

De Zandzeekraal-associatie (*Salicornietum decumbentis*) in Nederland

Janssen, J.A.M., R. Haveman, A.S. Kers & I. de Ronde

Het geslacht Zeekraal (*Salicornia*) wordt door veel floristen als 'lastig' beschouwd. Deze moeilijkheid van het determineren van zeekralen heeft verschillende oorzaken. Op de eerste plaats hebben zeekralen slechts een gering aantal morfologische kenmerken waarmee de soorten in het veld kunnen worden onderscheiden, doordat ze geen bladeren en een gereduceerde bloeiwijze hebben. Daarbij is het tijdstip van het jaar waarop de resterende kenmerken het beste te zien zijn, september en oktober, een periode waarin de meeste botanici weinig meer het veld in gaan. In het veld vertoont het geslacht bovendien een vormenrijkdom en kleurvariatie waarvan niet altijd duidelijk is of die een genetische basis hebben (en daarmee verschillende taxa betreft) of dat die worden veroorzaakt door verschillen in standplaatsen.

Sinds meerdere decennia worden een diploïde en een tetraploïde groep van zeekralen onderscheiden (König 1939; Dalby 1962), waar recent een decaploïde soort uit Rusland aan kan worden toegevoegd (Lomonosova 2005). Bij de diploïde groep van zeekralen treedt relatief vaak zelfbevruchting op, wat leidt tot geïsoleerde, lokale, morfologisch iets van elkaar afwijkende populaties, die moeilijk te classificeren zijn. Binnen de groep tetraploïden komen in het algemeen duidelijker te omgrenzen taxa voor, doordat in deze groep meer kruisbestuiving optreedt. Een probleem in de naamgeving en determinatie van soorten is tenslotte dat gedroogd materiaal vrijwel ongeschikt is om de soorten op naam te brengen. Veel kenmerken zijn uitsluitend aan vers materiaal goed te zien. Hierdoor is bijvoorbeeld ook het (niet-bloeiende!) typemateriaal van *Salicornia europaea*, dat door Linnaeus is verzameld, moeilijk te beoordelen.

Taxonomie van het geslacht Zeekraal

De bovengenoemde problemen hebben geleid tot veel verschillende taxonomische opvattingen over het geslacht *Salicornia*. In Nederland is Feekes (1936) de eerste die de zeekralen uitgebreid heeft bestudeerd. Hij onderscheidde 16 variëteiten, die hij deels koppelde aan buitenlandse beschrijvingen. Een uitvoerige studie van Koutstaal et al. (1985) in Zeeland leidde tot de conclusie dat er in ons land twee groepen zijn te onderscheiden: een tetraploïde, langarige groep versus een diploïde, kortarige groep, met als belangrijkste onderscheidend kenmerk de grootte van de helmknoppen. Deze groepen staan tegenwoordig in de flora als respectievelijk *Salicornia procumbens* en *Salicornia europaea* (Van der Meijden 2005). Daarnaast wordt de Eénarige zeekraal (*Salicornia pusilla*) onderscheiden, die voor ons land is beschreven door Brand (1984) en recent na 25 jaar is teruggevonden op Terschelling (Van Moorsel et al. 2011).

Een vergelijking van de taxonomie van *Salicornia* in de ons omringende landen levert het volgende op. In Duitsland (Haeupler & Muer 2000; Oberdorfer 2001) worden drie soorten onderscheiden, waarvan twee langarigen (*S. stricta* en *S. procumbens*), en één kortarige (*S. europaea*); deze laatste wordt in twee ondersoorten opgedeeld (subsp. *brachystachya* en subap. *europaea*). Deze indeling is gebaseerd op het werk van König (1960). Eénarige zeekraal wordt in Duitsland niet genoemd, wat niet zo vreemd is aangezien ze vrijwel beperkt is tot de Kanaalkusten. De Belgische flora (Lambinon et al. 1998) onderscheidt dezelfde soorten als in Nederland, en daarnaast twee soorten van de binnenlandse zoutvlakten van Lorraine; deze laatste zijn voor dit verhaal niet van belang. Binnen *Salicornia procumbens* worden twee variëteiten onderscheiden (var. *fragilis* en var. *procumbens*), en van de binnenlandse *Salicornia ramosissima* wordt vermeld dat ze in andere landen ook langs de kust voorkomt. De indeling uit de Engelse flora (Stace 1997) is gebaseerd op Ball & Tutin (1964) en komt overeen met de indeling in de *Flora Europaea* (Tutin et al. 1964). Hier wordt op hoofdlijnen dezelfde driedeling als in Nederland gehanteerd, waarbij zowel binnen de kortarige groep als binnen de langarige groep een driedeling in soorten wordt aangehouden. De Franse indeling voor de soorten van de Atlantische kust ten noorden van Bretagne (Gehu & Gehu-Franck 1989; Lahondère 2004) sluit hier bij aan (Tabel I). In België, Frankrijk en Engeland wordt de Duitse *Salicornia procumbens* niet genoemd. Dit is begrijpelijk vanuit het verspreidingsgebied van deze soort (zie verderop).

Tabel I. Overzicht van de taxonomische indeling van *Salicornia* in verschillende landen in Noordwest-Europa.

	FR	ENG	B	NL	D
<i>Salicornia pusilla/disarticulata</i> Woods	X	X	X	X	-
<i>Salicornia europaea</i> L. agg. (kortarige-groep)	X	-	X	X	X
<i>Salicornia ramosissima</i> Woods	X	X	X	-	X1
<i>Salicornia obscura</i> Ball & Tutin	X	X	-	-	-
<i>Salicornia europaea/brachystachya</i> L.	X1	X	X	-	X4
<i>Salicornia procumbens</i> Sm. agg. (langarige-groep)	X	-	X	X	-
<i>Salicornia nitens</i> Ball & Tutin	X	X	-	-	-
<i>Salicornia fragilis</i> Ball & Tutin	X	X	X2	-	-
<i>Salicornia dolichostachya</i> Moss	X	X	X3	X	X3
<i>Salicornia procumbens</i> Smith s.str.	-	-	-	-	X

1 onder de naam *S. brachystachya*, als ondersoort van *S. europaea*

2 onder de naam *S. procumbens*

3 onder de naam *S. stricta*

4 van *S. europaea* worden de ondersoorten *europaea* en *brachystachya* onderscheiden

De laatste jaren is wereldwijd veel genetisch onderzoek uitgevoerd naar de verwantschap binnen *Salicornia* en nauwverwante geslachten als *Sarcocornia* en *Arthrocnenum* (Kadereit et al. 2006, 2007). Hieruit blijkt dat het geslacht *Salicornia* is ontstaan uit het overblijvende geslacht *Sarcocornia*, waarbij de grootste diversificatie zich voordeed tijdens het Laat-Pliocene en Vroeg-Pleistoceen. Polyploidisatie trad minstens twee keer op, en wel onafhankelijk van elkaar een keer in Noord-Amerika en een keer in Eurazië (Kadereit et al. 2007). De tetraploïde soorten bezetten de relatief lagere zones in de zoutmoerassen. De tetraploïde soorten uit Eurazië vormen in de studies een zwerm met weinig genetische variatie (Kadereit et al. 2007). Deze geringe variatie wordt toegeschreven aan een snelle uitbreiding van de groep over het huidige verspreidingsgebied. Het voorkomen van (soms grote) morfologische verschillen binnen de zwerm wordt door Kadereit et al. (2007) onderkend, en een gedetailleerde phylogenetische studie naar de zwerm wordt noodzakelijk geacht. Voor de verwarrende taxonomie van de soorten van de Europese Atlantische kust bieden de genoemde studies zodoende geen oplossing. Het is – ook bij genetisch onderzoek – nu eenmaal eenvoudiger om verschillen te vinden tussen soorten voor de hele wereld dan binnen een relatief klein gebied als Noordwest-Europa. Analyse van DNA van allerlei materiaal uit Nederland gaf tot nog toe ook geen helder beeld voor een verdere indeling van de Nederlandse groepen (ongepubliceerde data J. Janssen). Met het steeds goedkoper worden van genetische analyses komt een analyse van het hele genoom van exemplaren zeekraal echter steeds meer in beeld. Mogelijk dat we hiermee in de nabije toekomst meer duidelijkheid krijgen over de taxonomische status van allerlei *Salicornia*-vormen op basis van genetische verschillen en overeenkomsten.



Afbeelding 1. *Salicornia procumbens* s.str., hier op Rottumerplaat, kenmerkt zich onder meer door een vogelnestachtige vertakking zonder duidelijke hoofdas (foto: Bas Kers).

De Zandzeekraal

Binnen dit hele spectrum van al dan niet helder onderscheiden soorten en ondersoorten, komt één taxon voor dat we hier uit willen lichten. Het betreft een altijd liggende vorm uit de tetraploïde groep, die in Duitsland *Salicornia procumbens* wordt genoemd, en beschreven is naast de veel algemenere, doorgaans rechtopstaande langarige soort *Salicornia stricta*. Het verwarrende aan deze beide namen is dat *Salicornia procumbens* in de Nederlandse flora voor de hele groep van langarige zeekralen wordt gehanteerd, en in Duitsland voor een klein deel van deze tetraploïde groep. *Salicornia procumbens* is oorspronkelijk door Smith (1813) beschreven van Great Yarmouth (Norfolk, Engeland). Een deel van dit typemateriaal betreft een liggend exemplaar dat eenduidig aan het in Duitsland *Salicornia procumbens* genoemde taxon kan worden toegeschreven, volgens Wisskirchen & Haeupler (1998). Het overgrote deel van de Nederlandse Langarige zeekralen betreft een (vrijwel altijd) rechtopstaande vorm, waarvoor de oude namen *Salicornia stricta* of *Salicornia dolichostachya* toepasselijker zijn. De laatste is volgens Wisskirchen & Haeupler (1998) de oudste rechtsgeldige naam voor dit taxon.

We gaan hier verder in op het liggende taxon, dat we met de naam *Salicornia procumbens sensu stricto* aanduiden. Deze 'Zandzeekraal' heeft altijd een liggende groeiwijze, waarbij de plant vogelnestachtig is vertakt, zonder duidelijke hoofdas (Afbeelding 1). Een goed onderscheidend kenmerk ten opzichte van andere langarige zeekralen, die soms ook een liggende groeiwijze hebben, is dat de segmenten breder dan hoog zijn. Bovendien verkleurt de Zandzeekraal nooit oranje of roodachtig in de herfst (zoals *Salicornia dolichostachya*), maar blijft zij geel, verdorrend naar bruin. In de optimale groeiperiode, de nazomer, is de plant donkergroen van kleur. *Salicornia procumbens s.str.* is in ons land alleen bekend van zandige strandvlaktes op de Waddeneilanden, waar ze een eigen begroeiingstype kan vormen.



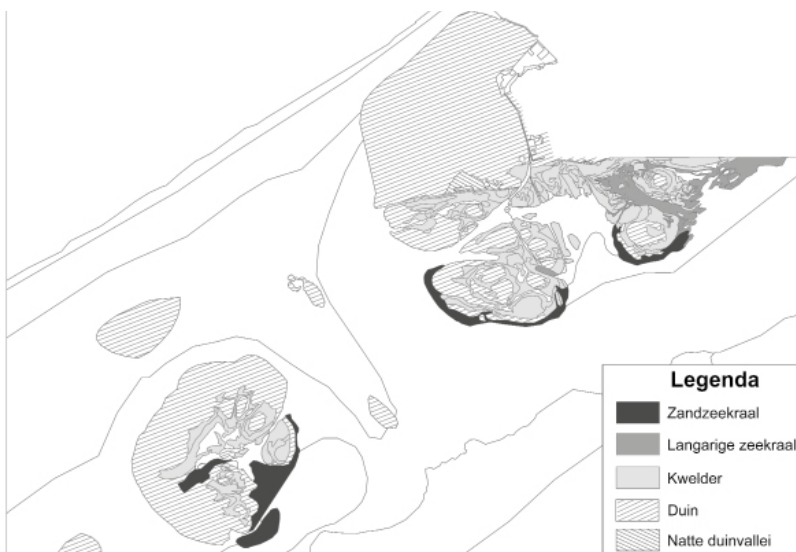
Afbeelding 2. Op de Hors vormde *Salicornia procumbens s.str.* in 2005 een ijle vegetatie op een hoog, met schelpen bezaaid deel van het zandstrand (foto: John Janssen).

Het is niet verwonderlijk dat *Salicornia procumbens* s.str. niet wordt genoemd door Stace (1997) en in de Franse literatuur, aangezien de soort daar tegenwoordig ontbreekt (maar wel door Smith in 1813 is beschreven) of zo zeldzaam is dat ze over het hoofd wordt gezien.

De Zandzeekraal-associatie

De vegetatie die gedomineerd wordt door *Salicornia procumbens* s.str. is door Tüxen (1974) beschreven als het *Salicornietum decumbentis*. Ook in het overzicht van plantengemeenschappen in Duitsland wordt ze zo genoemd (Pott 1992). In Nederland komt deze Zandzeekraal-associatie eveneens voor. In Tabel I zijn 17 opnamen bijeen gezet van Texel (de Hors; Afbeelding 2), Vlieland (de Vliehors), Rottumerplaat en Terschelling (Noordvaarder). Deze geven een beeld van deze uiterst soortenarme vegetatie. Een goede differentiërende soort ten opzichte van andere associaties waarin zeekralen een rol spelen is *Elytrigia juncea* subsp. *borealisis*. De andere associatie met dominantie van langarige zeekralen, het *Salicornietum dolichostachyae* (*Thero-Salicornion*), is kenmerkend voor pioniersituaties op slik, aan de Waddenzeezijde van de eilanden en aan de vastelandskust.

De opnamen zijn alle afkomstig van relatief hoog gelegen, vochtige, zandige stranden, die incidenteel tijdens springtij worden overstroomd, maar op sommige momenten oppervlakkig uitdrogen waarbij het zand stuift. In



Afbeelding 3. Op de door het Ministerie van Defensie gemaakte vegetatiekaart van de Vliehors uit 2008 is goed te zien dat het *Salicornietum decumbentis* (Zandzeekraal in de legenda) en het *Salicornietum dolichostachyae* (Langarige zeekraal in de legenda) een andere standplaats hebben. De Zandzeekraal groeit hier aan de hoogdynamische, zandige voet van duincomplexen, terwijl de Langarige zeekraal het zwaartepunt heeft in de luwte van duincomplexen, waar klei wordt afgezet.

veel gevallen bevindt de begroeiing zich aan de Noordzee-zijde van de Waddeneilanden, of dicht bij de overgang van Noordzee naar Waddenzee. Hier is de Zandzeekraal in veel gevallen de eerste vaatplant die zich weet te vestigen. De invang van zand door deze soort is echter dermate gering dat er nauwelijks successie optreedt. De verdere vegetatievorming is afhankelijk van de afzet van zand door overstuiving of de afzetting van klei door overstroming. Op de zuidpunt van Texel had de begroeiing een dermate efemeer karakter dat ze al na een jaar weer verdwenen was, maar op de Vliehors vormt de vegetatie met *Salicornia procumbens* s. str. een langer standhoudende gordel langs de duincomplexen op de zandplaat (Afbeelding 5). Op de genoemde eilanden komt *Salicornia procumbens* s.str. behalve in de naar haar genoemde plantengemeenschap ook voor in nabijgelegen kwelderbegroeiingen van het *Suaedetum maritimae*, *Salicornietum dolichostachyae*, *Puccinellietum distantis* en *Puccinellietum maritimae*. Hier is ze echter niet aspectbepalend.

Hoewel de Zandzeekraal-associatie wat standplaats betreft aansluit bij het Biestarwegras-verbond (*Agropyro-Honckenyon peploides*), rechtvaardigt de vegetatiestructuur een toedeling tot het *Thero-Salicornion*. Door Tüxen (1974) wordt de associatie tot het *Salicornion strictae* gerekend, dat onderdeel uitmaakt van het bredere *Thero-Salicornion*. Pott (1992) deelt de associatie, samen met twee andere niet uit Nederland beschreven associaties, toe aan een eigen verbond, het *Thero-Suaedion*.

De Zandzeekraal is in ons land beperkt tot de Waddeneilanden: behalve op de locaties waar opnamen zijn gemaakt is ze tevens waargenomen op Ameland (Ballumerstrand) en in het Nationaal Herbarium ligt materiaal dat waarschijnlijk tot dit taxon is te rekenen van Schiermonnikoog. Tüxen (1974) noemt de soort van de Duitse eilanden Norderney, Spiekeroog, Trischen, Eiderstedt, Amrum en mogelijk van Memmert en de Darss. Het moge uit het voorgaande duidelijk zijn dat de taxonomische status als zelfstandige soort van *Salicornia procumbens* s.str. niet onomstreden is. Maar zelfs als *Salicornia procumbens* s.str. geen zelfstandig taxon zou blijken te zijn, dan nog kan het *Salicornietum decumbentis* als zelfstandig syntaxon onderscheiden worden, gezien de sterk afwijkende ecologie ten opzichte van het *Salicornietum dolichostachyae*, en *Elytrigia juncea* subsp. *borealis* als differentiërende soort.

Salicornia procumbens in strikte zin heeft zover bekend een klein areaal dat beperkt is tot het waddengebied in Noordwest-Europa en – gezien het typemateriaal van Smith – de Engelse kust. De associatie *Salicornietum decumbentis* is uiterst zeldzaam (zeer kleine oppervlakte), onbestendig van karakter en tot dusverre alleen beschreven van de Nederlandse en Duitse Waddeneilanden. De natuurwetenschappelijke betekenis van deze begroeiing is dan ook groot. Het voortbestaan van deze begroeiing hangt samen met een dynamische kust, waar ruimte is voor aangroei van zandplaten, duinen en strandvlakten.

Tot slot

Nederland ligt op een interessante locatie voor de bestudering van zee-kralen, aangezien hier een aantal soorten uit zuidelijker en noordelijker streken bij elkaar komen, terwijl die in andere omliggende landen ontbreken. Zo zul je een beschrijving van *Salicornia procumbens* s.str. tevergeefs zoeken in de Belgische, Engelse en Franse flora's, terwijl het areaal van de kanaalsoort *Salicornia pusilla* tot in ons land reikt. Dit laatste geldt mogelijk ook voor de zuidelijk Atlantische soorten *Salicornia nitens* en *Salicornia obscura*. Over de taxonomie en diversiteit van zee-kralen in ons land is het laatste woord nog niet gezegd.

The *Salicornietum decumbentis* in the Netherlands

The association *Salicornietum decumbentis* Tüxen is described for the Netherlands. The morphological features of the glasswort *Salicornietum procumbens* *sensu stricto*, the characteristic species of this association, are illuminated, and an overview of locations of this taxon is given, as well as a number of vegetation descriptions of the association *Salicornietum decumbentis*. Both species and association have a small distribution range, covering the Wadden Sea islands of Germany and The Netherlands, and possibly the English coast.

Literatuur

- Aellen (1961). *Salicornia stricta* ssp. *decumbens*. In: Hegi (ed). *Flora Mitt. Europa* ed. 23 (2): 730.
- Ball, P.W. & T.G. Tutin (1959). Notes on annual species of *Salicornia* in Britain. *Watsonia* 4: 193-205.
- Brand, G.H. (1984). *Salicornia pusilla* J. Woods over het hoofd gezien? *Gorteria* 13: 243-244.
- Dalby, D.H. (1962). Chromosome number, morphology and breeding behaviour in the British *Salicorniae*. *Watsonia* 5: 150-162.
- Feekes, W. (1936). De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeer-polder, de eerste grote droogmakerij van de Zuiderzee. Muller, Amsterdam.
- Gehu, J.M. & J. Gehu-Franck (1989). Les salicornes annuelles du Nord-Ouest de la France et leur phytocologie. *Colloques phytosociologiques XVIII* : 25-40.
- Haeupler, H. & T. Muer (2000). *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Ulmer Verlag.
- Haveman, R. & J.A.M. Janssen (2010). Texel-Zuid. In: Van Dort et al. (red). *PKN-excursieverslagen 2005*, Wageningen.
- Jefferies, R.L. & L.D. Gottlieb (1982). Genetic differentiation of the microspecies *Salicornia europaea* L. (*sensu stricto*) and *S. ramosissima*, J. Woods. *New Phytologist* 92: 123-129.
- Kadereit, G., P. Ball, S. Beer, L. Mucina, D. Sokoloff, P. Teege, A.E. Yaprak & H. Freitag (2007). A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*). *Taxon* 56 (4): 1143-1170.

- Kadereit, G., L. Mucina & H. Freitag (2006). Phylogeny of Salicornioideae (Chenopodiaceae): diversification, biogeography, and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon* 55 (3): 617-642.
- König, D. (1939). Die Chromosomenverhältnisse der deutschen Salicornien. *Planta* 29: 361-375.
- König, D. (1960). Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft. N.H. Heft 8: 1-xxx.
- Koutstaal, B.P., H. Schat & P.F.M. Elenbaas (1985). De Salicornia-soorten van Zuidwest-Nederland. *Gorteria* 12 (8/9): 191-205.
- Lahondère, Ch. (2004). Les salicornes s.l. (salicornia L., Sarcocornia A.J. Scott et Arthrocnemum Moq.) sur les côtes françaises. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest. Nouvelle série. Numéro spécial* 24, 122 pp.
- Lambinon, J., J-E. de Langhe, L. Delvosalle & J. Duvigneaud (1998). Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden. 3e druk. Nationale Plantentuin van België, Meise.
- Lomonosova, M. (2005). Novye vidy semesistva Chenopodiaceae [Nieuwe taxa uit de familie Chenopodiaceae.] *Bot. Zhurn.* 90: 1248–1252.
- Oberdorfer, E. (2001). Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. 8. Auflage. Ulmer Verlag.
- Pott, R. (1992). Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Rose, F. (1989). Key to annual Salicornia species of South England and North France. *BSBI-news* 12-16.
- Smith, J.E. (1813). *Salicornia procumbens*. *English Botany* 35: 2475.
- Stace, C. (1997). *New flora of the British Isles*. Second edition. Cambridge University press.
- Tüxen, R. (1974). Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. Völlig neu bearbeitete Auflage. Verlag J. Cramer.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb (1964, eds.). *Flora Europaea*. Volume 1. Lycopodiaceae to Platanaceae. University Press, Cambridge.
- Van der Meijden, R. (2005). Heukels' Flora van Nederland. 23e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Van Moorsel, R., A. Zonderland & J.A.M. Janssen (2012, in druk). *Salicornia pusilla* Woods (Eenbloemige zeekraal), na 25 jaar weer aangetroffen in Nederland. *Gorteria*.
- Wisskirchen, R. & H. Haeupler (1998). *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Verlag Eugen Ulmer.

Contactgegevens:

John Janssen

E-mail: john.janssen@wur.nl