



Investeringsimpuls riet

Raymond Jongschaap, Leontine Colon & Oene Dolstra

Inhoudsopgave

	pagina
1. Inleiding	1
2. Agronomische karakteristieken van riet (<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steudel)	3
2.1 Algemene beschrijving	3
2.1.1 Ecologie	3
2.1.2 Chemische samenstelling en verteerbaarheid	3
2.1.3 Tolerantie	4
2.1.4 Management	6
2.1.5 Economie	7
2.1.6 Energieproductie	7
2.2 Gebruik	8
2.2.1 Voor de oogst	8
2.2.2 Na de oogst	8
2.3 Productie van riet	9
2.3.1 Potentie en vereisten	9
2.3.2 Watergebruik	9
2.3.3 Stikstofeffecten	9
2.3.4 Fosfaat effecten	10
2.3.5 Effecten van gewasresten en bladafval	10
2.3.6 Effecten van zoute milieus	11
2.3.7 Massale afsterving ('die-back')	11
2.4 Opname van nutriënten	12
2.4.1 Stikstof en fosfaat	12
2.4.2 Filtercapaciteit	12
3. Genetische variatie van riet	15
3.1 Taxonomie en geslachtelijke voortplanting van riet	15
3.2 Genetica van riet	16
3.3 Genetische diversiteit	17
3.4 Merkers en genetische kaarten	18
3.4.1 Isozymen	18
3.4.2 DNA-merkers	18
3.4.3 Genetische kaarten	19
3.5 Genetische variatie in riet voor resistentie tegen ziekten en plagen	20
3.6 Genetische variatie in riet voor groei en opname van mineralen	20
3.7 Perspectieven van veredeling van riet voor helofytenfilters	22
4. Conclusies en aanbevelingen	25
5. Referenties	27

1. Inleiding

Riet (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel) geniet in Nederland vooral bekendheid als oevergewas dat als voornaamste functie het verfraaien van het landschap lijkt te hebben. Maar riet heeft vele facetten en meerdere functies, zoals het herbergen van waterdieren, (broedende) vogels en het beschermen van oevers tegen de krachten van het water. Van alle functies die aan riet toegedicht kunnen worden in het Nederlandse klimaat is de teelt ervan met de daarbijbehorende productiecapaciteit en additionele effecten wel het sterkst onderbelicht.

Door het lange groeiseizoen van riet in Nederland (maart-oktober) en de vlotte start die het gewas in het begin van het nieuwe groeiseizoen heeft door het aanboren van reserves die aan het einde van het groeiseizoen ervoor zijn opgeslagen in ondergrondse delen, kan het gewas veel biomassa produceren en absorbeert het daarbij grote hoeveelheden stikstof (N) en fosfaat (P), maar ook zware metalen die een belastend effect op het milieu zouden kunnen hebben. De teelt van riet heeft een groot effect op de waterhuishouding in de bodem, doordat het bij de groei grote hoeveelheden water verdampt die op die manier aan het natte milieu onttrokken worden. Daarbij weet riet zich te handhaven onder verschillende en (extreem) variërende omstandigheden die voor veel andere gewassen een grote groeireductie zouden kunnen opleggen, of zouden kunnen leiden tot afsterving. Daarbij lijkt riet ook immuun tegen veel soorten biotische en abiotische stress. Dit zijn allemaal nuttige kenmerken voor een gewas dat relatief weinig management vergt en lijkt te kunnen presteren onder uiteenlopende omstandigheden.

Het doel van deze literatuurstudie is tweeledig: a) om riet als productief gewas te waarderen op agronomische kenmerken en te zoeken naar genetische variatie van die kenmerken die de teelt economisch en maatschappelijk verhogen, en b) om de hierboven genoemde kenmerken te kwantificeren voor Nederlandse of West-Europese omstandigheden. Het onderzoek geeft aan wat er van de teelt van riet verwacht mag worden en wat de mogelijkheden zijn voor het verbeteren hiervan, door gebruik te maken van de aanwezige genetische variatie. De ontwikkeling van deze expertise is zeer bruikbaar in een vernattend Nederland omdat het een aanvaardbaar en compleet alternatief biedt voor vernattende zones in Nederland.

2. Agronomische karakteristieken van riet (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel)

2.1 Algemene beschrijving

Riet (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel (Clayton, 1968); Gramineae; Engels: common reed; Duits: Schilf; Frans: Le roseau; synoniem: *Phragmites communis*) is een wereldwijd verspreide plantensoort die groeit in zoet en brak water. De planten, die tot 6 meter hoog kunnen worden, vormen dichte vegetatiematten waarin dode stengels lang aanwezig blijven, zodat andere plantensoorten zich niet in rietvelden kunnen vestigen en rietvelden typische monoculturen zijn. De bladeren zijn plat, glad en 15-60 cm lang en 1-5 cm breed. De open aar die zich aan het uiteinde van de stengel bevindt is paarsachtig of donkerrood, met een vlagachtig uiterlijk (Tothill en Hacker, 1973). Riet is in staat om korte periodes van droogte te overleven en is dus goed aangepast aan gebieden met wisselende waterstanden.

De plant is meerjarig en verspreidt zich zowel vegetatief, via snel groeiende rhizomen, als generatief, via zaad.

2.1.1 Ecologie

Riet is van oorsprong een gewas uit het moeras en gedijt het best onder zeer vochtige omstandigheden. Riet groeit in moerassen, langs de oevers van rivieren, beken, kreken, kanalen, meren, vijvers, dijken en in natte graslanden. Riet als onkruid is lastig te bestrijden doordat het rhizoom stolonen vormt die langer kunnen worden dan 10 m. Riet groeit het best op stevige minerale kleigronden en tolereert gematigde zilte waterspiegels die fluctueren van 15 cm onder tot 15 cm boven het maaiveld. Het overleeft droogtestress totdat de bodem uitdroogt. Riet wordt niet vaak gezaaid, het komt van nature voor en vermeerdert zichzelf. Riet is een rechtopgaande plant, waardoor het voor grazers gemakkelijk is de smalle bladeren weg te eten. Het kan echter niet goed tegen langdurige en zware begrazing. Riet kan goed tegen afbranden als het waterniveau zich boven het grondniveau bevindt, maar branden is niet noodzakelijk vanuit managementoogpunt. Riet groeit onder een reeks van natuurlijke omstandigheden; van koele gematigde steppes tot natte tropen en van droge tropische woestijnen tot zeer vochtige streken. Van riet is bekend dat het goed groeit bij een jaarlijkse regenval van 310 tot 2410 mm, jaarlijkse temperaturen variërend van 6.6 tot 26.6 °C en een pH tussen 4.8 en 8.2 (Duke, 1978; Duke 1979).

2.1.2 Chemische samenstelling en verteerbaarheid

Riet heeft een goede voederwaarde, maar wordt hard en onverteerbaar als het afrijpt. Riet bevat (per 100 g droge stof): 415 kilocalorieën, 10,6 g proteïnen, 2,1 g vet, 72,7 g koolhydraten, 31,9 g vezels, 14,6 g as, 480 mg calcium, 60 mg P, en 130 mg magnesium. Bladeren bevatten (per 100 g droge stof): 17,1 g proteïnen, 3,5 g vet, 63,7 g koolhydraten, 27,4 g vezels, and 15,7 g as. Stengels bevatten (per 100g droge stof): 4,8 g proteïnen, 0,8 g vet, 90,0 g koolhydraten, 41,2 g vezels en 4,4 g as. Volgens Hagers Handboek (List and Horhammer, 1969–1979), bevat het verse bovengrondse deel 5,15 mg vitamine A per 100 g en 91,1 mg vitamine C en ook vitamine B1 en B2. Het rhizoom bevat (per 100 g droge stof): 5,3% vocht; 5,2% stikstofhoudende verbindingen; 0,9% vet; 50,8% NFE, 32% ruwe vezel; 5,2% sucrose; 1,1% gereduceerde suikers; en 5,8% as (rijk aan silicaten). Tevens bevat het rhizoom 0,1% asparagine. Riet is rijk aan pentosanen die gebruikt kunnen worden voor de productie van furfural; knopen en bladschijven leveren 6,6% en de ondergrondse delen leveren meer dan 13% furfural. De pentosan-inhoud neemt toe gedurende het groeiseizoen en is maximaal als het gewas rijp is. Riet kan ook gebruikt worden voor de vervaardiging van alcohol, voedergist en melkzuur. Jonge spruiten bevatten (per 100g droge stof): 11,4% proteïnen; 2,3% EE; 43,1% koolhydraten; 31,05% ruwe vezels; 10,8% minerale delen (met hoog silicium); 0,94% calcium

(CaO); en 0,39% fosfaat (P₂O₅). Ook bevat riet was en een saponine-verbinding. De bladeren van riet hebben een hoog gehalte aan vitamine C (ascorbinezuur; 200 mg per 100 g versgewicht) (List en Horhammer, 1969-1979).

2.1.3 Tolerantie

Zuurgraad en hoge pH

Riet groeit goed bij een pH tussen de 4.8 en 8.2 (Duke, 1978; Duke 1979)

Biotische stressfactoren

Omdat riet zo wijdverspreid voorkomt, is een groot aantal schimmels bekend dat voorkomt op riet, maar geen van de publicaties vermeldt grote schade aan het gewas. De volgende schimmels zijn gerapporteerd: *Belonioscypha vexata*, *Belonopsis excelsior*, *Bispora hamonis*, *Chaetomella atra*, *Cladosporium herbarum*, *Clasterosporium lindavianum*, *Claviceps purpurea*, *C. microcephala*, *Coniosporium arundinis*, *C. sorghi*, *Cyphella capula*, *Dinemasporium strigosum*, *Diplodina arundinacea*, *D. donacina*, *Epicoccum neglectum*, *Fomes fomentarius*, *Fusarium graminearum*, *Graphyllum dakotense*, *G. graminis*, *G. manitobiense*, *Hadrotrichum phragmitis*, *Helminthosporium fusiforme*, *Helotium robustius*, *Hendersonia arundinacea*, *H. fuckelii*, *H. graminicola*, *H. phragmitis*, *Hymenella arundinis*, *Lachnum acutipilum*, *Leptosphaeria arundinaceae*, *L. culmifraga*, *L. donacina*, *L. littoralis*, *L. phragmiticola*, *Leptostroma phragmitis*, *Lophiostoma arundinis*, *Lophodermium arundinaceum*, *Melaconium echinosporum*, *M. sphaerospermum*, *Melanopsamma pomiformis*, *Meliola arundinis*, *Microdiplodia machlaiana*, *Mollisia arundinacea*, *M. riparia*, *Napicladium arundinaceum*, *Nervossia iowensis*, *Papularia sphaerosperma*, *Phyllosticta phragmitis*, *Piricularia grisea*, *Pirostoma circinans*, *Placosphaeria dothideoides*, *P. rimosa*, *Pleospora adscodita*, *Pseudographis phragmitis*, *Puccinia argentea*, *P. isiacea*, *P. invenusta*, *P. magnusiana*, *P. phragmitis (rubella)*, *P. trabutii*, *Pythium debaryanum*, *P. ultimum*, *Rhabdospora arundinis*, *Rhopoglyphus clavispurus*, *Scirrhia ramosa*, *Scolecotrichum graminis*, *S. maculicola*, *Selenophoma donacis*, *Sphaerella phragmitis*, *Stagonospora arenaria*, *S. dolosa*, *S. neglecta*, *S. graminella*, *S. simplicior*, *S. vexata*, *Tapesia hydrophila*, *Teichospora phragmitis*, *Torula herbarum*, *Trichobelonium kneiffii*, *Uromyces blandus*, *Ustilago grandis*, *U. hypodytes*, *Volutella therryana*.

Van der Toorn (1972) vermeldt dat in Nederland de schimmel *Ustilago grandis* nogal schadelijk is voor riet. Veel schimmelziekten van riet zijn beschreven in het overzicht van Tewksbury *et al* (2002), die wereldwijd hebben gezocht naar geschikte ziekten en plagen voor biologische bestrijding van onkruidriet in de VS. Hoewel ze veel andere roesten en bladvlekkenziekten noemen, zeggen ze niets over de schade die ze doen.

Riet wordt wereldwijd belaagd door minstens 164 verschillende soorten insecten en 7 soorten mijten, waarvan ruim eenderde deel sterk gespecialiseerd is op riet. Ook de nematode *Subanguina radicolica* is uit riet geïsoleerd. De meeste belagers tasten blad en stengels aan, terwijl aantasting van de rhizomen minder vaak voorkomt (Tewksbury *et al*, 2002). In totaal 26 soorten insecten en mijten zijn in Noordwest Europa sterk gespecialiseerd op riet (Tschamtko, 1999). Onder de 26 soorten zijn er 14 die zelfstandig riet kunnen aanvreten (primaire plagen). De meeste zijn stengelboorders (Tabel 3).

De schadelijkste dierlijke belager van riet in Nederland en Duitsland is de stengelboorder *Archanara geminipunctata* (Van der Toorn, 1972; Mook en van der Toorn, 1985; Tschamtko, 1999). Deze vlinder legt haar eieren in de zomer op groene rietstengels. De eieren komen pas in mei van het volgende jaar uit en de jonge rupsen kruipen naar jonge scheuten die ze binnendringen (Mook en van der Toorn, 1985). De schade kan daarom worden verhinderd door riet jaarlijks te maaien (Van der Toorn, 1972). Stengelaantasting door rupsen van deze nachtvlinder verschaft 11 andere soorten insecten en mijten een toegangsweg.

Van zeven andere insectensoorten ondervindt riet ook veel schade: de stengelboorders (rupsen) *Arenostola phragmitidis* en *Arenostola unicolor* en de maden van de vlieg *Platycephala planifrons* zijn erg schadelijk voor stengels. De rhizomen kunnen sterk worden aangetast door rupsen van de vlinders *Chilo phragmitella* (syn: *Chilo*

phragmitellus), *Rhizedra lutos*a, *Phragmataecia castaneae* en *Schoenobius gigantella* (Tewksbury et al, 2002). Eén ervan, *Chilo phragmitella*, werd in Duitsland op alle onderzochte plaatsen gevonden.

Tabel 3. De belangrijkste monofage insecten op riet.

Lepidoptera (vlinders)	
Archanara geminipunctata (Noctuidae)	Tscharntke, 1999; Tewksbury et al, 2002
Arenostola phragmitidis (Noctuidae)	Tewksbury et al, 2002
Arenostola unicolor (Noctuidae)	Tewksbury et al, 2002
Chilo phragmitella (Pyralidae)	Tscharntke, 1999; Tewksbury et al, 2002
Rhizedra lutosa (Noctuidae)	Tewksbury et al, 2002
Phragmataecia castaneae (Cossidae)	Tewksbury et al, 2002
Schoenobius gigantella (Pyralidae)	Tewksbury et al, 2002
Diptera (vliegen en muggen)	
Platycephala planifrons (Chloropidae)	Tscharntke, 1999; Tewksbury et al, 2002

Rhizomen van riet kunnen ook worden aangetast door de bladkever *Donacia clavipes* (Coleopterae, Chrysomelidae) en vervolgens vollopen met water waardoor ze afsterven (Ostendorp, 1993).

Op riet zijn ook enkele cicaden van het geslacht *Chloriona* gespecialiseerd (Gillham en de Vrijer, 1995), maar hiervan is niet bekend of ze veel schade veroorzaken.

Rietbestanden vertonen hoge dichtheden van plaaginsecten: van elke onderzochte scheut waren gemiddeld twee internodiën aangetast door twee verschillende soorten. De jonge stengeltoppen zijn het meest aantrekkelijk voor deze plaaginsecten. Aangetaste stengels vormen meerdere nieuwe zijscheuten (Tscharntke, 1999).

De galmug *Giraudiella inclusa* en de galvliegen *Lipara similis* en *Lipara lucens* kunnen ook een positief effect op de groei hebben doordat ze verlenging of verhoging van het aantal internodiën veroorzaken (Tscharntke, 1999).

Tenslotte wordt riet aangevreten door enkele zoogdieren zoals de beverrat (*Myocastor coypus*), de waterrat (*Arvicola amphibius*) en het damhert (*Dama dama*) (Haslam, 1972).

Herbiciden

In de VS wordt onkruidriet zowel mechanisch als chemisch bestreden. Voor de effectiviteit van het herbicide is het noodzakelijk dat het riet minimaal 1 m hoog is voordat er gespoten wordt. Er wordt twee of drie keer met Dalapon gespoten met een tijdsinterval van 10 dagen en een dosering van 5,5 kg ha⁻¹. Er is gerapporteerd dat een bespuiting met Dalapon van 8,5 kg ha⁻¹ samen met 2,8 l Amitrol als combinatie een goede bestrijding van riet geeft. Amitrol in een dosering van 12 l ha⁻¹, en toegepast vlak voor de bloei (wanneer het riet ongeveer 2-3 m hoog is) kan succesvol zijn, maar dat is niet gegarandeerd. Kleine oppervlaktes riet kunnen behandeld worden met hoge doseringen Dalapon of Bromacil (17 kg ha⁻¹) om een groot gedeelte van de ondergrondse stolonen te bestrijden, maar de hoge kosten en het gevaar voor andere landbouwgewassen verhinderen toepassing van hoge doseringen. Chemische bestrijding zou bij voorkeur moeten plaatsvinden als landbouwgronden braak liggen en er minder gevaar is voor andere gewassen (Linedale, 1974).

Afbranden

Riet kan goed tegen branden als de waterspiegel zich boven het grondoppervlak bevindt. Branden is echter vanuit managementoogpunt niet noodzakelijk.

Overstroming

Riet kan goed tegen overstromingen, en prefereert wisselende waterstanden boven continue natte omstandigheden, (Linedale, 1974). Het groeit het best bij waterspiegels die fluctueren tussen 15 cm onder en 15 cm boven het maaiveld (Leithead *et al.*, 1971).

Vorst en kou

Riet is een meerjarig gewas en overleeft lage temperaturen en vorst door koolhydraten en nutriënten op te slaan in het rhizoom onder het water- en bodemoppervlak. Vroege kou in de herfst die optreedt voordat het translocatieproces is afgelopen, heeft een nadelig effect op de groei omdat één van de functies van het rhizoom is om het gewas in de lente van extra koolhydraten te voorzien, en deze functie minder wordt als het rhizoom te klein is.

Zoutschade

Riet vertoont enige mate van zouttolerantie en groeit in brak water beter dan in zout water.

Onkruiden

Riet kan de competitie met onkruiden goed aan en wordt zelf eerder als onkruid gezien. Riet staat er om bekend dat het gemakkelijk vanuit moerasgebieden de omliggende landerijen binnendringt en jonge planten van andere gewassen overwoekert als er niet tegen wordt opgetreden. Het agressieve rhizoom, het grote competitievermogen en de goede respons op bemesting vormen grote problemen bij de ongewilde verspreiding van riet (Linedale, 1974).

2.1.4 Management

Cultuur

Het komt (nog) maar weinig voor dat riet geteeld wordt, anders dan op kleine oppervlakten als helofytenfilter of als siergewas in parken en tuinen. Rietvelden kunnen aangelegd worden door het planten van zaad, jonge rietplanten (zaailingen), of wortelende stolonen. Het blad van riet blijft groen totdat het gaat vriezen. Nieuwe scheuten groeien uit knoppen aan de knopen van oude stengels, stolonen of het rhizoom.

Bemesting

Riet wordt normaal gesproken niet bemest, maar rietproductie wordt beïnvloed door hoge of lage nutriëntenbeschikbaarheid, vooral stikstof. Fosfaat in zowel hoge als lage concentraties lijkt rietproductie weinig te beïnvloeden.

Oogst

Om de duurzame productie van riet te maximaliseren zou niet meer dan 50% van de jaarlijkse rietproductie geoogst moeten worden (Allirand en Gosse, 1995). Oogst na translocatie van nutriënten naar het rhizoom geeft het riet de kans om nog voldoende reserves op te slaan voor het volgende groeiseizoen. Een optimale waterbeheersing die er voor zorgt dat het waterniveau niet te laag wordt, maar zeker ook niet te hoog, verhoogt de gewasproductie. De rechte holle stengels worden in de herfst geoogst.

Begrazing

De rechtopgaande stengels van riet met de afhangende bladeren zorgen ervoor dat grazende dieren gemakkelijk alle bladeren kunnen opeten. Riet kan niet goed tegen zware, voortdurende begrazing. Om de productie van riet te maximaliseren zou niet meer dan 50% van de jaarlijkse rietproductie begraasd moeten worden tijdens het groei-seizoen. Het is echter onduidelijk hoe dit in de praktijk kan worden gerealiseerd.

2.1.5 Economie

Recente gegevens over de kostprijs en de marktwaarde van riet zijn niet voorhanden, zodat daarover niets gezegd kan worden.

2.1.6 Energieproductie

Rietmoerassen in Europa produceren ca. 7.5–13.0 t ha⁻¹ j⁻¹. Volgens de Phytomass-bestanden (Duke, 1981), varieert de jaarlijkse biomassa-productie van riet tussen de 40 en 63 t ha⁻¹. Dit is even groot als of zelfs groter dan de productie van grasland. De opname van stikstof en fosfaat (N en P) is zelfs twee- tot driemaal zo hoog. Olde Venterink *et al* (2003) hebben hierin ook de denitrificatie door vrijlevende bacteriën, bacteriën in de ondergelopen bodem en aan de planten vastgehechte bacteriën meegenomen, en vonden dat de denitrificatie in riet 35% hoger was dan in grasland. Hierdoor heeft de aanwezigheid van riet in watergangen een positief effect op de waterkwaliteit stroomafwaarts.

Tabel 2.1. Vergelijking tussen een aantal energiegewassen dat onder natte omstandigheden geteeld kan worden en twee energiegewassen voor teelt onder droge omstandigheden (bronvermeldingen in paragraaf 2.3).

	Gras	Riet	Wilg	Koolzaad	Miscanthus
<i>Dichtheden</i>					
Plant patroon (m ²)	0.01 x 0.01	0.1 x 0.1	2.0 x 1.5	0.1 x 0.1	1.0 x 1.0
Aantal (in 1000 pl ha ⁻¹)		1000 - 4000	4-20	1000-3000	10-40
<i>Potentiële drogestofproductie (t ha⁻¹ jaar⁻¹)</i>					
Totale biomassa	15-20	40-60	15-20	8-10	10 - 20
Oogstbaar (bovengronds)	15	40	5 - 15	2 - 5	10 - 20
<i>Energie</i>					
Energiewaarde bij verbranding (GJ t ⁻¹)	15	17	16	12	15
Energie (GJ ha ⁻¹ jaar ⁻¹)	225	680	240	60	300
Oppervlakte (ha 250 GJ ⁻¹ jaar ⁻¹)	1.11	0.37	1.04	4.16	0.83
<i>Tolerantie</i>					
Droogte	++	- ²	+++	+	++
Waterverzadiging	++	+++	+	--	-
Zout	+	+	-	-	-
Verontreiniging		++	+/-	-	

¹ Een gemiddeld huishouden in Nederland bestaat uit ca. 2.5 personen (CBS, 1999) en gebruikt ca. 250 GJ jaar⁻¹, inclusief indirecte energie (RIVM, 2000).

² Riet kan juist wel goed tegen korte periodes van droogvallen.

2.2 Gebruik

2.2.1 Voor de oogst

Riet stabiliseert en beschermt oevers in natuurgebieden tegen erosie door wind en water. Verder zijn rietvelden belangrijk voor het wild, doordat ze bescherming bieden aan (broedende) vogels en andere dieren.

2.2.2 Na de oogst

Riet staat bekend als een kwalitatief hoogwaardig voedergewas dat vooral in voorjaar en zomer gegeten wordt door runderen en paarden. Gedurende het groeiseizoen wordt het taaier en moeilijker verteerbaar. Dieren die alleen riet als voer binnenkrijgen zullen in de winterperiode met extra eiwitten moeten worden bijgevoerd.

Riet is een gewas met veel gebruiksmogelijkheden, waar het ook groeit, vooral in de Mediterrane regio, Noord-Afrika en in het westen van Noord Amerika.

In het verleden werden uit riet pennen gesneden om op perkament te schrijven. Tevens werden stengels gebruikt om afstanden mee te meten. In het zuidwesten van de Verenigde Staten is riet veel gebruikt als constructiemateriaal in lemen huizen. Indianen hebben stengels gebruikt voor pijlen en voor het vervaardigen van matten en netten (Leithhead *et al.*, 1971).

Tegenwoordig wordt riet veel gebruikt in Mediterrane en andere gebieden voor de vervaardiging van lemen huizen, hekken, voor pijlen en voor het weven van netten en tassen. Riet wordt ook veel gebruikt voor dakbedekking, afrastering, dikke matten, manden en sandalen. Dunne stengels worden wel gebruikt om pennen te maken, en de aren kunnen gebruikt worden om vegers en bezems te vervaardigen en als decoratiemateriaal. Jonge scheuten worden soms als groente gegeten. Rietstengels scheiden een manna-achtige substantie uit, die gegeten kan worden. Van de rhizomen en wortels van riet is bekend dat ze kunnen dienen als noodvoedsel. Riet wordt verder gebruikt als siergewas in tuinen en parken.

Hoewel rietproducten vooral lokaal erg veel gebruikt worden, zijn er maar weinig commerciële markten voor rietproducten. In Rusland worden de rhizomen geoogst en verwerkt tot zetmeel. Rietpulp is geschikt om papier te vervaardigen. Het bevat meer dan 50% cellulose en heeft vezels met een lengte van 0.8 – 3.0 mm en een diameter van 5.0–30.5 µm. Omdat riet zulke fijne vezels bevat, is het ook waardevol voor het vervaardigen van homogene constructieplaten. Bloeiende stengels bevatten geschikte vezels voor de vervaardiging van touw. In sommige landen zoals Roemenië en Polen, wordt het in grote hoeveelheden geoogst voor de papier- en chemische industrie (Cook, 1974). In Nederland wordt riet het meest gebruikt als constructiemateriaal voor dakbedekking.

Rietkwaliteit wordt door middel van verschillende factoren gekenmerkt, zoals morfologische eigenschappen: kort/lang, recht/gebogen, hard/zacht. Afhankelijk van de kwaliteit van het riet, kan het voor verschillende doeleinden gebruikt worden (Tabel 2.2).

Tabel 2.2. *Rietgebruik, karakteristieken, kenmerken en specificaties.*

Gebruik	Lengte	Kenmerk/specificatie
Dakbedekking (A-kwaliteit)	> 1.80 m	Lang, recht, kleine diameter
Dakbedekking (B-kwaliteit)	> 1.80 m	Lang, recht, kleine diameter, van bloeiende stengels
Afdek materiaal (landbouw) *1)	< 1.00 m	Kort, gemengd met onkruid
Verbranden *2)	< 1.80 m	Kort, gebogen, gemengd met onkruid
Matten (constructiemateriaal)	< 2.50 m	Voor restauratiedoeleinden

*1) *Weinig gebruikt omdat b.v. tarwestro makkelijker te verkrijgen is en goedkoper is*

*2) *Riet dat geen ander doel kan dienen, omdat het bijv. vervuild is wordt meestal verbrand*

Medicijn

Volgens Hartwell (1967–1971) wordt riet ook gebruikt als volksmedicijn tegen o.a. genitale wratten, borstverharding, borstkanker en leukemie. Van riet wordt gezegd dat het: bescherming biedt tegen infecties, tegen gif en vergiftiging, tegen zweten, vochtafdrijvend is, als antibraakmiddel dient, verkoeling geeft, sputum opwekt en de vertering verbetert. Riet zou een volksmedicijn zijn dat gebruikt wordt tegen abscessen, artritis, bronchitis, kanker, cholera, hoesten, diabetes, oedeem, plasproblemen, koorts, diarree, gewrichtspijn, bloed in de urine, bloedverlies, hik, gele koorts, leukemie, maagproblemen, reuma, pijn, dorst en tyfus.

2.3 Productie van riet

2.3.1 Potentie en vereisten

Optimumtemperaturen voor de groei en ontwikkeling van riet liggen tussen de 30-35 °C. De bovengrondse jaarlijkse productie overtreft gemakkelijk de 10 t ha⁻¹ en de ondergrondse jaarlijkse productie ligt zelfs hoger, zo tussen de 15-20 t ha⁻¹ (Kvet *et al.*, 1969; Best *et al.*, 1981; Sakurai *et al.*, 1985; Hocking, 1989; Allirand en Gosse 1995).

Rhizomen

De samenstelling van het rhizoom verandert naar gelang riet op andere hoogtes groeit. Riet dat in laaglanden groeit bevat meer zetmeel, glucose en niet-structurele koolhydraten dan riet dat groeit op grotere hoogtes. Op grotere hoogtes ligt het aandeel aan wateroplosbare niet-structurele koolhydraten hoger. Glucose- en zetmeelconcentraties nemen toe met de leeftijd van het rhizoom, onafhankelijk van de hoogte (Klimeš *et al.*, 1999).

2.3.2 Watergebruik

Evaporatie and transpiratie (evapotranspiratie) van riet dat in West-Europa groeit, kan erg hoge waarden bereiken: tussen de 10 en 15 mm d⁻¹ (Herbst en Kappen, 1999). De zuiverende capaciteiten van riet worden daarmee duidelijk, omdat de evapotranspiratie de neerslaghoeveelheid met gemak overtreft voor de meeste plaatsen op aarde.

2.3.3 Stikstofeffecten

Stikstofconcentraties in het water en het sediment waar riet in groeit variëren met de tijd door de aan- en afvoer van nitraat en ammonium van en naar andere plaatsen. Mineralisatie vormt een extra bron van stikstof voor de plant en is een functie van de hoeveelheid beschikbaar organische stof, de verdeling ervan over verschillende fracties (labiel en stabiel), bodem- en watertemperaturen, en de bodemvochtvoorziening. Riet is goed aangepast aan nutriëntenrijke omstandigheden en kan zich aanpassen aan omstandigheden waar minder of lage concentraties aan nutriënten beschikbaar zijn, door bijvoorbeeld de affiniteit voor ammoniumopname te verhogen (Romero *et al.*, 1999). De variatie in het nutriëntenaanbod komt tot uiting in het bovengrondse plantmateriaal (stengels en bladeren) en heeft daarbij een direct effect op de relatieve groeisnelheid (Romero *et al.*, 1999). De nutriëntenconcentraties in het rhizoom zijn vrij stabiel, in het bijzonder voor stikstof, zoals aangetoond in een 4-jarige rietproef in een ondiep meer met hoge nutriëntenconcentraties. Scheuten bevatten in midzomer tussen de $8 \pm 1 \text{ g m}^{-2}$ en $20 \pm 10 \text{ g m}^{-2}$ stikstof en tussen de 0.2 ± 0.4 tot $18 \pm 7 \text{ g m}^{-2}$ stikstof in de winter, terwijl het rhizoom een stabiele concentratie van $22 \pm 3 \text{ g N m}^{-2}$ in zomer en winter bevatte (Boar, 1996).

Lage en hoge stikstofbehandelingen in een kasproef met verschillende rietpopulaties (oligotroof, mesotroof, eutroof en een 'die-back'-populatie) uit heel Europa resulteerden in de volgende waarnemingen aan de groei van de gewassen (Clevering, 1998):

Groei

- De totale droge-stofproductie (g m^{-2}), het soortelijk bladoppervlak ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$) en de totale stikstofgehalte (g m^{-2}) waren positief gecorreleerd met de stikstofgift voor alle populaties.
- De totale droge-stofproductie (g m^{-2}) nam significant meer toe in eutrofe populaties dan in andere.
- De stikstoefficiëntie (g g^{-1}) was negatief gecorreleerd met de stikstofgift in alle populaties, maar gaf geen significante verschillen tussen populaties.
- Het specifiek bladoppervlak ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$) werd niet beïnvloed door de verschillende stikstofbehandelingen.

Allocatie van drogestof

- Het aantal scheuten ($\# \text{m}^{-2}$) en de rhizoomlengte (m) waren positief gecorreleerd met de stikstofgift voor alle behandelingen.
- Het aantal scheuten ($\# \text{m}^{-2}$) nam significant toe in meer oligotrofe populaties.
- De rhizoomlengte (m) nam significant minder toe in oligotrofe populaties uit Nederland, maar nam significant meer toe in oligotrofe populaties uit Tsjechië.
- De specifieke lengte van het rhizoom (cm g^{-1}) werd niet significant beïnvloed door de stikstofbehandelingen voor alle populaties.

Stikstofconcentraties

- Stikstofconcentraties (g g^{-1}) in bladeren, stengels, rhizoom en wortels waren alle positief gecorreleerd met de stikstofgift, maar er waren geen verschillen tussen de populaties.

2.3.4 Fosfaateffecten

Naast stikstof (N) is fosfaat (P) een belangrijk nutriënt voor de groei en ontwikkeling van een gewas. Massale afsterving van riet ('die-back') wordt vaak geassocieerd met eutrofe omstandigheden die ontstaan door de opeenhoping van gewasresten; bladafval en dode stengels die zorgen voor allogene organische stof; Een ongebalanceerde aanvoer van stikstof en fosfaat zou de groei en ontwikkeling van riet belemmeren. Romero *et al.* (1999) geven enkele effecten van stikstof- en fosfaattoediening bij twee fosfaatiniveaus (15 en 50 $\mu\text{mol P l}^{-1}$) en het interactieve effect met drie stikstofniveaus (50, 500 en 1000 $\mu\text{mol N l}^{-1}$):

- De fosfaatiniveaus hadden geen invloed op de droge-stofproductie.
- Hogere N/P verhoudingen in het substraat waren positief gecorreleerd met droge-stofproductie.
- Zowel N als P concentraties in de plant namen significant toe met verhoogde N concentraties in het substraat.
- N en P concentraties in de plant namen niet significant toe bij verhoogde P concentraties in het substraat.
- N/P verhoudingen (op molaire basis) waren 13,5 voor stengels, 28,0 voor bladeren en veranderden niet significant door de verschillende N en P concentraties in het aangeboden substraat.
- De opnamesnelheid V_{max} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$) van stikstof in de vorm van ammonium ($\text{NH}_4\text{-N}$) nam significant toe bij verhoogde P concentraties in het substraat.
- Wortelrespiratiesnelheden waren niet significant verschillend in de verschillende substraten.
- Bij lagere nutriëntenbeschikbaarheden nam de affiniteit toe voor de opname van ammonium stikstof.

2.3.5 Effecten van gewasresten en bladafval

Studies naar de effecten van gewasresten en bladafval (plantafval) op de groei van *Phragmites australis* populaties van verschillende oorsprong (onvruchtbare, vruchtbare en eutrofe omstandigheden) (Clevering, 1999a) en het effect van nutriënten op de groei en ontwikkeling van jonge rietplanten (Clevering, 1999b) gaven enkele interessante conclusies:

- Het type substraat waarop het riet groeide (zand of zand/plantafval) had geen effect op de totale droge-stofproductie (g m^{-2}), maar beïnvloedde wel de meeste andere gemeten plantkarakteristieken.
- Rietpopulaties die op zand/plantafval groeiden verdeelden meer drogestof naar de bladeren (g m^{-2}), hadden een toegenomen waarde voor specifiek bladgewicht (g m^{-2}) en gaven meer scheuten ($\# \text{m}^{-2}$).

- De relatieve groeisnelheid van jonge rietplanten bedroeg $0,12 \text{ d}^{-1}$ bij lage nutriëntconcentraties en $0,21 \text{ d}^{-1}$ bij hogere nutriëntconcentraties, wat resulteerde in een 6-voudige toename van de drogestofproductie bij hogere nutriëntenniveaus. Deze waarden zijn vergelijkbaar met andere monocotylen die onder natte omstandigheden groeien. Een relatieve groeisnelheid van $0,21$ benadert de maximale groeisnelheid (Grime en Hunt, 1975).

2.3.6 Effecten van zoute milieus

Riet is tolerant voor mild-zoute milieus (brak water). Relatieve groeisnelheden zijn negatief gecorreleerd met zoutgehalte in het water, maar er zijn verschillen waargenomen tussen rietvelden die waren ingezaaid en rietvelden die met rhizoomstekken waren ingeplant (Lissner en Schierup, 1997). Deze zelfde studie laat zien dat afstervingsnelheden laag zijn bij zoutgehaltes lager dan 15 ‰, maar dat deze snel en exponentieel toeneemt naar een afstervingsnelheid van 12,5% bij een zoutgehalte van 22,5 ‰.

2.3.7 Massale afsterving ('die-back')

Oorzaken en kenmerken

Massale afsterving in riet, of 'die-back', is een abnormaal en onomkeerbaar proces van spontane afname, het uiteenvallen en/of de verdwijning van een volwassen populatie van *Phragmites australis*. Verschillende studies van het fenomeen lieten zien dat antropogene invloeden zoals de afname van het waterniveau (bijvoorbeeld het onttrekken van grondwater), mechanische schade (snoei/oogst) en een excessieve ophoping van organisch materiaal geassocieerd konden worden met 'die-back' (Eureed I, 1993-1994). De groei van riet in brak water en de natuurlijke degeneratie van riet na een reeks van productieve jaren lijken 'die-back' in de hand te werken.

Eutrofiëring lijkt ook een groot effect te hebben op het voorkomen en optreden van 'die-back'. Eutrofiëring heeft vooral een indirect effect door de opeenhoping en rotting van plantafval en allogeen organisch materiaal. De directe effecten op de fotosynthese- en translocatieprocessen, of de effecten van gereduceerde porositeit van het aerenchym (luchtweefsel) in de plant zijn van minder groot belang (Van der Putten, 1997). De bijproducten die vrijkomen tijdens aërobe afbraak van plantafval en organische stof, zoals acetylzuur, zouden ook de vitaliteit van het riet kunnen aantasten (Tabel 2).



Figuur 2.1. 'Die back' in riet.

Tabel 2. Karakteristieken voor een rietpopulatie zonder "die-back" en met "die-back" van geselecteerde velden uit de UK, Denemarken, Duitsland, Tsjechië en Hongarije (Van der Putten, 1997).

	Riet zonder "die-back"	Riet met "die-back"
<i>Biometrische data</i>		
Aantal spruiten (# m ²)	114-193	<100
Bovengrondse drogestof (g m ²)	16-30	10-20
Leaf area index (m ² m ⁻²)	4.5-6.0	2.7-4.5
Dag in jaar met maximum LAI (-)	210	180
Bloei		verlaat
Fractie levend/totaal rhizoom (%)	50-60	30
Wortelstructuur	Diep, veel, groot oppervlak	Ondiep, weinig, klein oppervlak
<i>Sediment en water</i>		
[NH ₄ ⁺]/[PO ₄ ³⁻] (μmol l ⁻¹)	200/50	2200/250
[Sulfide] (mmol l ⁻¹)	0.0-0.6	1.0-4.0
Methanogenese (mol h ⁻¹ g ⁻¹)	50-80	100-150
<i>Planteigenschappen</i>		
Rhizoom CH ₄ /CO ₂ /O ₂ (%)	0.6/6.0/14.0	5.0/12.0/8.0
Anatomie van wortel/rhizoom/knop	Geen blokkades	Aerenchym blokkades
Conductiviteit gas flux naar sediment via stoppels (10 ⁻⁵ MPa ⁻¹ s ⁻¹ m ³)	40-170	0-10
N en P concentraties		10-20% hoger

2.4 Opname van nutriënten

2.4.1 Stikstof en fosfaat

Riet is in staat veel stikstof en fosfaat uit het water op te nemen en wordt daarom veel gebruikt in biologische filters, de zogeheten helofytenfilters. De opnamecapaciteit van stikstof en fosfaat neemt toe met de concentratie van deze stoffen in het water.

Het fosfaat (P) dat door middel van riet uit natte gebieden wordt onttrokken geeft een zogenaamde "S-curve" met toenemende fosfaatconcentratie in het water, met als minimum de fosfaatachtergrondconcentratie en als maximum de fosfaatvoerconcentratie (Kadlec, 1999).

2.4.2 Filtercapaciteit

De filtercapaciteit van riet hangt af van de groeisnelheid, van nutriëntenconcentraties in het water en van de snelheid waarmee het water door de rietvelden stroomt. Riet remt de doorstromingsnelheid van het water, waardoor de afzetting van deeltjes die in het water zweven wordt vergroot, evenals de contacttijd tussen de rietplant en het water. De hoogste filtercapaciteiten worden gehaald bij lagere nutriëntenconcentraties, hoewel deze concentraties niet zo laag mogen zijn dat ze de rietgroei beperken.

Het management van de rietvelden is ook van invloed op de filtercapaciteit, omdat de geoogste fractie en de oogsttiming de hoeveelheid nutriënten bepalen die binnengehaald kan worden. Ook al lijkt het aantrekkelijk om het riet te oogsten als de verschillende nutriëntenconcentraties maximaal zijn, dit wordt afgeraden als het riet de jaren erna ook nog productief moet zijn. Het riet zou onvoldoende reserves kunnen opbouwen in het rhizoom om een goede start te kunnen maken in de het nieuwe groeiseizoen.

Voor een effectieve verwijdering van nutriënten en om verzekerd te zijn van een adequate hergroei van riet na de oogst door voldoende materiaal achter te laten om reserves aan te leggen voor het volgende groeiseizoen, wordt aangeraden om twee keer per seizoen te oogsten (Hosoi *et al.*, 1998). Oogsten aan het einde van het groeiseizoen vermindert de filtercapaciteit, omdat translocatie van nutriënten naar het ondergrondse rhizoom erg hoog kan zijn, waardoor de nutriënten snel uit de bovengrondse biomassa wordt onttrokken voordat er geoogst is.

3. Genetische variatie van riet

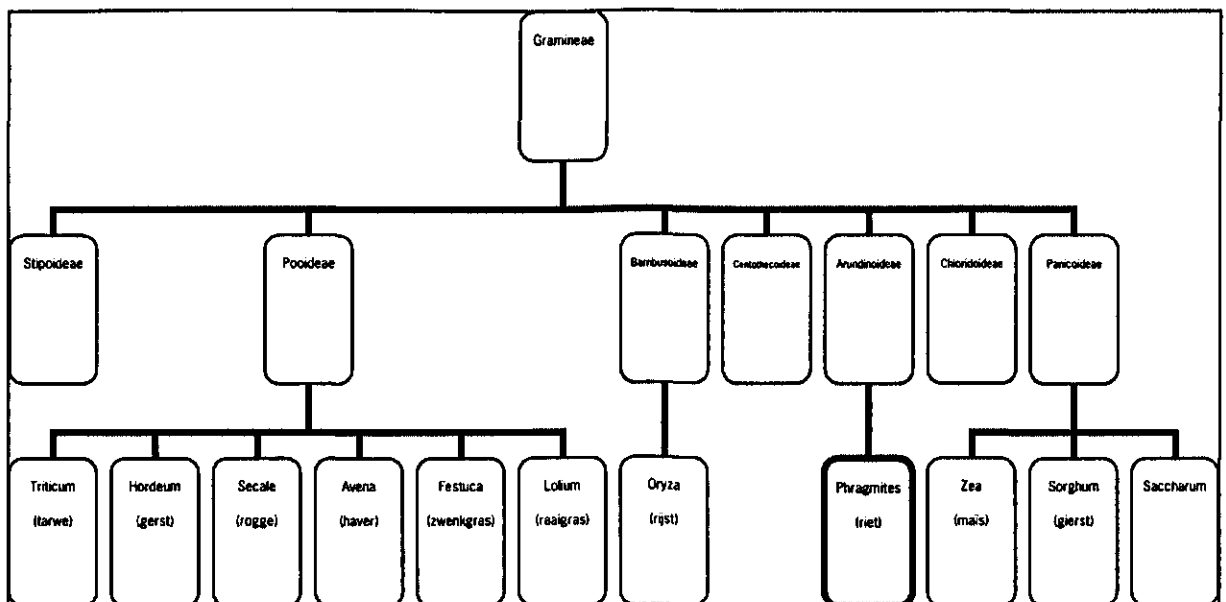
Twee belangrijke problemen, massale afsterving van riet in Europa en massale uitbreiding van onkruidriet in de VS, hebben ervoor gezorgd dat het onderwerp 'genetische variatie van riet' goed vertegenwoordigd is in de wetenschappelijke literatuur.

Massale afsterving (Engels: die-back) van riet vormt een probleem in Europese natuurgebieden, waar riet een belangrijke rol speelt in de bescherming van oevers en als broedhabitat voor vogels. Het afstervingsonderzoek heeft inzicht gegeven in de ziekten en plagen die riet aantasten, maar minder in de genetische variatie voor resistentie tegen deze ziekten en plagen.

In de Verenigde Staten en Canada heeft riet zich ontwikkeld tot een invasieve soort die andere plantensoorten dreigt te overvleugelen, door de introductie van snelgroeiende varianten waarschijnlijk vanuit Europa. Het onderzoek naar dit fenomeen levert vooral veel inzichten in de genetische variatie van riet als plantensoort, maar ook in de genetische variatie van groei-eigenschappen die ook voor toepassing in helofytenfilters relevant zijn.

3.1 Taxonomie en geslachtelijke voortplanting van riet

Riet behoort tot de grassenfamilie of Gramineae. Taxonomisch valt riet onder de subfamilie van de Arundinoideae, en daarbinnen in het tribus Arundinae.



Figuur 3.1. Taxonomische indeling van de Gramineae en de plaatsing van riet daarin. Alleen de landbouwkundig interessante geslachten zijn op de onderste rij weergegeven.

Het geslacht *Phragmites* omvat 4 soorten: *P. australis* (riet), *P. japonica* in Oost Azië, Japan en China en de tropische soorten *P. karka* en *P. mauritanus*. Analyses van opgehoopte mutaties in de verschillende vormen wijzen erop dat *P. australis* waarschijnlijk is ontstaan in Azië.

Riet heeft tweeslachtige bloeipluimen die ontstaan in juli en augustus aan planten die twee jaar of ouder zijn. Bloei en bestuiving vinden plaats van eind augustus tot eind september, zoals bij de meeste grassen met behulp van de wind

(Haslam, 1972; Richards, 2003). Riet is zelfincompatibel en dus een kruisbestuiver (Gustafsson en Simak, 1963; Haslam, 1972; Ishii en Kadono, 2002), zodat in het zaad een grote genetische variatie wordt verwacht. Riet vormt grote vegetatieve kolonies die uit een enkel genotype bestaan en dus geen zaad zetten, maar tussen aangrenzende kolonies kan volop kruisbestuiving plaatsvinden.

Zaadzetting varieert flink, afhankelijk van het weer (1-55%, Haslam, 1972), en aantasting door trips (Ishii en Kadono, 2002). Van der Toorn (1972) vond in Nederland 46 tot 81% zaadzetting in een enkel jaar. Zaadvorming verloopt beter bij droog en warm weer tijdens de bloei en bij warm weer en voldoende regen tijdens de zaadzetting (McKee en Richards, 1996). De zaden zijn eind oktober rijp. Ieder vruchtbeginsel bevat slechts één zaadknop en vormt dus maximaal één zaad (McKee en Richards, 1996). Een bloeiwijze kan tot 6000 zaden produceren, die los in de bloeiwijze zitten en dus na rijping uitvallen (van der Toorn, 1972). Ze worden door de wind verspreid en ook wel door vogels gegeten (Haslam, 1972).

Het is mogelijk riet handmatig te kruisen. Ishii en Kadono (2002) voerden kruisbestuivingen uit van ingehulde bloeipluimen die rond 50% zaadzetting opleverden. Een klein deel hiervan was mogelijk zelfbestoven, omdat niet werd geëmasculeerd en ingehulde pluimen zonder handmatige bestuiving 3-9% zaadzetting gaven.

De bewaarbaarheid van rietpollen is onbekend. De pollenbewaarbaarheid van andere grassen is slecht, het verliest doorgaans binnen een etmaal zijn kiemkracht (Fei & Nelson, 2003; Wang *et al*, 2004), en de kans is groot dat dit ook geldt voor riet. Kruisingsouders van riet moeten dus gelijktijdig bloeien om kruisingen te kunnen maken.

Helaas is niet bekend of, en in hoeverre bij riet apomixie voorkomt (Clevering en Lissner, 1999). Apomixie komt veel voor bij grassen. Daarbij groeit niet de bevruchte eicel, maar de ongereduceerde vrouwelijke gameet of moederlijk weefsel uit tot een embryo en is de zaailing genetisch identiek aan de moederplant. Dit kan de genetische variatie in zaad aanzienlijk beperken.

Goed ontwikkelde zaden kiemen over het algemeen goed (Gustafsson & Simak, 1963). Het zaad kiemt aanzienlijk beter bij 30 °C (80-90%) dan bij 10-20 °C (5%), hoewel temperatuurwisselingen tussen 10 en 20 °C de kieming wel verbeteren tot ca 100% (Van der Toorn, 1972). Kieming verloopt vlot nadat het zaad 3-4 maanden bij 3 °C is bewaard (McKee en Richards, 1996). Dat wijst erop dat het zaad mogelijk een kiemrustfase heeft die door koude doorbroken kan worden. Van zaad zonder koudebehandeling worden vaak wisselende kiemingspercentages gemeld, maar dit is nooit goed vergeleken met koude behandeld zaad. De kiemkracht van het zaad blijft ongeveer twee jaar op peil (Haslam, 1972).

Het zaad kan het beste worden uitgezaaid op vochtige, voedselrijke, kleihoudende grond in een kas, want de jonge planten hebben veel warmte nodig. Rietzaad heeft ook licht nodig om te kiemen (Van der Toorn, 1972), zodat het zaad bovenop de grond moet worden gelegd. De beste resultaten levert uitzaaien bij een toenemende daglengte, in mei, en de zaailingen kunnen na een maand buiten worden uitgeplant (Van den Berg, 1995).

3.2 Genetica van riet

Riet heeft erg kleine chromosomen met als basisgetal $x=12$. Verschillende ploïdieniveaus komen in de natuur voor, van triploïd ($2n=3x=36$), tetraploïd ($2n=4x=48$) tot octoploïd ($2n=8x=96$) (Gorenflot, 1976, 1986). De tetra- en octoploïden komen het meeste voor, waarbij de tetraploïden domineren in Europa en Afghanistan terwijl de octoploïden het meeste voorkomen in Iran en China. De invasieve varianten in de VS en Canada zijn zowel tetra- als octoploïd. De verschillende ploïdieniveaus zijn soms uiterlijk herkenbaar, maar lang niet altijd (Gorenflot *et al*, 1979).

De triploïden van riet die soms worden gevonden zijn waarschijnlijk hybriden tussen diploïde en tetraploïde ouders. Het is niet bekend of ze fertiel (zaadvormend) zijn. De hexaploïden zijn volledig mannelijk steriel door onregelmatigheden in de meiose (Gorenflot *et al*, 1990). Het bestaan van de diploïde vorm ($2n=2x=24$) is onzeker (Gorenflot *et al*, 1979), hoewel er één literatuurvermelding is van een 10-30 cm hoge diploïde plant op zoute grond in de Franse Camargue (Dykyjova & Pazourkova, 1979), die later niet meer kon worden teruggevonden (Gorenflot *et al*, 1979).

Ook aneuploïden komen voor; dit zijn genotypen met ongebalanceerde chromosoomaantallen door ontbrekende of dubbel aanwezige chromosomen. Er zijn zelfs planten gevonden met 18 chromosomen. Het ploïdieniveau van de meeste aneuploïden ligt echter rond het 4x-niveau, zodat ze enkele chromosomen meer of minder hebben dan 48 (Clevering en Lissner, 1999).

Morfologische verschillen tussen chromosomen in tetraploïden suggereren dat deze zijn ontstaan uit twee verschillende diploïde voorouders (Raicu *et al.*, 1972). De chromosomen vormen tijdens de meiose uitsluitend bivalenten, zodat we van allotetraploïden moeten spreken (Gorenflot *et al.*, 1990; Hauber *et al.*, 1991). Tetraploïd riet gedraagt zich daardoor genetisch als een diploïd met basisgetal $x=24$: op elke locus zijn maximaal twee verschillende allelen mogelijk. Studies met isozymen (Hauber *et al.*, 1991) bevestigden de disome overerving.

De octoploïden zijn ontstaan uit genoomverdubbeling van tetraploïden. Dergelijke verdubbelingen zijn bij planten niet ongevoel, omdat hogere ploïdieniveaus soms (maar niet altijd) samengaan met grotere groeikracht. Dit is over het algemeen gunstig voor vegetatieve vermeerdering, maar ongunstig voor zaadvorming, doordat onregelmatigheden in de meiose toenemen en daardoor de fertiliteit achteruit gaat. De pollenfertiliteit van riet neemt af van 90% voor 4x tot 40-80% voor 8x (Gorenflot *et al.*, 1990). Polyploidie komt daardoor vooral voor bij vegetatief vermeerderende populaties. Omdat er regelmatig nieuwe gebieden door riet worden gekoloniseerd en deze kolonisaties meestal vanuit zaad plaatsvinden, bestaat er toch een dynamisch evenwicht tussen de verschillende ploïdieniveaus.

3.3 Genetische diversiteit

De kennis over genetische variatie van riet is uitsluitend afkomstig uit vergelijkingen tussen genotypen in natuurlijke rietbestanden. Er is weliswaar één studie waarin genotypen zijn gekruist (Ishii en Kadono, 2002), maar daarin is niet gekeken naar de overerving van de verschillende eigenschappen, zodat daarover niets bekend is.

De genetica van riet is uitgebreid behandeld door Olga Clevering en Jørgen Lissner in een review uit 1999. De meeste studies van de genetische variatie van riet verschenen vanaf 1990, toen moleculaire-merkertechnieken hun intrede deden. Er zijn slechts enkele oudere studies bekend.

Verschillende merkertypes zijn toegepast op riet om een indruk te krijgen van de genetische variatie tussen en binnen rietvelden. De gebruikte merkertypes zijn isozymen, RFLPs en PCR-gebaseerde merkers als RAPDs, AFLPs en microsatellieten (SSRs).

Met dergelijke merkers werd gevonden dat rietopstanden monoklonaal kunnen zijn, maar ook kunnen bestaan uit mengsels van naast of door elkaar groeiende genotypen (Koppitz & Kühl, 2000). Waarschijnlijk hebben de mengsels een relatief groot bufferend vermogen of zijn de individuele genotypen in dergelijke natuurlijke mengsels ongeveer even competitief, want anders zou de snelst groeiende de andere verdringen.

Monoklonale kolonies kunnen zeer groot zijn (3000 m², Neuhaus *et al.*, 1993). Een monoklonale kolonie kan in stukken uiteenvallen, wanneer na 3-7 jaar de oudere rhizomen verdwijnen. Ook kunnen rhizoomfragmenten door stromend water worden meegevoerd naar andere plaatsen.

In de groeipunten kunnen zich mutaties voordoen die aanwezig blijven in alle nieuwe rhizomen die daaruit ontstaan. Vegetatief ontstane kolonies kunnen daardoor toch enige genetische variatie bevatten. Omdat de mutatiesnelheid van DNA bekend is, kan uit het aantal mutaties de leeftijd van zeer grote monoklonale bestanden worden afgeleid.

Rietzaad ontkiemt in de natuur alleen op de drogere plekken bij de oevers. In dieper water domineert vegetatieve verspreiding. Zaailingen met snelle vegetatieve vermeerdering hebben een selectief voordeel en verdringen de meeste andere zaailingen (seedling recruitment). Daardoor is er meestal duidelijk minder genetische variatie naarmate het water dieper is (Koppitz *et al.*, 1997; Koppitz & Kühl, 2000). Na afplaggen van bestaande rietvelden en ontstaan van een nieuwe rietpopulatie wordt aanvankelijk een grote genetische diversiteit gevonden (Koppitz & Kühl, 2000).

Genetisch gemengde rietopstanden zijn waarschijnlijk beter dan monoklonale opstanden aangepast aan fluctuerende milieumomstandigheden (Neuhaus *et al.*, 1993; Koppitz & Köhl, 2000). In instabiele milieus (bijv. wisselende waterstanden) is de genetische variatie relatief groot (Zeidler *et al.*, 1994). Populaties van zoetwater- en van zoutwaterhabitats verschillen relatief veel van elkaar (Guo *et al.*, 2003).

Echter, volgens Lessmann *et al.* (2001) is het fenotypische aanpassingsvermogen van een monoklonale populatie (de plasticiteit) minstens zo groot als de buffering in gemengde bestanden. Sommige rietgenotypen kunnen dus goed groeien in een veranderende omgeving. Deze genotypen worden daarop waarschijnlijk geselecteerd bij de vestiging van de kolonies uit zaad.

3.4 Merkers en genetische kaarten

Hoewel zoals gezegd verschillende merkers voor riet zijn ontwikkeld en toegepast in het onderzoek naar natuurlijke genetische variatie, zijn genetische koppelingskaarten, waarin de volgorde van de verschillende merkers en functionele genen op de chromosomen kan worden afgelezen, nog niet beschreven. De meeste merkers zijn hiervoor wel goed bruikbaar. Hieronder zullen de verschillende merkertypes daarom wat meer in detail worden beschreven.

3.4.1 Isozymen

Isozymen zijn enzymen waarvan verschillende varianten binnen een plantensoort kunnen voorkomen die met gelelectroforese gescheiden kunnen worden. Deze analyses zijn goedkoop, maar isozymen zijn minder betrouwbaar als merkers voor genetische variatie dan DNA-merkers, omdat een deel van de variatie kan voortkomen uit verschillen in genexpressie in plaats van in gensequentie (Neuhaus *et al.*, 1993). Ze hebben echter wel het voordeel boven PCR-gebaseerde DNA-merkers dat ze co-dominant en daardoor informatiever zijn, en dat ze veel allelen hebben. Isozymen worden voor genetisch onderzoek niet vaak meer toegepast, omdat er inmiddels betere (DNA) merkers zijn ontwikkeld.

Met isozymanalyse werden in een monster van 37 rietpopulaties uit de VS, langs de Golf van Mexico, in totaal 21 verschillende isozym-fenotypen geïdentificeerd. De onderzoekers gebruikten negen isozymen die door genen op 17 verschillende loci worden bestuurd. Hoewel het aantal isozym-fenotypen groot was, waren de verschillen tussen de fenotypen relatief klein. Voor vier van de negen enzymen werd helemaal geen variatie gevonden. De gemiddelde similariteit was 72%. Men neemt daarom aan dat deze fenotypen vooral zijn ontstaan door vegetatieve vermeerdering van één genotype en dat de variatie veroorzaakt is door mutaties (Pellegrin and Hauber, 1999).

In een andere studie aan acht Franse en Algerijnse rietmonsters met behulp van zes isozymen werd gevonden dat elk monster een ander fenotype bevatte. Deze fenotypen verschilden veel sterker van elkaar dan die in de Amerikaanse studie (Djebrouni, 1992). Guo *et al.* (2003) vonden met isozymen een grote genetische diversiteit binnen Chinese rietpopulaties, verzameld langs de Gele Rivier. In Europa en Azië is de genetische variatie dus veel groter dan in de VS.

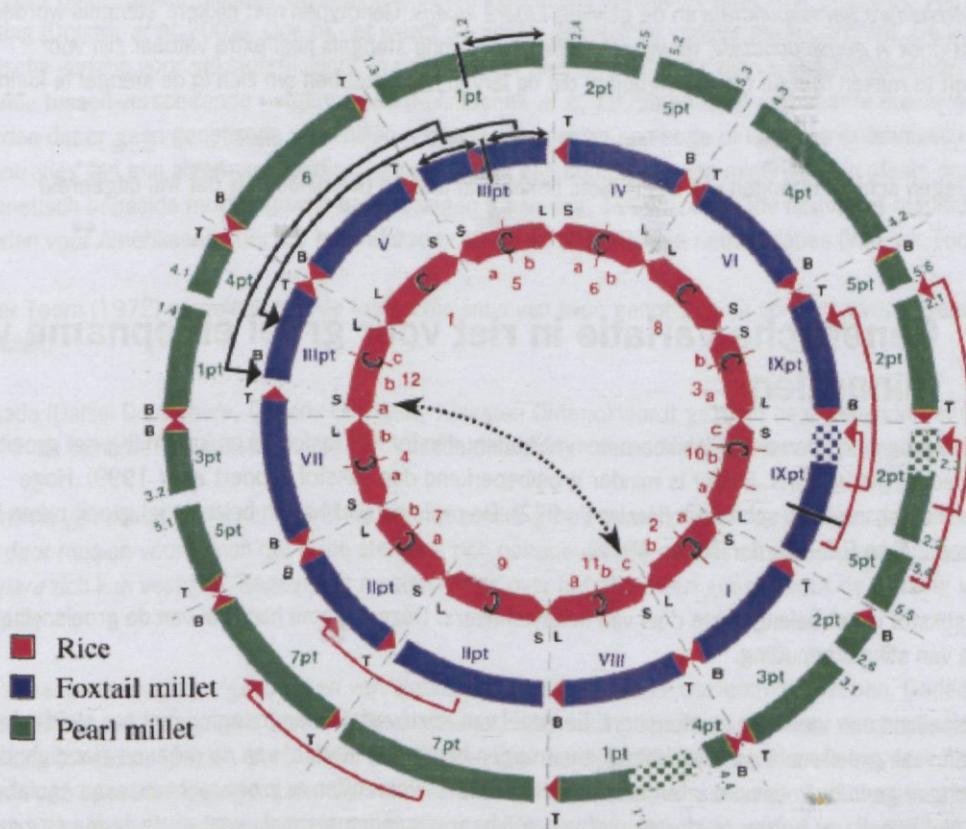
3.4.2 DNA-merkers

DNA-merkers hebben met elkaar gemeen dat ze (kleine) verschillen in DNA-sequentie kunnen aantonen. Ze worden in drie groepen onderscheiden: PCR-gebaseerde merkers (AFLPs, RAPDs), korte repeterende sequenties of microsatellieten (SSRs) en gekloneerde DNA-sequenties die als probe worden gebruikt om corresponderende sequenties aan te tonen via hybridisatie (RFLPs). Ze worden veel gebruikt om genetische koppelingskaarten te maken. Daarvoor zijn overigens splitsende kruisingspopulaties nodig. Ook voor taxonomisch onderzoek zijn DNA-merkers goed bruikbaar, om taxonomische relaties en evolutionaire geschiedenis te achterhalen (Zeidler *et al.*, 1994). Dominante merkers (AFLP, RAPD) zijn minder informatief dan co-dominante merkers (SSRs en RFLPs) en vertonen bovendien minder variatie naarmate het ploëidieniveau hoger is (Keller, 2000).

Kristin Saltonstall heeft de afgelopen jaren ten behoeve van het onderzoek naar onkruidriet verschillende moleculaire merkers ontwikkeld en gebruikt om de genetische variatie in Amerikaanse rietpopulaties te bestuderen. Twee daarvan zijn variabele noncoderende sequenties uit chloroplast-DNA die niet kunnen worden toegepast om chromosomale overerving vast te stellen. Ze zijn wel bruikbaar om de genetische diversiteit van een rietcollectie te bepalen. Binnen de soort *P. australis* kunnen met deze twee merkers tenminste 27 verschillende chloroplast-DNA-haplotypen worden onderscheiden (Saltonstall, 2002). De 10 in hetzelfde onderzoek ontwikkelde microsattelieten (SSRs) zouden wel voor onderzoek naar chromosomale overerving kunnen worden gebruikt. Ze hebben tenminste 5 tot 22 verschillende allelen per locus, samen tenminste 89 verschillende allelen.

Zeidler en coauteurs (1994) vonden bij riet uit de Zuidduitse Ammersee 15 tot 26 polymorfe banden met drie RFLP-probes waarmee ze 12 genotypen konden onderscheiden binnen 16 bemonsterde rietvelden in een gebied dat niet groter was dan 60 km². Met PCR-merkers werd in 8 grote monsters uit Duitsland, Hongarije en Denemarken gevonden dat elk monster tot een ander genotype behoorde (Koppitz *et al*, 1997).

In België werden 1000 rietplanten gegenotypeerd met behulp van AFLPs en SSRs. Uit de analyses, die nog niet in detail zijn gepubliceerd, bleek dat Vlaanderen over een ruim potentieel aan diversiteit beschikt (Lamote *et al*, 2002).



Figuur 3.2. Overeenkomsten tussen de genomen van rijst, en de sorghums 'foxtail millet' en 'pearl millet' (Uit: Devos & Gale, 2000).

3.4.3 Genetische kaarten

Riet valt onder een andere subfamilie dan enkele goed onderzochte landbouwgrassen en -granen (Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Toch zullen genetische kaarten van riet sterk lijken op de bekende genetische kaarten van verwante Gramineëën, omdat er veel structurele overeenkomsten zijn tussen de genomen van de verschillende soorten binnen deze groep (Figuur 3.2; Devos & Gale, 2000).

Tot nu toe is het meest bekend over de genen van rijst, omdat dit gewas een relatief klein genoom heeft waarvan de basenvolgorde bekend is (Goff *et al.*, 2002). Somatische hybriden van riet met rijst (*Oryza sativa*) vormden zaad en waren dus fertil (Mostageer & El Shihy, 2002), wat er waarschijnlijk op wijst dat er een behoorlijke verwantschap bestaat tussen de Bambusoideae en de Arundinoideae. Dat betekent dat we veel overeenkomsten kunnen verwachten tussen de genetische kaarten van riet en van rijst.

Koppeling van merkers en genetische variatie is de basis voor merker-gestuurde selectie. Veel kennis is er op dit punt voor riet nog niet. Er zijn echter wel aanwijzingen dat bepaalde isozymen gekoppeld zijn met groeieigenschappen die een rol spelen in de aanpassing aan specifieke groeimilieus (Djerbrouni, 1992). Een genetische kaart van riet is een belangrijk hulpmiddel voor de verdere analyse en benutting van de genetische variatie in riet. Vernoemde isozymen zouden daarmee kunnen worden gekarteerd, wat leidt tot de identificatie van bruikbare merkers voor selectiedoeleinden.

3.5 Genetische variatie in riet voor resistentie tegen ziekten en plagen

In het proefschrift van Jan Van der Toorn uit 1972 wordt genetische variatie beschreven voor resistentie tegen de stengelboorder *Archanara geminipunctata* en de galvlieg *Lipara lucens*. Genotypen met dikkere stengels worden sterker aangetast door *A. geminipunctata*, terwijl genotypen met dunne stengels juist extra vatbaar zijn voor *L. lucens*. Dit heeft te maken met de omstandigheden die de larven nodig hebben om zich in de stengel te kunnen vestigen.

Over resistentie tegen schimmelziekten van riet is niets bekend. In andere Gramineeën is dat wel uitgebreid beschreven.

3.6 Genetische variatie in riet voor groei en opname van mineralen

De groei van riet is afhankelijk van de beschikbare hoeveelheden stikstof (N), fosfor (P) en kalium (K); riet groeit dus vooral goed in voedselrijke habitats. Fosfor is minder groeibeperkend dan stikstof (Lippert *et al.*, 1999). Hoge concentraties calcium en zout zijn schadelijk (Haslam, 1972). De pH is nauwelijks van belang, riet groeit prima bij pH-waarden tussen 2,8 en 8,5 (Van der Toorn, 1972).

De opname van stikstof is het belangrijkste doel van helofytenfilters. Deze opname hangt af van de groeisnelheid en van de efficiëntie van stikstofbenutting.

Riet is qua groeisnelheid een variabele plantensoort. Een deel van deze variatie hangt samen met het ploïdieniveau, omdat polyploïden vaak groeikrachtiger zijn. Het groeivermogen hangt ook sterk af van de milieumomstandigheden, zodat in situ metingen geen betrouwbare informatie verschaffen over verschillen in groeikracht tussen populaties (Daniels, 1991). Het is ook van belang te starten met vergelijkbaar uitgangsmateriaal, want grote zaden en zware stekken leveren forsere planten en dit effect kan wel twee jaar zichtbaar blijven (Haslam, 1970).

Een beperkt aantal studies heeft verschillende herkomsten van riet onder geconditioneerde omstandigheden met elkaar vergeleken. Uit dergelijke vergelijkende studies met rietmonsters uit heel Europa is gebleken dat rietgenotypen uit noordelijke gebieden lager blijven, langere en dunnere rhizomen hebben en vroeger bloeien dan meer zuidelijke typen; ook beginnen ze al eerder in het voorjaar, bij lagere temperaturen, te groeien (Clevering *et al.*, 2001). Er is dus sprake van een genetische aanpassing aan de lengte van het groeiseizoen en mogelijk ook de lichtintensiteit.

Van der Toorn (1972) verzamelde rietrhizomen in verschillende Nederlandse gebieden en vergeleek de groei in experimenten die zes jaar duurden, lang genoeg om effecten van het uitgangsmateriaal uit te sluiten. Hij vond duidelijke en onderling gecorreleerde verschillen tussen genotypen in planthoogte, grootte en stand (hangend of rechtop) van de bloeiwijze en vorm en plaatsing van het blad. Andere morfologische eigenschappen vertoonden ook genetische variatie, die niet gecorreleerd was met de eerdergenoemde kenmerken. Al deze genotypen waren tetraploid.

Groeivermogen is een complexe eigenschap die van veel factoren afhangt, zowel van plantmorfologie en -fysiologie als van milieuomstandigheden. Een van de vele factoren die uit de plant zelf voortkomen, is de maximale fotosynthesesnelheid P_{max} , de bruto fotosynthese bij lichtverzadiging. De P_{max} varieerde bij de 4 onderzochte populaties van 17,5 tot 21,5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Lessmann *et al*, 2001). In de VS werden vergelijkbare P_{max} -waarden gevonden, ca 16 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Rickey en Anderson, 2002). De P_{max} is zelf ook afhankelijk van verschillende factoren en is daarom waarschijnlijk genetisch complex.

Riet is qua koolstofassimilatie een C_3 plant (Allirand en Gosse, 1995).

De stikstofopname van riet hangt, behalve van de groeisnelheid, ook af van de efficiëntie van stikstofbenutting.

Onderzoek door PRI laat duidelijk zien dat in grassen genetische variatie bestaat voor efficiëntie van stikstofbenutting (Dolstra *et al*, 2003). Ook bij riet wordt dergelijke genetische variatie gerapporteerd. De literatuur over genetische variatie voor stikstofefficiëntie in riet is echter niet eenduidig. Er zijn verschillen gevonden in stikstofefficiëntie tussen verschillende rietgenotypen (Rolletschek *et al*, 1999a en b). In een andere studie werd echter gevonden dat er geen genetische verschillen waren in aanpassing aan hoge of lage nutriëtniveaus (verschillende concentraties van een algemene voedingsoplossing met een combinatie van mineralen); in plaats daarvan waren er wel genetisch bepaalde morfologische aanpassingen (Clevering, 1999b). Dezelfde negatieve resultaten werden gevonden voor Amerikaanse (Rickey en Anderson, 2004) en Nederlandse rietpopulaties (Van der Toorn, 1972).

Van der Toorn (1972) vergeleek ook de fosforefficiëntie van twee genotypen en vond daarvoor evenmin significante verschillen.

In Canada (Daniel D Lefebvre, Queens University Kingston Ontario) wordt gezocht naar genen in riet die een rol spelen in de opname van stikstof en fosfaat; resultaten uit dit onderzoek zijn echter nog niet gepubliceerd.

De opname van stikstof is hoger naarmate het riet sneller groeit en wordt sterk gestimuleerd door te maaien. Ook wordt door maaien voorkomen dat dode stengels zich ophopen en de rietmat verstikken, en dat de stengelboorder *Archanara* zich kan vestigen. Regelmatig maaien is dus over het algemeen gunstig voor de werking van een helofytenfilter.

Het maaisel moet worden afgevoerd en vervolgens het liefst een nuttige bestemming hebben. Gedacht kan worden aan verwerking van de stengels tot methaan of ethanol, verbranding van biomassa voor de productie van energie, of verwerking tot vezels (papier, persplaten, textiel). Riet voor helofytenfilters moet daarom bij voorkeur geschikt zijn voor een van deze verwerkingswijzen. Vooral verbranding stelt specifieke eisen aan de biomassa. Hoge gehalten aan chloor, kalium en zwavel geven schade aan de verbrandingsoven doordat ze corrosie en de vorming van slakken bevorderen. In *Miscanthus* (Panicoideae) werd door PRI genetische variatie gevonden voor de gehalten van deze mineralen, zodat deze door veredeling verbeterd kunnen worden; hetzelfde zou in riet het geval kunnen zijn.

Riet is een warmteminnende plant en vooral de jonge scheuten van riet zijn gevoelig voor nachtvorst in het voorjaar, afhankelijk van het genotype. Een 'veen-genotype' uit de Weerribben was significant beter bestand tegen vorstschade dan een 'rivier-genotype' uit de Biesbosch. Er werd een verband verondersteld met het drogestofgehalte en de osmotische waarde (van der Toorn, 1972).

Riet is een zouttolerant gewas (Gorenflot *et al.*, 1979), dat ook in brakwater tot 12 ‰ zout nog kan groeien (Van der Toorn, 1972). Het kan kortdurende overstroming met zeewater (35 ‰ zout) overleven als de wortels en rhizomen maar in minder zout water staan, tot maximaal 20 ‰ zout (Adams & Bate, 1999).

Er zijn verschillen gevonden in zouttolerantie tussen twee verschillende rietpopulaties, opgekweekt uit zaad afkomstig uit twee rietvelden, in Spanje en Denemarken; de Deense populatie was toleranter dan de Spaanse (Lissner *et al.*, 1999a en b), maar omdat slechts één rietveld per gebied werd bemonsterd wil dat niet zeggen dat zouttolerantie in Denemarken groter zou zijn dan in Spanje. Ook in Nederlands riet zijn genetische verschillen in zouttolerantie tussen rietpopulaties gevonden (Van der Toorn, 1972). Rietgenotypen met hogere ploëdieniveaus zijn relatief gevoelig voor zoutstress (Hanganu *et al.*, 1999); wellicht speelt een rol dat de cellen in polyploïde planten vaak groter zijn.

Het mechanisme van de zouttolerantie is gelegen in het vermogen van riet om de hoeveelheid natriumionen in de stengel beperkt te houden. Dit gebeurt ofwel door te belemmeren dat zout vanuit de wortels in de stengels doordringt, ofwel te zorgen voor versnelde afvoer vanuit de stengelbasis terug naar de wortels (Matsushita en Matoh, 1991).

Riet is van nature aangepast aan hoge waterstanden en zuurstofgebrek in het wortelmilieu, door de aanwezigheid van zuurstoftransporterend weefsel (aerenchym) dat de wortels van zuurstof voorziet. Ook in *Hordeum*-soorten (gerst en verwanten) komt tolerantie voor tegen overstroming doordat de wortels aerenchym bevatten, net als de rhizomen van riet. De genetica van deze eigenschap is in riet niet goed onderzocht, maar wel in gerst. Binnen *Hordeum* worden vier verschillende basisgenomen onderscheiden, die in polyploïden in verschillende combinaties voorkomen: de I-, H-, X- en Y-genomen. De genetische aanleg voor aerenchymvorming bleek alleen aanwezig op het X- en het H-genoom (Garthwaite *et al.*, 2003). Iets dergelijks zou zich ook bij riet kunnen voordoen.

3.7 Perspectieven van veredeling van riet voor helofytenfilters

Riet voor helofytenfilters moet aan veel eisen voldoen. Het moet zich na het planten snel vestigen in het zandbed van het filter en een hoge opname hebben van stikstof, fosfor en andere mineralen. Ook moet het bestand zijn tegen vorst, droogte, milieuverontreiniging en ziekten en plagen.

Riet voor helofytenfilters wordt in Nederland momenteel geproduceerd uit stekken of zaden die in natuurlijke rietvelden verzameld worden (Van den Berg, 1995). Het werkseizoen voor de filteraanleggers loopt van maart tot oktober. Van maart tot juni werkt men met stekken, daarna uitsluitend met rietplanten die uit zaad zijn geteeld.

Genetische verbetering door plantenveredeling van riet, en onderzoek daarnaar, worden voorzover bekend (nog) niet uitgevoerd. Toch is het aantrekkelijk om de prestaties van helofytenfilters te verhogen door riet te gebruiken dat sneller groeit en meer stikstof opneemt. Ook de vorst- en droogtetolerantie van riet kan worden verbeterd. Het is niet bekend hoe groot de schade is aan helofytenfilters van de stengelboorders *Archanara geminipunctata* (zonder jaarlijks maaien) en *Chilo phragmitella* (ook met jaarlijks maaien), maar ook hiervoor zou veredeling van riet een oplossing kunnen bieden.

De mogelijkheden daarvoor zijn volop aanwezig en vooral PRI zou hiermee een snelle start kunnen maken omdat daar veel ervaring is met veredeling en genetica van andere grassen (Pooideae zoals *Lolium*, tarwe en gerst; Panicoideae zoals maïs en *Miscanthus*; Bambusoideae zoals rijst).

Het veredelingsprogramma kan worden uitgevoerd zoals dat bij andere kruisbestuivende, vegetatief vermeerderende gewassen gebruikelijk is. Uit de literatuur is het nodige bekend over genetische variatie, samengevat in dit rapport. Riet is een gewas dat zich goed laat kruisen (Ishii & Kadono, 2002). Genotypen met gunstige eigenschappen, in dit geval groeikracht, opnamevermogen van mineralen, droogtetolerantie en insectenresistentie, worden geselecteerd en met elkaar gekruist. Vervolgens worden de zaden uitgezaaid en in de nakomelingschappen nieuwe genotypen

geïdentificeerd die meerdere eigenschappen in zich verenigen en dus beter zijn dan de ouders. Dat doel wordt doorgaans niet in één enkele kruising bereikt, zodat er eerder sprake zal zijn van een verdere verbetering gedurende opeenvolgende kruisingsgeneraties.

De verbeterde genotypen kunnen voor een monoklonale beplanting worden gebruikt, maar het is ook mogelijk genotypenmengsels samen te stellen. Er kan dus ook veredeld worden op combinatievermogen speciaal voor toepassing in mengsels.

Een extra mogelijkheid die riet biedt is polyploidisering van verbeterde genotypen met als doel de groei­kracht verder te verhogen. Dat kan via protoplastenfusie of door genoomverdubbeling te induceren met chemische middelen zoals colchicine. Daarbij moet worden gewaakt voor verlies van tolerantie tegen vorst en zout, die in polyploïden soms minder sterk zijn.

Ongeacht de gekozen aanpak hangt het succes van een veredelingsprogramma sterk af van de genetische variatie die in het uitgangsmateriaal beschikbaar is. Een veredelingsprogramma van riet zou daarom moeten beginnen met het opbouwen van een collectie genotypen die een goede afspiegeling moet zijn van de wereldwijde diversiteit.

Riet is geen doelgewas van het international Plant Genetic Resources Institute IPGRI (<http://www.ipgri.cgiar.org>), dat de coördinatie verzorgt van alle collecties van landbouwgewassen wereldwijd; er is dus geen bestaande collectie waaruit kan worden geput. Wel zijn er waarschijnlijk op diverse plaatsen kleine onderzoekscollecties van rietgenotypen die verzameld zijn voor onderzoek aan taxonomie en natuurlijke genetische variatie in riet. De enige manier om hier achter te komen is de auteurs van de gepubliceerde studies aan riet aan te schrijven met een verzoek om materiaal. Enkele van deze kleine collecties zijn op het internet te vinden. Zo zijn er enkele zaadleveranciers die rietzaden leveren te vinden op www.biosalinity.org. De Royal Botanic Gardens in het Engelse Kew heeft bijvoorbeeld een minieme collectie van 2 Afrikaanse rietherkomsten (adres: Seed bank, Seed Conservation Section, Royal Botanic Gardens Kew, Wakehurst Place, Ardingly, Haywards Heath, West Sussex, RH17 6TN, UK, Tel 44-181-3325000, fax 44-181-3325069, Email: cgi702).

Een punt van overweging is of men zou moeten starten met zaden of met vegetatieve stekken. Zaden van grassen zijn over het algemeen lang bewaarbaar; onder de juiste omstandigheden (droog en koud) is dat al gauw tien jaar. Plantmateriaal moet in stand worden gehouden, hetzij in vitro hetzij als potplant, en is dus bewerkelijker. Voordeel is echter dat in de natuur verzamelde genotypen al geselecteerd zijn op groei-eigenschappen, terwijl van zaad niets bekend is. Om die reden verdient het de voorkeur met vegetatief materiaal te werken.

Binnen de op te bouwen collectie dient het zwaartepunt te liggen bij in Nederland verzameld materiaal, dat aan ons klimaat is aangepast. Ook moeten zowel tetraploïden als octoploïden voorkomen, omdat de octoploïden in het verre oosten een belangrijke genepool vormen en daarom mogelijk eigenschappen bevatten die onder de tetraploïden niet voorkomen.

De genotypen in de collectie moeten worden gekarakteriseerd voor vindplaats, ploïdieniveau, chloroplast-DNA-haplotype en een aantal moleculaire merkers. Na analyse van de herkomst- en merkerdata kunnen duplicaten worden verwijderd en witte gaten in de collectie geïdentificeerd en opgevuld. De door Saltonstall (2002) beschreven twee chloroplast-DNA-merkers en tien SSRs zijn hiervoor voldoende. Ook kan daarmee worden achterhaald of de octoploïden werkelijk een aparte genepool vormen en dus een toegevoegde waarde hebben. Uit het oogpunt van veredeling is het namelijk makkelijker met tetraploïden te werken, omdat de veredeling sneller gaat naarmate het ploïdieniveau van een gewas lager is. In dat licht is het te overwegen diploïde genotypen op te sporen of te maken via antherencultuur, mits ze fertiel zijn. Eerdere pogingen om via antherencultuur diploïden van riet te maken waren echter zonder succes (Gorenflot *et al*, 1979), zodat diploïdenveredeling misschien niet mogelijk is.

Enkele praktische zaken dienen ook nog te worden uitgezocht.

De omstandigheden die nodig zijn om rietplanten zo kort mogelijk na het zaaien in bloei te laten komen zijn onbekend. Wellicht moeten de planten gevernaliseerd (koudebehandeld) worden.

Ook is niet bekend of bij riet emasculatie noodzakelijk is om zelfbestuiving te voorkomen.

Evenmin is onderzocht hoelang het stuifmeel van riet bewaard kan worden; dit is van belang omdat kan worden verwacht dat oudergenotypen niet gelijktijdig bloeien. Over het algemeen is graspollen niet bewaarbaar; het is doorgaans na een dag al niet meer levensvatbaar. Dat betekent dat het in een kruisingsprogramma van riet noodzakelijk is de bloeiperiodes van de kruisingsouders te synchroniseren. Dat kan met daglengte- of temperatuurbehandelingen, maar deze moeten voor riet wel eerst worden geoptimaliseerd.

Zaden van grassen hebben doorgaans geen lange kiemrust en bij riet verwachten we hetzelfde. Het is mogelijk dat het zaad van riet wel beter kiemt na een kiemrustbehandeling, bijvoorbeeld koude bewaring, wat met een eenvoudig experiment kan worden uitgezocht.

Een veredelingsprogramma van riet kan worden ondersteund door de ontwikkeling van een genetische kaart en selectiemerkers die nauw gekoppeld zijn met de gezochte eigenschappen, vooral voor eigenschappen die moeilijk te fenotyperen zijn. Merkers moeten ook worden toegepast om de genetische diversiteit van het uitgangsmateriaal te onderzoeken, zodat een deel van dit werk (het opzetten van het praktische werk) toch al zou gebeuren. Veel genetische basiskennis, zoals genetische kaarten, is al aanwezig vanuit veredeling van verwante grassoorten.

Tenslotte is riet een gewas dat *in vitro* geregenereerd kan worden (Straub *et al*, 1988; Máthé *et al*, 2000; Yang *et al*, 2003), waardoor genetische modificatie tot de mogelijkheden behoort. Dat kan vooral snel resultaat geven op het vlak van insectenresistentie, door genconstructen in te bouwen voor Bt-eiwitten; dit zijn eiwitten uit de bacterie *Bacillus thuringiensis* die zeer specifiek giftig zijn voor rupsen zoals van *Chilo* of *Archanara*.

Genetische modificatie van riet is overigens alleen aan te bevelen wanneer de uitkruising van het GGO voorkomen kan worden, omdat riet in natuurgebieden een belangrijke en overal voorkomende plant is. Riet is bovendien een kruisbestuiver, zodat de kans op uitkruising van GGOs naar natuurlijke populaties groot is. Inperking van GGOs bij kruisbestuivers is alleen mogelijk indien kan worden voorkomen dat de GGO-planten fertiel zijn. Dit is echter op dit moment bij grassen nog niet mogelijk.

4. Conclusies en aanbevelingen

Riet is een gewas met veel nuttige functies zoals biomassaproductie voor energiewinning, absorptie van nutriënten en zware metalen die over het algemeen nogal ondergewaardeerd zijn. Riet wordt op dit moment nog maar op beperkte schaal toegepast in helofytenfilters voor de zuivering van afvalwater.

Riet heeft een hoge biomassaproductie door het lange groeiseizoen, de snelle start in het voorjaar vanwege reserves in het rhizoom, en de hoge lichtonderschepping. Riet past agronomisch gezien goed in vernattend Nederland (inclusief de daarbij behorende nutriëntenproblematiek). Het blijft als gewas goed presteren onder een variatie van omstandigheden (nat-droog, zoet-brak, hoog-laag nutriëntenaanbod) en abiotische en biotische stressfactoren laten de productiviteit niet dramatisch kelderen. Goed rietmanagement is nodig om het zuiveringsproces te optimaliseren.

Het is nog niet bekend of het die-back fenomeen een rol speelt of gaat spelen in Nederland.

Het riet dat in Nederland voor helofytenfilters wordt gebruikt wordt rechtstreeks uit de natuur betrokken door kleine bedrijven die het plantmateriaal opkweken en verkopen voor de aanleg van filters. Er is geen sprake van enige selectie op geschiktheid voor deze toepassing. Dat is jammer, want riet is genetisch zeer variabel en deze variatie blijft nu onbenut. Wij zien goede perspectieven om de groei-eigenschappen en waterzuiverende werking van riet door plantenveredeling flink te verbeteren. Dat zou het rendement van helofytenfilters zeer ten goede komen.

Gezien de beperkte toepassing van riet voor waterzuivering in Nederland, in ieder geval op dit moment, is veredeling van riet niet direct commercieel aantrekkelijk. De veredelingsbedrijven zullen dus niet bereid zijn hierin te investeren. Om de milieu- en economische voordelen van veredeld riet toch te verzilveren zal het daarom noodzakelijk zijn de eerste stappen van de veredeling van riet uit andere middelen te bekostigen. De ervaringen van PRI met hennep en crambe hebben uitgewezen dat een dergelijke investeringsimpuls kan leiden tot een levensvatbaar veredelingsprogramma dat vervolgens op eigen kracht verder kan. Riet zou zelfs kunnen uitgroeien tot een omvangrijk gewas als de toepassing van helofyten een grote vlucht neemt. Wij stellen daarom voor te komen tot een veredelingsplan voor riet dat in helofytenfilters wordt toegepast, in nauw overleg met de betrokken bedrijven en andere belanghebbenden

5. Referenties

- Adams, JB & GC Bate, 1999.
Growth and photosynthetic performance of *Phragmites australis* in estuarine waters: a field and experimental evaluation. *Aquatic Botany* 64: 359-367.
- Allirand, J.M. and G. Gosse, 1995.
An aboveground biomass production model for a common reed (*Phragmites communis* Trin.) stand. *Biomass and Bioenergy*, 9-6, 441-448.
- Berg, van den, G., 1995.
Vraag Naar riet stijgt. Stekken hebben voorrang op plantjes. *De Boomkwekerij* 44: 22-23
- Best, E.P.H., M. Zippin and J.H.A. Dassen, 1981.
Growth and production of *Phragmites australis* in Lake Vechten (The Netherlands). *Hydrobiol. Bull.* 15: 165-173.
- Best, E.P.H., 1987.
Data of a 3-year study on *Phragmites australis* in an outdoor hydroponic experiment in the Netherlands. Unpublished.
- Best, E.P.H., 1990.
Het gebruik van hogere waterplanten. In: *Planten in gebruik*. C.M.Karssen and H.van Ernden (eds). *Biologische Raad. Series*, 1991: 59-79.
- Boar, R.R., 1996.
Temporal variations in the nitrogen content of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. from a shallow fertile lake. *Aquatic Botany* 55: 171-181
- CBS, 1999.
Statline. Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS), The Netherlands.
- Clayton, W, 1968.
The correct name of the common reed. *Taxon* 17: 168-169.
- Clevering, O.A., 1998.
An investigation into the effects of nitrogen on growth and morphology of stable and die-back populations of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 60: 11-25.
- Clevering, O.A., 1999a.
The effect of litter on growth and plasticity of *Phragmites australis* clones originating from infertile, fertile or eutrophic habitats. *Aquatic Botany* 64: 35-50.
- Clevering, O.A., 1999b.
Between- and within-population differences in *Phragmites australis*. 1. The effect of nutrients on seedling growth. *Oecologia*, 121, 447-457.
- Clevering, OA en J Lissner, 1999.
Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*. 64: 185-208
- Clevering, OA, H Brix en J Lukavska, 2001.
Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 96: 89-108.
- Cook, C.D.K., 1974.
Water plants of the world; a manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes, Junk, The Hague, 561 p.
- Daniels, RE, 1991.
Variation in performance of *Phragmites australis* in experimental culture. *Aquatic Botany* 42: 41-48
- Devos, KM & MD Gale, 2000. Genome relationships: the grass model in current research. *The Plant Cell* 12: 637-646.
- Djebrouni, M, 1992.
Variabilité morphologique, caryologique et enzymatique chez quelques populations de *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steudel *Folia geobotanica et phytotaxonomica Praha* 27: 49-59.

- Dolstra O, C Denneboom, ALF de Vos & EN van Loo (2003)
 Marker-assisted selection in improvement of quantitative traits of forage crops. In: International Workshop 'Marker Assisted Selection: a fast track to increase genetic gain in plant and animal breeding?', October 17-18, 2003 Villa Gualino, Torino, Italy, p1-5 (<http://www.fao.org/biotech/docs/dolstra.pdf>).
- Duke, J.A., 1978.
 The quest for tolerant germplasm. p. 1–61. In: ASA Special Symposium 32, Crop tolerance to suboptimal land conditions. Am. Soc. Agron. Madison, WI, USA.
- Duke, J.A., 1979.
 Ecosystematic data on economic plants. *Quart. J. Crude Drug Res.* 17(3–4), 91–110.
- Duke, J.A., 1981.
 The gene revolution. Paper 1. p. 89–150. In: Office of Technology Assessment, Background papers for innovative biological technologies for lesser developed countries. USGPO. Washington.
- Duke, J.A., 1983.
 Handbook of Energy Crops. (unpublished).
http://www.hort.purdue.edu/newcrop/duke_energy/Phragmites_australis.html.
- Dykyova, D & Z Pazourkova, 1979.
 A diploid form of *Phragmites communis* as a possible result of cytogenetical response to ecological stress. *Folia geobotanica et phytotaxonomica* 14: 113-120.
- Eureed I, 1993-1994. :
 Eureed: Effects of interaction between eutrophication and major environmental factors on the ecosystem stability of reed vegetation in european land-water ecotones. European Committee, contract No. EV5V-CT92-0083.
- Fei, S and E Nelson 2003.
 Estimation of pollen viability, shedding pattern, and longevity of creeping bentgrass on artificial media. *Crop Science* 43: 2177-2181.
- Garthwaite, AJ, R von Bothmer en TD Colmer, 2003.
 Diversity in root aeration traits associated with waterlogging tolerance in the genus *Hordeum*. *Functional Plant Biology* 30: 875-889 (CSIRO).
- Gillham, MC, Vrijer, PWF de (1995):
 Patterns of variation in the acoustic calling signals of *Chloriona* planthoppers (Homoptera: Delphacidae) coexisting on the common reed *Phragmites australis*. - *Biol. J. Linn. Soc.* 54: 245-269.
- Goff, SA, D Ricke, T-H Lan, G Presting, R Wang, M Dunn, J Glazebrook, A Sessions, P Oeller, H Varma, D Hadley, D Hutchison, C Martin, F Katagiri, BM Lange, T Moughamer, Y Xia, P Budworth, J Zhong, T Miguel, U Paszkowski, S Zhang, M Colbert, W-L Sun, L Chen, B Cooper, S Park, TC Wood, L Mao, P Quail, R Wing, R Dean, Y Yu, A Zharkikh, R Shen, S Sahasrabudhe, A Thomas, R Cannings, A Gutin, D Pruss, J Reid, S Tavtigian, J Mitchell, G Eldredge, T Scholl, RM Miller, S Bhatnagar, N Adey, T Rubano, N Tusneem, R Robinson, J Feldhaus, T Macalma, A Oliphant, S Briggs, 2002.
 A Draft Sequence of the Rice Genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science* 296: 92-100
- Gorenflot, R, 1976.
 Le complexe polyploïde du *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. (= *P. communis* Trin.). *Bull Soc Bot Fr* 123: 261-271
- Gorenflot, R, M Sanei-Chariat Panahi & J Liebert, 1979.
 Le complexe polyploïde du *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. (= *P. communis* Trin.) en Iran. *Rev. Cytol. Biol. Végét. - Bot.* 2: 67-81.
- Gorenflot, R, 1986.
 Degrés et niveaux de la variation du nombre chromosomique chez *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 87: 53-65.
- Gorenflot, R, H Tahiri & P Lavabre, 1990.
 Anomalies meiotiques de la microsporogenèse dans un complex polyploïde: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. *Rev. Cytol. Biol. Végét. - Bot.* 13: 153-172.
- Grime, J.P. and R. Hunt, 1975.
 Relative growth-rate: its range and adaptive significance in local flora. In: *Journal of Ecology*, 63, 393-422.

- Guo, W-H, R Wang, S Zhou, S Zhang & Z Zhang, 2003.
Genetic diversity and clonal structure of *Phragmites australis* in the Yellow River delta of China. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 1093-1109.
- Gustaffson, A & M Simak, 1963.
X-ray photography and seed sterility in *Phragmites communis* Trin. *Hereditas* 49: 442-450
- Hanganu, J, G Mihail & H Coops, 1999.
Responses of ecotypes of *Phragmites australis* to increased seawater influence: a field study in the Danube delta, Romania. *Aquatic Botany* 64: 351-358.
- Haslam, SM, 1970.
Variation of population type in *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany* 34: 147-158
- Haslam, SM, 1972.
Biological flora of the British Isles, no. 128, *Phragmites communis* Trin. *J. Ecology* 60: 585-610
- Hartwell, JL 1967-1971.
Plants used against cancer. A survey. *Lloydia* 30-34.
- Hauber, DP, DA White, SP Powers & FR DeFrancesch, 1991.
Isozyme variation and correspondence with unusual infrared reflectance patterns in *Phragmites australis* (Poaceae). *Plant Syst Evol.* 178 (1/2): 1-8.
- Herbst, M. and L. Kappen, 1999.
The ratio of transpiration versus evaporation in a reed belt as influenced by weather conditions. In: *Aquatic Botany* 63, 113-125.
- Hocking, P.J., 1989.
Seasonal dynamics of production and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Stuedel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. I. Whole plants. *Aust. J. Mar. Freshwater res.*, 40, 445-464.
- Hosoi, Y., Y. Kido, M. Miki and M. Sumida. Field examination on reed growth, harvest and regeneration for nutrient removal. In: *Wat. Sci. Tech.* Vol. 38. No 1, 351-359.
- Ishii, J & Y Kadono, 2002.
Factors influencing seed production of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 72:129-141
- Jongschaap, R.E.E., in press.
PlantSys 1.0: a dynamic simulation model for crop growth, soil organic matter and water dynamics. *Plant Research International. Reports* (xx).
- Kadlec, R.H., 1999.
The limits of phosphorus removal in wetlands. In: *Wetlands Ecology and management*, 7, 165-175.
- Keller, BEM, 2000.
Genetic variation among and within populations of *Phragmites australis* in the Charles River watershed. *Aquatic Botany* 66(3):195-208.
- Klimeš L., Klimešová J. & Čížková H. 1999.
Carbohydrate storage in rhizomes of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.: the effects of altitude and rhizome age. *Aquatic Botany* 64: 105-110.
- Koppitz, H & H Kühl, 2000.
To the importance of genetic diversity of *Phragmites australis* in the development of reed stands. *Wetlands Ecology and Management* 8(6): 403-414.
- Koppitz, H, H Kühl, K Hesse & JG Kohl, 1997.
Some aspects of the importance of genetic diversity in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Streudel for the development of reed stands. *Bot. Acta* 110: 217-223.
- Koppitz, H, 1999.
Analysis of genetic diversity among selected populations of *Phragmites australis* worldwide. *Aquatic Botany* 64: 209-221
- Kvet, J., J. Svoboda and K. Falia., 1969.
Canopy developments in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. In *South Moravia. In: Hydrobiologia*, 10, 63-75.

- Lamote, V, I Roldan-Ruiz & E van Bockstaele, 2002.
Genetische diversiteitsanalyse van oevervegetatie langs Vlaamse waterwegen. Activiteitenverslag van het Departement voor Plantengenetica- en veredeling, Melle, 2002:16-18.
- Lamote, V, De Loose, M & Van Bockstaele, E (1999).
Assessment of genetic diversity of *Phragmites australis* using AFLPs. Poster abstract International conference on *Phragmites*-dominated wetlands, their functions and sustainable use, 18-23 April, 1999, Trebon, Czech Republic.
- Leithead, H.L., L.L. Yarlett, and T.N. Shiflet, 1971.
1000 native forage grasses in 11 southern states. SCS-USDA Agric. Handb. 389, USA.
- Lessmann, JM, H Brix, V Bauer, OA Clevering & FA Comin, 2001.
Effect of climatic gradients on the photosynthetic responses of four *Phragmites australis* populations. Aquatic Botany 69: 109-126
- Linedale, A.I., 1974.
Fighting the common reed. Queensland Cane Growers' Quarterly bulletin, 38, 46-48.
- Lippert, I, H Rolletschek, H. Kühn & J-G Kohl, 1999.
Internal and external nutrient cycles in stands of *Phragmites australis* - a model for two ecotypes. Hydrobiologia 408/409: 343-348.
- Lissner, J en H.H. Schierup, 1997.
Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis*. Aquatic Botany, 55: 247-260.
- Lissner, J, H-H Schierup, FA Comín & V Astorga, 1999a.
Effect of climate on salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. I. Growth, inorganic solutes, nitrogen relations and osmoregulation. Aquatic Botany 64: 317-333.
- Lissner, J, H-H Schierup, FA Comín & V Astorgam, 1999b.
Effect of climate on salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. II. Diurnal CO₂ exchange and transpiration. Aquatic Botany 64: 335-350.
- List, P.H. en Horhammer, L. 1969–1979.
Hager's Handbuch der pharmazeutischen Praxis. Vols 2–6. Springer-Verlag, Berlin.
- Máthé, C, MM Hamvas, I Grigorszky, G Vasas, E Molnár, B Power, MR Davey & G Borbély, 2000.
Plant regeneration from embryogenic cultures of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. Plant Cell Tissue and Organ Culture 63:81-84.
- Matshushita, N & T Matoh, 1991.
Characterization of Na⁺ exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants. Physiologia Plantarum 83: 170-176.
- McKee, J & AJ Richards, 1996.
Variability in seed production and germinability in common reed (*Phragmites australis*) in Britain and France with respect to climate. New Phytol. 133: 233-243.
- Mook, JH en J van der Toorn, 1985.
Delayed response of common reed *Phragmites australis* to herbivory as a cause of cyclic fluctuations in the density of the moth *Arcanara geminipunctata*. Oikos 44: 142-148.
- Mostageer, A & OM El Shihy, 2002.
Establishment of salt tolerant somatic hybrids through protoplast fusion between *Oryzae* (rice) and *Phragmites communis* (ditch reed). Abstract Biotechnology & Sustainable Development. Voices of the South and the North, Egypt, 16-20 March 2002.
- Neuhaus, D, JG Kohl, P Dörfel & T Börner, 1993.
Investigations on the genetic diversity of *Phragmites* stands using genomic fingerprinting and random amplified polymorphic DNA (RAPD). Aquatic Botany 45: 357-364.
- Olde Venterink, H., E. Hummelink and M.W. van der Hoorn, 2003.
Denitrification potential of a river floodplain during flooding with nitrate-rich water: grasslands versus reedbeds. Biogeochemistry 00: 1-12.
- Ostendorp, W, 1993.
Schilf als Lebensraum. Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 68: 173-280

- Palz, W. and P. Chartier (eds.), 1980.
Energy from biomass in Europe. Applied Science Publishers Ltd., London, UK.
- Pellegrin, D en DP Hauber, 1999. Isozyme variation among populations of the clonal species, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. Aquatic Botany. 63: 241-259.
- Raicu, P, S Staicu, V Stoian & T Roman, 1972.
The *Phragmites australis* Trin. Chromosome complement in the Danube delta. Hydrobiol. 39: 83-89.
- Richards, JH, 2003.
Understanding population structure in large, perennial, wind-pollinated wetland species: Insights from sawgrass (*Cladium jamaicense*). Abstracts Botany 2003, Aquatic and wetland plants: wet & wild, Mobile, July 26-31 2003.
- Rickey, MA & RC Anderson, 2002.
Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor species *Spartina pectinata*. Abstracts 7th annual Janet Meakin Poor research symposium 'Invasive plants – Global issues, local challenges', Glencoe, 27-30 october 2002.
- Rickey, MA & RC Anderson, 2004.
Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor *Spartina pectinata*. Journal of Applied Ecology 41: 888-896.
- RIVM, 2000.
Voetafdrukken van Nederlanders. Energie- en ruimtegebruik als gevolg van consumptie. J.P.M. Ros (red.). Series RIVM: Report 251701040.
- Rolletschek, H, A Rolletschek, H Kühl & J-G Kohl, 1999a.
Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand. II. Seasonal development and morphological and physiological characteristics at the natural site after transplantation. Aquatic Botany 64, no. 3-4, pp. 247-260
- Rolletschek, H, T Hartzendorf, A Rolletschek & J-G Kohl, 1999b.
Biometric variation in *Phragmites australis* affecting convective ventilation and amino acid metabolism. Aquatic Botany 64, no. 3-4, pp. 291-302.
- Romero, J.A., H. Brix and F.A. Comin, 1999.
Interactive effects of N and P on growth, nutrient allocation and NH₄ uptake kinetics by *Phragmites australis*. Aquatic Botany, 64: 369-380.
- Sakurai, Y., Y. Matsumoto and M. Miyairi, 1985.
Growth rate and productivity of emergent plants in Lake Biwa, Lake Ksumigaura and Chikuma river. Proceedings of the annual meeting of Japanese Society of Limnology, Kantho-Koshinetsu branch, 10, 20-21 (In Japanese).
- Saltonstall, K, 2002.
Cryptic invasion by a non native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. PNAS 99(4): 2445-2449.
- Straub, PF, DM Decker & JL Gallagher, 1988.
Tissue culture and long-term regeneration of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 15: 73-78.
- Tewksbury, L, R Casagrande, B Blossey, P Häfliger & M Schwarzländer, 2002.
Potential for Biological Control of *Phragmites australis* in North America. Biological Control 23: 191-212 .
- Toorn, J van der, 1972.
Variability of *Phragmites communis* in relation to the environment. Van zee tot land 48: 1-122.
- Tscharntke, T, 1999.
Insects of common reed (*Phragmites australis*): community structure and the impact of herbivory on shoot growth. Aquatic Botany 64: 399-410.
- Van der Putten, W.H., 1997.
Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands: an overview of the European research programme on reed die-back and progression (1993-1994). Aquat. Bot. 59: 263-275.
- Wang, Z-Y, Y Ge, M Scott and G Spangenberg, 2004.
Viability and longevity of pollen from transgenic and nontransgenic tall fescue (*Festuca arundinacea*) (Poaceae) plants. American Journal of Botany 91: 523-530.

Watson, L & MJ Dallwitz, 1992.

onwards. Grass genera of the world. <http://biodiversity.uno.edu/delta> , versie 18-8-1999

Zeidler, A, S Schneider, C Jung, AE Melchinger & P Dittrich, 1994.

The use of DNA fingerprinting in ecological studies of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Botanica Acta* 107: 237-242.