "Planten in de Peiling" - Ontwikkeling van oeverplanten in het Volkerak Zoommeer onder invloed van peilbeheer -. Lelystad, 1995.