

De taxonomie van zeekralen (*Salicornia* L.) (Amaranthaceae) in Nederland

J.A.M. Janssen¹, G.A. de Groot¹, J. Bovenschen¹, A.S. Kers²

Key words

Salicornia
genetics
taxonomy
Netherlands
ITS
ETS

Abstract – We analysed 84 specimens of *Salicornia* from the Netherlands, Europe, and abroad on the detailed genetical variety, using the markers ETS and ITS. The focus was on Dutch diploid and tetraploid annual species, while lesser specimen from different morphological taxa from Europe and beyond have been included in the study. The current view of distinction of a few, broad aggregates in *Salicornia* in Europe (Kadereit et al. 2012) is in general confirmed. However, we conclude that enough genetic evidence is provided for the distinction of two subspecies, *S. procumbens* subsp. *strictissima* and *S. p.* subsp. *procumbens* s.str. within the broad *S. procumbens* aggregate. An isolated population from De Putten area (preliminary called *S. nitens*) is of interest, as it genetically and morphologically differs from all other Dutch *Salicornia* specimens. A relatively low number of specimen from other European countries have been analysed in this study, but the results show some indications of variety related to detailed morphological groups within the proposed broader aggregates. Especially the East-European *S. perennans* aggregate needs further study.

Samenvatting – Op basis van verzameld materiaal van zeekralen (*Salicornia*) in Nederland en daarbuiten is aan de hand van genetische kenmerken onderzocht in hoeverre taxa die in het buitenland worden onderscheiden ook in Nederland voorkomen. Voor 26 buitenlandse en 58 Nederlandse monsters is op basis van de markers ETS en ITS de genetische variatie gedetailleerd in beeld gebracht. Er is voldoende genetische indicatie om *S. procumbens* subsp. *procumbens* volgens de opvatting in de laatste Heukels' Flora op te splitsen in twee ondersoorten, *S. procumbens* subsp. *procumbens* s.str. en *S. p.* subsp. *strictissima*. Ook een populatie zeekralen van De Putten, provisorisch *S. nitens* genoemd, wijkt genetisch af, maar nader onderzoek naar de juiste naamgeving en genetische verwantschap met buitenlandse zeekralen is nodig. Ook het (weinig) geanalyseerde buitenlandse materiaal duidt op een bredere genetische variatie dan alleen de voorgestelde aggregaten uit de recente literatuur. Met name voor het Oost-Europese *S. perennans*-aggregaat is nader taxonomisch onderzoek nodig.

Publicatiedatum – 24 januari 2023

EEN LASTIG GESLACHT

Het geslacht *Salicornia* L. (Zeekraal – familie Amaranthaceae, subfamilie Salicornioideae) bestaat uit éénjarige kruiden met een succulent uiterlijk die uitsluitend op zoute standplaatsen groeien (obligate halofyten), vooral aan de kust, maar ook in het binnenland. Het geslacht is bekend van het noordelijk halfmond, zuidelijk Afrika en de oostkust van India. *Salicornia* is waarschijnlijk ontstaan uit meerjarige soorten en heeft haar oorsprong in Eurazië (Kadereit et al. 2006, 2007).

Veel floristen beschouwen *Salicornia* als een 'lastig' geslacht, omdat de planten een betrekkelijk gering aantal 'traditionele' kenmerken hebben, door de sterk gereduceerde bladeren en bloeiwijze, wat als een aanpassing aan het extreem zoute milieu wordt gezien. Daarnaast speelt een rol dat het tijdstip van het jaar waarop de morfologische kenmerken het beste

te onderscheiden zijn relatief laat in het seizoen valt, namelijk rond de maand september. Vóór half augustus is het in veel gevallen lastig of zelfs onmogelijk om populaties of exemplaren tot op soort te benoemen. Een derde reden waarom het een 'lastig' geslacht betreft, is dat er van een aantal kenmerken in gedroogd materiaal weinig meer is te zien. Hierdoor kun je voor determinaties soms slecht uit de voeten met herbariummateriaal, met name als het op een verkeerd moment verzameld is. Ook is een deel van het typemateriaal van taxa moeilijk te beoordelen. Zo is bijvoorbeeld het type-materiaal van *S. europaea* L. van Linnaeus (van Zuid-Gotland; Linnaeus 1753) niet-bloeiend.

Deze complicaties hebben geleid tot veel discussie over het onderscheiden van soorten, ondersoorten of standplaatsvariëteiten, wat heeft geleid tot een wirwar aan namen. Dit bemoeilijkt het taxonomische onderzoek aanzienlijk. Illustratief voor deze problematiek is de wisselende naamgeving in de meest recente Flora's van Nederland (Tabel 1).

¹ Wageningen Environmental Research, Postbus 47, 6700 AA Wageningen.

² Rijkswaterstaat Centrale Informatievoorziening (CIV), Derde Werelddreef 1, 2622 HA Delft.

Correspondentie: john.janssen@wur.nl

INDELING IN NEDERLAND TOT NOG TOE

Een van de eerste keren dat zeekraal in ons land beschreven wordt onder de naam *Salicornia* (Zeeuws: Krabbequaad) is in Blankaart (1698; 1714, zie Fig. 1). De oudste studie in Nederland die uitgebreid aandacht besteed aan het geslacht *Salicornia* is het onderzoek van Feekes (1936). Hij onderscheidt 16 variëteiten die hij aantreft op de droogvallende delen van de Wieringermeer-polder na de aanleg van de Afsluitdijk. Hij koppelt deze variëteiten voor een deel aan buitenlandse beschrijvingen, maar die zijn op dat moment nog relatief onduidelijk. Koutstaal et al. (1985) bestuderen het geslacht in Zeeland en concluderen dat er twee groepen zijn te onderscheiden (Langarige vs Kortarige zeekraal) met als belangrijkste onderscheidend kenmerk de grootte van de helmknoppen. Deze twee groepen betreffen respectievelijk de tetraploïde ($2n = 36$) en de diploïde ($2n = 18$) taxa in ons land. Brand (1987) beschrijft twee jaar later Eenarige zeekraal (als *Salicornia pusilla* J. Woods) als nieuwe soort voor ons land. Deze indeling in drie soorten wordt tot aan de laatste Heukels' Flora overgenomen, waarbij de (synonieme) namen die worden gebruikt soms wisselen (zie Tabel 1).

TAXONOMIE IN WEST-EUROPA OP BASIS VAN MORFOLOGISCHE KENMERKEN

De belangrijkste historische studies in Europa, in zoverre relevant voor de in Nederland voorkomende taxa, zijn samengevat in Tabel 2, waarin is aangegeven waar het typemateriaal vandaan komt.

Wat betreft de recente morfologische studies uit het buitenland zijn twee regio's van belang, te weten: (i) de Noordzeekust van Duitsland, en (ii) de Noordzeekust en de Atlantische kust van België, Frankrijk en Engeland.

De Duitse studies zijn sterk gebaseerd op gedetailleerd onderzoek van König (1960), dat in hoofdlijnen wordt nagevolgd in bijvoorbeeld de Duitse Flora van Oberdorfer (1979) en in Haeupler & Muer (2000, met duidelijke foto's). Binnen de diploïde groep worden in de Flora's twee soorten (soms als ondersoorten)

onderscheiden: *Salicornia europaea* en *S. ramosissima* (Hook. f.) J. Woods ex W.A. Clarke & E. S. Marshal (= *S. brachystachya* (G. Mey) D. König). Binnen de tetraploïde groep wordt onderscheid gemaakt in twee soorten of ondersoorten: *Salicornia stricta* (= *S. dolichostachya* Moss) en *S. procumbens* Sm. *Salicornia procumbens* Sm. betreft een soort die in 1813 is beschreven door Smith en die König (1960) als een ondersoort van *S. stricta* G. Mey. beschouwde: *S. stricta* G. Mey. subsp. *procumbens* (Sm.) G. Mey.¹ Het typemateriaal van Smith lijkt inderdaad sterk op de door König (1960) zogenoemde Fluchsandqueller ('zeekraal van stuwend zand'). In navolging van Aellen (1961) noemt Tüxen (1974) hetzelfde taxon *S. stricta* subsp. *decumbens* (nom. inval.), en de associatie waarin deze domineert het *Salicornietum decumbentis* (zie ook Janssen et al. 2012). Overigens onderscheidt König (1960) nog een derde ondersoort binnen de tetraploïde groep, namelijk *S. stricta* G. Mey. subsp. *nidiformis* D. König, waarvan de status ons onduidelijk is, en waarheen we in de literatuur geen verdere verwijzingen zien. De door König beschreven ondersoort *procumbens* ontbreekt in de hierna besproken Flora's van het Atlantische gebied van Engeland en Frankrijk, waarin *S. procumbens* Sm. synoniem wordt geacht met *S. stricta* / *S. dolichostachya*.

De indeling in de Engelse Flora (Davy et al. 2001; Stace 2010) is gebaseerd op een publicatie van Ball & Tutin (1959), waarop wordt voortgebouwd in de Flora Europaea (Ball 1993). Binnen de diploïde groep worden onderscheiden: *Salicornia pusilla*, *S. ramosissima*, *S. obscura* P.W. Ball & Tutin en *S. europaea*. Binnen de tetraploïde groep worden drie soorten onderscheiden: *Salicornia dolichostachya*, *S. fragilis* P.W. Ball & Tutin en *S. emerici* Duval-Jouve. De laatste wordt verondersteld synoniem te zijn aan *S. nitens* P.W. Ball & Tutin.

¹ Complicerend hierbij is dat Meyer (1824) het epitheton *stricta* gebruikte voor de variëteit van *Salicornia herbacea* die hij beschreef, dus niet op soortniveau. Op soortniveau is de combinatie *S. stricta* gemaakt door Dumortier (1868) zonder daarbij naar (de variëteit van) Meyer te verwijzen: op soortniveau is de oudst beschikbare naam *S. procumbens* van Smith (1813).

Tabel 1. Naamgeving van zeekralen (*Salicornia*-soorten) in de laatste edities van Heukels' Flora van Nederland (20^e tot en met de 23^e druk; van der Meijden 1983, 1990, 1996, 2005; Duistermaat 2020). Aangegeven zijn de wetenschappelijke namen van respectievelijk Langarige, Kortarige en (sinds de 21e druk) Eenbloemige zeekraal (voorheen Eenarige zeekraal).

Editie Heukels' Flora van Nederland	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam
20 ^e druk	<i>S. brachystachya</i> (G. Mey) D. König	Kortarige zeekraal
	<i>S. dolichostachya</i> Moss	Langarige zeekraal
21 ^e druk	<i>S. europaea</i> L.	Kortarige zeekraal
	<i>S. disarticulata</i> Moss	Eenbloemige zeekraal
	<i>S. procumbens</i> Sm.	Langarige zeekraal
22 ^e druk	<i>S. europaea</i> L.	Kortarige zeekraal
	<i>S. pusilla</i> Woods	Eenbloemige zeekraal
	<i>S. procumbens</i> Sm.	Langarige zeekraal
23 ^e druk	<i>S. europaea</i> L.	Kortarige zeekraal
	<i>S. pusilla</i> Woods	Eenbloemige zeekraal
	<i>S. procumbens</i> Sm.	Langarige zeekraal
24 ^e druk	<i>S. europaea</i> L. subsp. <i>europaea</i>	Kortarige zeekraal
	<i>S. europaea</i> L. subsp. <i>europaea</i> (Moss) Lambinon & Vanderp.	Eenbloemige zeekraal
	<i>S. europaea</i> nothosubsp. <i>marshallii</i> Lambinon & Vanderp.	
	<i>S. procumbens</i> Sm. subsp. <i>procumbens</i>	Langarige zeekraal



Fig. 1. Zeekraal (*Salicornia* L.). De illustratie komt uit [Blankaarts \(1698\)](#) Den Nederlandschen herbarius ofte kruid-boek der voornaamste kruiden en staat tegenover p. 337, waar drie soorten Zeekraal wordt beschreven, waarvan twee zonder er expliciet een naam aan toe te kennen. Voor de derde soort geeft Blankaart de volgende namen: *Salicornia*, geknoopte Kali, Coral-kruid, en Krabbe-quaad. In [Blankaarts \(1714\)](#) tweede druk krijgt de illustratie hierboven het onderschrift "Zeeuwse Krabbe-quaad".

In Frankrijk voegen [Géhu & Géhu-Franck \(1989\)](#) en [Lahondère \(2004\)](#) hier feitelijk geen nieuwe soorten aan toe voor de Atlantische kust (uitgezonderd een hybride tussen *S. ramosissima* en *S. pusilla* die *Salicornia* nothosubsp. *marshallii* [Lambinon & Vanderp.](#) (syn. *S. ×marshallii* ([Lambinon & Vanderp.](#)) [Stace](#)) wordt genoemd), al worden voor de soorten soms andere namen gebruikt.

In België wordt dezelfde indeling gehanteerd, maar komen niet al deze taxa voor ([Lambinon et al. 2004](#)). Van *Salicornia emerici* wordt een ondersoort *vicensis* genoemd, die aangetroffen wordt op binnenlandse zoutplekken in Lotharingen. Deze is eerder beschreven als *Salicornia vicensis* [J.Duvign.](#)

Een deel van de in Frankrijk en Engeland en in Duitsland onderscheiden morfologische taxa komt ook in Nederland voor, als nader onderscheid binnen de in onze flora onderscheiden soorten. Binnen de diploïde groep worden de in Duitsland, Frankrijk en Engeland onderscheiden taxa *Salicornia europaea* en *S. ramosissima* beide in ons land aangetroffen. De van de Atlantische kust beschreven *S. obscura* komt mogelijk ook voor, al is het

morfologisch onderscheid met *S. europaea* niet helder. Van de tetraploïde zeekralen komen beide in Duitsland onderscheiden taxa (*S. stricta* en *S. procumbens*) in ons land voor. Ook worden exemplaren aangetroffen die doen denken aan de Atlantische taxa *S. fragilis* en *S. nitens*.

Buiten deze West-Europese soorten worden in Europa nog onderscheiden de diploïde soorten *Salicornia perennans* [Willd.](#) (= *Salicornia prostrata* [Pall.](#); in Oost-Europa) en *S. patula* [Duval-Jouve](#) (in het Middellandse Zeegebied) en de tetraploïde soorten *Salicornia veneta* [Pignatti & Lausi](#) (in het Middellandse Zeegebied) en *Salicornia pojarkovae* [N.Semenova](#) (aan de kust van de Arctische zeeën).

De hier opgesomde soorten zijn als veldnamen gebruikt in het uitgevoerde onderzoek. [Tabel 3](#) geeft een overzicht van de door ons gebruikte veldnamen (veldidentificaties), met een korte beschrijving van morfologische en ecologische kenmerken van de soorten. [Figuren 2, 3, 4](#) en [5](#) laten afbeeldingen zien van variatie in zeekralen die in ons land voorkomen.

GENETISCH EN MOLECULAIR ONDERZOEK: DE STAND VAN ZAKEN

In de laatste jaren is in Europa veel onderzoek gedaan aan zeekralen met moderne technieken. Een reeks van recente genetische en moleculaire onderzoeken ([Kadereit et al. 2007, 2012](#), [Kaligarič et al. 2008](#), [Murakeózy et al. 2007](#), [Teege 2009](#), [Vanderpoorten et al. 2011](#)) laat zien dat de morfologisch onderscheiden taxa in Europa geen genetische basis hebben. Een belangrijk probleem is dat de genetische variatie tussen morfologisch sterk gelijkende vormen in verschillende geografische gebieden groter is dan de genetische variatie tussen morfologisch verschillende taxa in eenzelfde gebied ([Kadereit et al. 2007, 2012](#); [Vanderpoorten et al. 2011](#)). Het onderscheiden van taxa op basis van traditionele morfologische (bloem)kenmerken geeft dan ook geen goede reflectie van de evolutionaire processen van het ontstaan van soorten en reproductieve isolatie. [Kadereit et al. \(2007\)](#) spreken van een 'taxonomische nachtmerrie'.

Als verklaring wordt gegeven dat bij zeekralen, die in principe windbestuivers zijn, bij een hoog percentage van de planten zelfbestuiving optreedt, waardoor lokaal populaties van genetisch en morfologisch sterk gelijkende planten ontstaan die nauwelijks genetisch materiaal uitwisselen met andere populaties. Eenzelfde mechanisme treedt op bij *Quercus* L. ([Manos et al. 1999](#)), eveneens een geslacht van windbestuivers waar veel zelfbestuiving optreedt.

Desondanks wordt er een poging gedaan om binnen *Salicornia* zogenaamde 'cryptische soorten' te onderscheiden ([Lambinon & Vanderpoorten 2007](#); [Kadereit et al. 2012](#)), waarbij de morfologische kenmerken zo veel mogelijk worden ondersteund door genetische verschillen. De genoemde studies zijn het erover eens dat het onderscheid tussen een diploïde *S. europaea*-groep en een tetraploïde *S. procumbens*-groep genetisch goed (voor meer dan 95% van de onderzochte exemplaren) aansluit bij morfologische kenmerken. Het belangrijkste kenmerk om beide groepen in het veld te onderscheiden is het onderlinge verschil in grootte tussen centrale en zijdelingse bloemdeksetjes: bij de diploïde groep zijn de zijdelingse bloemdeksetjes beduidend kleiner dan de centrale, bij de tetraploïde groep zijn alle drie de bloemdeksetjes relatief groot, waarbij de zijdelingse vaak wel ietsje kleiner zijn dan de middelste. Deze twee groepen zijn wat betreft de reproductie sterk geïsoleerd van elkaar, al worden heel soms allelen die kenmerkend zijn voor de ene groep in de andere groep aangetroffen ([Vanderpoorten et al. 2011](#)). Wel zorgt de morfologisch onderscheiden soort *S. obscura* voor verwarring: deze heeft bloemkenmerken van de



Fig. 2. Afbeeldingen van in het onderzoek onderscheiden morfologische taxa volgens de gebruikte veldnamen (zie Tabel 3): A. *Salicornia europaea* L. (Kwade Hoek, Zuid-Holland, 23 september 2005); B. *S. ramosissima* (Hook.f.) J.Woods ex W.A.Clarke & E.S.Marshall (links) en *S. dolichostachya* Moss (rechts; Strandvlakte Voorne, Zuid-Holland, 23 september 2005). Vergelijk ook de afbeeldingen in Fig. 3, 4 en 5. Fotos: John Janssen.



Fig. 3. Afbeeldingen van in het onderzoek onderscheiden morfologische taxa volgens de gebruikte veldnamen (zie Tabel 3): A. *Salicornia pusilla* (Hook.f.) J.Woods ex W.A.Clarke & E.S.Marshall (Slufter, Texel, Noord-Holland, 1 september 2017). De drie bloemdekken in het onderste segment duiden op de hybride *S. × marshallii* (Lambinon & Vanderp.) Stace, maar de korte eindaar en knobbelige segmenten duiden eerder op *S. pusilla*; B. *S. nitens* P.W. Ball & Tutin (De Putten, Noord-Holland, 1 september 2006). Vergelijk ook de afbeeldingen in Fig. 2, 4 en 5. Foto's: Bas Kers.

tetraploïde groep, maar het aantal chromosomen en genetische kenmerken maken duidelijk dat deze soort tot de diploïde groep behoort (Lambinon & Vanderpoorten 2007).

De binnen deze twee groepen op basis van (traditionele) morfologische kenmerken beschreven soorten, zoals die in de Duitse, Engelse, Franse en Belgische Flora staan, blijken genetisch niet goed uit elkaar te houden. Kadereit et al. (2007), Murakeözy et al. (2007), Kaligarič et al. (2008) en Vanderpoorten et al. (2011) concluderen dat deze soorten geen monofyletische groep betreffen (een groep taxa met één gemeenschappelijke voorouder en alle afstammelingen insluitend). De grote lijnen in de *Salicornia*-taxonomie die voor Europa worden voorgesteld, zijn dan ook om vrij brede soortconcepten te hanteren, waarbij de hierna beschreven indeling wordt gehanteerd (Kadereit et al. 2012; Lambinon & Vanderpoorten 2007). Deze indeling is in de laatste Franse Flora overgenomen (Tison & de Foucault 2014), alsmede in de nieuwste editie van Heukels' Flora (Duistermaat 2020). Binnen de **diploïde groep** wordt onderscheid gemaakt tussen

Salicornia europaea L. en *S. perennans* Willd. Binnen *S. europaea* worden twee ondersoorten onderscheiden: subsp. *europaea* en subsp. *disarticulata* (Moss) Lambinon & Vanderp. Deze komen overeen met 'onze' Kortarige zeekraal en Eenbloemige zeekraal.

Salicornia europaea subsp. *europaea* komt voor langs de Europese Atlantische kust, en in het noorden rond de Noordzee tot in Noord-Noorwegen en de zuidkust van de Oostzee, met enige voorkomens in het westelijk deel van de Middellandse Zee; deze ondersoort omvat *S. ramosissima* (Hook.f.) E.S.Marshall (syn. *S. brachystachya* (G.Mey) D.Koenig) en *S. obscura* P.W. Ball & Tutin. *Salicornia europaea* subsp. *disarticulata* (syn. *S. pusilla* J.Woods) heeft een relatief klein verspreidingsgebied en komt alleen langs het Kanaal en de Noordzee voor en bereikt noordwaarts (vooral nog) Rottumeroog.

Salicornia perennans is een aggregaat van taxa van binnenlandse zoute terreinen en kusten in Midden- en Oost-Europa en in het oostelijke Middellandse Zeegebied, met een verspreiding tot ver in Azië. Deze 'soort' bestaat waarschijnlijk uit meerdere



Fig. 4. Planten van *Salicornia decumbens* (sensu Aellen 1961; nom. inval.; Rottumerplaat, Groningen, 24 augustus 2005), één van de in het onderzoek onderscheiden morfologische taxa volgens de gebruikte veldnamen (zie Tabel 3). Vergelijk ook met de afbeeldingen in Fig. 2, 3 en 5. Foto: Bas Kers.



Fig. 5. Detail van een plant van *Salicornia decumbens* (sensu Aellen 1961; nom. inval.; Rottumerplaat, Groningen, 1 september 2017), één van de in het onderzoek onderscheiden morfologische taxa volgens de gebruikte veldnamen (zie Tabel 3). Vergelijk ook met de afbeeldingen in Fig. 2, 3 en 4. Foto: Bas Kers.

Tabel 2. Historische beschrijving van taxa uit het geslacht *Salicornia* L. (Zeekraal), inclusief herkomst van het typemateriaal, die in de tekst genoemd worden.

* Het is niet duidelijk of Dumortier's (1868) *S. stricta* is gebaseerd op Meyer's (1824) variëteit.

** Woods' (1851a, b) namen *S. pusilla* en *S. ramosissima* zijn ongelukkig, omdat hij voor deze taxa in beide publicaties de rang van soort niet accepteerde (Shenzhen Code, art. 36.1). De taxa werden later door Hooker (1870), gebaseerd op Woods' materiaal, geldig als variëteiten beschreven. Weer later maakten Clarke & Marshal (1908) voor beide taxa een geldige combinatie op soortniveau, waarbij E. S. Marshal verantwoordelijk is voor de revisie van het geslacht *Salicornia* in Groot-Brittannië (en Ierland).

Publikatie	Land van herkomst typemateriaal / origineel materiaal	Naam taxon
Linnaeus (1753)	Gotland, Zweden	<i>S. europaea</i> L.
Meyer (1824)	Duitsland	<i>S. brachystachya</i> (G. Mey) D. König
Smith (1813)	Engeland	<i>S. procumbens</i> Sm.
Woods (1851a, b)	Engeland	<i>S. pusilla</i> J.Woods (nom. inval.) ≡ <i>S. herbacea</i> L. var. <i>pusilla</i> Hook.f. ≡ <i>S. pusilla</i> (Hook.f.) J.Woods ex W.A.Clarke & E.S.Marshal** <i>S. ramosissima</i> J.Woods (nom. inval.) ≡ <i>S. herbacea</i> L. var. <i>ramosissima</i> Hook.f. ≡ <i>S. ramosissima</i> (Hook.f.) J.Woods ex W.A.Clarke & E.S.Marshal**
Dumortier (1868)	België*	<i>S. stricta</i> Dumort.*
Meyer (1824)	Duitsland	<i>S. herbacea</i> L. var. <i>stricta</i> G. Mey.
Moss (1911, 1912)	Engeland	<i>S. disarticulata</i> Moss <i>S. dolichostachya</i> Moss

lijnen en omvat onder meer ook *S. patula* Duval-Jouve die van het Middellandse Zeegebied is beschreven; er zijn nog geen overtuigende argumenten voor de verdere opsplitsing binnen *S. perennans*. In het Oostzee-gebied komen *S. perennans* en *S. europaea* bij elkaar, waarbij het onduidelijk is hoe deze soorten daar morfologisch onderscheiden kunnen worden (Pirainen 2015). Ook langs de Atlantische kust zijn af en toe exemplaren aangetroffen die genetische kenmerken van *S. perennans* hebben (Kadereit et al. 2012).

Binnen de **tetraploïde groep** wordt onderscheid gemaakt tussen *Salicornia procumbens* Sm. en *Salicornia persica* Akhani. Deze laatste soort komt in Europa niet voor en is voor dit artikel over Nederlandse taxa niet relevant (zie Kadereit et al. 2012).

Salicornia procumbens is een morfologisch gevarieerde soort, waarbinnen onder meer de beschreven soorten *S. dolichostachya* Moss, *S. emerici* Duval-Jouve, *S. fragilis* P.W.Ball & Tutin, *S. nitens* P.W.Ball & Tutin, *S. veneta* Pignatti & Lausi en *S. vicensis* J.Duvign vallen. Deze taxa worden door Kadereit et al. (2012) als synoniemen beschouwd van de ondersoort *S. procumbens* subsp. *procumbens*. Ook de in de Duitse Flora's onderscheiden *S. stricta* wordt door Kadereit et al. (2012) als een synoniem van deze ondersoort beschouwd, mede op basis van Teege (2009) en Teege et al. (2011). Drie andere ondersoorten (waaronder subsp. *pojarkovae* (N. Semenova) G. Kadereit & Pirainen), zijn voor Nederland niet relevant. Van enkele taxa is de status onzeker, waaronder een *Salicornia*-soort van de Zwarte Zeekust.

HET HUIDIGE ONDERZOEK

Met al de bovenstaande informatie als uitgangspunt, en na vele jaren verzamelen van allerlei exemplaren van *Salicornia* in binnen- en buitenland, proberen we antwoord te geven op de vraag in hoeverre de in het buitenland onderscheiden taxa ook in Nederland voorkomen. De vraag daarbij is met name of er genetische onderbouwing is voor het onderscheiden van meer taxa dan in de huidige Flora. Het is ons met name te doen om het taxon dat we in het veld de veldnaam *Salicornia decumbens* (sensu Aellen 1961, nom. inval.) hebben geven en dat in de tot nu toe genoemde literatuur weinig aan bod is gekomen. De

keuze voor de epitheton *decumbens* is in *Salicornia* niet op soortniveau beschikbaar, omdat die combinatie al gemaakt is voor een Zuid-Afrikaans overblijvend taxon (Pirainen et al. 2017; Steffen et al. 2010). De reden om het taxon *decumbens* sensu Aellen eruit te lichten is dat het relatief goed morfologisch te onderscheiden is van de andere tetraploïde taxa én een duidelijk eigen ecologie heeft: het taxon wordt uitsluitend aangetroffen op zandige stranden. Deze eigen ecologie is de reden geweest om een eigen plantengemeenschap rondom dit taxon te definiëren (Janssen 2017, Janssen et al. 2012, Tüxen 1974).

In 2018 is een selectie van monsters gemaakt uit een veel groter aantal sinds 2003 door de eerste en laatste auteur verzamelde zeekralen (deels verzameld op silica-gel), waarbij er op gelet is dat de veelheid aan morfologische variatie zo goed mogelijk is afgedekt en dat er bij voorkeur herbariummateriaal van de monsters aanwezig is. Voor een deel is buitenlands materiaal meegenomen in de analyses, waaronder vijf monsters van meerjarige zeekralen (*Sarcocornia*- en *Arthrocnenum*-soorten), om de resultaten in een bredere context te kunnen plaatsen. Er zijn in eerste instantie 88 monsters geselecteerd voor genetische analyse, waarvan 26 uit het buitenland en 62 uit Nederland. Van 60 van deze monsters is herbariummateriaal beschikbaar bij de eerste auteur; het materiaal zal ter zijner tijd worden overdragen aan het herbarium van Naturalis Biodiversity Center in Leiden (L).

Van alle monsters werd het DNA geïsoleerd middels de DNeasy Plant mini kit (Qiagen), en werden vervolgens per monster twee barcode-fragmenten (merkers) in het nucleaire genoom geamplificeerd via PCR. Het betreft de zogenaamde Internal and External Transcribed Spacers (ITS en ETS). De keuze voor deze merkers is in de eerste plaats gebaseerd op de wens om aan te sluiten bij het moleculaire verwantschapsonderzoek van Kadereit en anderen. Daarnaast speelt mee dat bekend is dat bij deze soortsgroep deels sprake kan zijn van polyploïden van diverse combinaties van oudersoorten. Het chloroplastgenoom (cpDNA) wordt slechts via de moeder doorgegeven, waardoor een polyploïde niet van diens ouder van moeders kant is te onderscheiden, wat mogelijk ten onrechte tot de conclusie leidt dat het eenzelfde (onder)soort betreft. Om ook van polyploïde individuen de volledige variatie te kunnen vastleggen is daarom gekozen voor merkers uit het nucleair ribosomaal DNA.

Voor ETS werd gebruik gemaakt van de primers ETS-Salicornia en 18S-II rev, beschreven in Kadereit et al. (2007). Voor ITS werd gebruikt van de primers ITS-An4 en ITS-An5, specifiek voor angiospermen ontwikkeld door Cheng et al. (2016). Deze primers amplificeren een fragment dat de gehele regio ITS1-5.8S-ITS2 omvat.

Omdat beide regionen gelegen zijn op het nucleaire DNA, kunnen per monster maximaal twee (voor diploïde soorten) of vier (voor tetraploïde soorten) genetische varianten voorkomen. Om per monster van alle aanwezige varianten een aparte sequentie te kunnen genereren, werd gebruik gemaakt van 'high-throughput sequencing' via een Illumina Miseq platform (PE 300bp). Na stringente kwaliteitsfiltering resulteerde dit in gemiddeld 54709 en 78741 'sequence reads' per monster voor respectievelijk ETS en ITS.

Voor identificatie van genetische varianten per merker per monster werd een conservatieve benadering gekozen, waarbij een afwijkende nucleotide (mutatie) alleen werd behouden indien deze bij tenminste één individu met meer dan 1000 kopieën (sequence reads) werd aangetroffen. Door deze conservatieve aanpak zijn we zeker dat een bepaalde afwijkende nucleotide niet wordt veroorzaakt door een artefact in de sequencing-analyse, maar daadwerkelijk een genetisch verschil vertegenwoordigt. Dit resulteerde in een set van gen-varianten die op tenminste één en meestal meerdere nucleotiden van elkaar verschilden. Een dergelijk nucleotideverschil kan spontaan in het betreffende individu zijn ontstaan, al vele generaties eerder zijn opgetreden, of – in het geval van een polyploïde individu – al zijn ontvangen van een van de oudersoorten. Niet elke variant moet dus direct worden gezien als een aparte (onder)soort, maar op basis van de combinatie van varianten die in een bepaald individu aanwezig is, zijn wel groepen van individuen te herkennen die meer of minder op elkaar lijken.

Na een eerste analyse zijn vier Nederlandse monsters verwijderd vanwege twijfel over de indeling in de diploïde of tetraploïde hoofdgroepen. Twee monsters waren als diploïd verzameld, maar lijken op basis van de genetica toch tetraploïde te zijn. Over twee andere monsters bestond twijfel omdat ze zeer vroeg in het seizoen waren verzameld.

In totaal worden hier de resultaten beschreven voor 5 monsters van meerjarige soorten, 31 monsters van diploïde soorten, en 48 monsters van tetraploïde zeekrallen.

RESULTATEN

In Tabel 4 en 5 zijn de resultaten voor de resterende 84 monsters weergegeven voor respectievelijk de ETS-analyse en de ITS analyse, met vermelding van de monstercode, locatie en datum van verzamelen, waarbij telkens twee namen zijn vermeld. De eerste betreft de veldnaam volgens de indeling uit Tabel 3, waarbij de veldnamen voor *Salicornia perennans* en *S. patula* alsmede de namen van buiten Europa zijn gebaseerd op de vindplaatsen en het verspreidingsgebied van de soorten. De tweede is de "gegroepeerde naam" volgens de indeling van Kadereit et al. (2012), waarbij echter de door hen gehanteerde *S. procumbens* subsp. *procumbens* is gesplitst in een ondersoort *procumbens* s.str. (komt overeen met onze veldnaam *S. decumbens*) en een ondersoort *strictissima* (komt overeen met onze veldnaam *S. dolichostachya*; zie Discussie en Conclusies).

Boven in Tabel 4 en 5 staan de meerjarige soorten, vervolgens de diploïde soorten, en in het onderste deel de tetraploïde soorten. De monsters zijn gesorteerd naar de gegroepeerde namen. In de overige kolommen staan de voornaamste varianten in basenparen die werden aangetroffen bij de analyse. In totaal werden op het gedeelte dat met ETS is geanalyseerd 49 varianten

in basenparen gevonden, in de ITS-analyse 68 varianten. Na het verwijderen van varianten waarvoor een zeer gering aantal kopieën codeert (wat waarschijnlijk op vervuiling of andere ruis berust), resteren er voor ETS 24 varianten, die geclusterd zijn tot 11 groepen, en voor ITS 33 varianten, geclusterd tot 11 groepen. De groepen staan in de tabellen in aparte kolommen. Bij de verdere bespreking wordt uitgegaan van de gegroepeerde naam, tenzij specifiek de veldnaam wordt genoemd.

ETS geeft een heel goed onderscheid tussen de diploïde en de tetraploïde groep, en ook tussen beide éénjarige groepen en de meerjarige soorten. Ook bij ITS vertonen de meerjarige soorten diverse eigen varianten, maar het verschil tussen de diploïde en de tetraploïde groep is minder scherp.

Binnen de **diploïde groep** heeft *Salicornia europaea* (beide ondersoorten) de varianten ETS4 en 2, en ITS2 en 3 als gemeenschappelijk kenmerk. De ETS-varianten ontbreken in de buitenlandse monsters van *S. perennans* (die zich kenmerkt door eigen varianten), uitgezonderd een (jong) monster dat in het veld *S. cf. patula* is genoemd. Het eerste *S. perennans*-monster (van de Zwarte Zee bij Varna, Bulgarije) wijkt sterk af in de ITS-analyse. Eén van de Nederlandse monsters (monster 230905/6, uit de Kwade Hoek) sluit hierbij aan, in zoverre dat de meeste kopieën coderen voor variant ITS3.

Binnen de diploïde groep is geen duidelijk verschil tussen de exemplaren die in het veld zijn verzameld als *Salicornia europaea* en *S. ramosissima* (syn. *S. brachystachya*). Opvallend is verder dat de monsters die als *S. obscura* in het veld zijn verzameld voor een deel kenmerken hebben (ETS23, ETS1) die overeenkomen met de tetraploïde soorten. Dit verschil komt in de ITS-analyse terug (ITS4, ITS10). Dit betreft vier monsters, waarvan geen enkele uit Nederland.

Vier van de zes monsters van *Salicornia europaea* subsp. *disarticulata* onderscheiden zich van vrijwel alle andere *S. europaea*-monsters, aan de hand van ITS4 en ITS10, een kenmerk dat ook in twee als *S. obscura* verzamelde exemplaren wordt aangetroffen.

Twee andere monsters van *Salicornia europaea* subsp. *europaea* wijken af van de rest: monsters AP34 (Vlieland) voor ITS18) en 230905/7 (Kwade Hoek) voor ITS12. Het is onduidelijk wat hier een verklaring voor is.

De **tetraploïden** onderscheiden zich aan de hand van de varianten ETS1 en 3, en ITS1, 5 en 7. Het derde tot en met zesde monster van *Salicornia decumbens* (veldnaam) heeft zowel kenmerken van de diploïde groep (ITS2 en 4) als van de tetraploïde groep (ITS 1, 5 en 7). Ze hebben de varianten ITS6 en 18 gemeen met andere monsters van *S. decumbens*. De eerste twee van deze monsters onderscheiden zich door de unieke varianten ETS16, ETS26, ITS11, ITS39. Twee andere monsters van *S. decumbens* (PRO16-1 en Vlie01, beide van de Vliehors op Vlieland) hebben variant ITS6 overeen met de hiervoor besproken *S. decumbens*-monsters. Zodoende resteren de laatste drie monsters *S. decumbens* die zich niet onderscheiden van de overige Nederlandse tetraploïden. Dit taxon is in Tabel 4 en 5 als *Salicornia procumbens* subsp. *procumbens* s.str. gegroepeerd.

Het valt verder op dat de buitenlandse monsters met de veldnamen *Salicornia veneta* en *S. emerici* zich tenminste deels genetisch onderscheiden van de andere tetraploïde monsters door eigen ETS- en ITS-varianten. Ze zijn als onbekende ondersoorten van *S. procumbens* gegroepeerd. De onderste twee monsters in Tabel 4 en 5, uit Rusland, die in eerste instantie als *S. perennans* zijn verzameld, lijken tot een andere, tetraploïde soort te behoren: ze hebben in ITS overeenkomstige kenmerken, maar onderscheiden zich van alle tetraploïde monsters in de ETS analyse.

Tabel 3. Veldnamen (veldidentificaties) gebruikt bij het verzamelen van materiaal van *Salicornia* L. (Zeekraal), met een korte beschrijving van de morfologische en ecologische kenmerken op basis van Haeupler & Muer (2000), Lahondère (2004), Stace (2010) en eigen waarnemingen. Met een * is aangegeven dat er ook buitenlands materiaal is meegenomen in de analyse. Een dubbele ** geeft aan dat uitsluitend buitenlands materiaal is geanalyseerd.

Groep	Veldnaam	Korte beschrijving van kenmerken
<i>Salicornia europaea</i> -groep (diploïde soorten)	<i>S. europaea</i> L. *	Fertiele segmenten met 1 bloem of 3 bloemen; zijdelingse en centrale bloemen sterk ongelijk in grootte (zie echter <i>S. obscura</i>); segmenten van de schijnaren diep ingesneden op de knopen, daardoor convex (bollend). Fertiele segmenten met 3 bloemen; bossig, sterk vertakt en vaak hoog (tot 35 cm); eind- en zijaren relatief lang (eindaar relatief lang, tot circa 5-6 cm) en alle aren opvallend spits; groen blijvend in herfst, met wat rode of roze delen; soort van kommen op het schor, doorgaans alleen staand of met zeekralen uit de <i>Salicornia procumbens</i> -groep.
	<i>S. obscura</i> P.W.Ball & Tutin **	Segmenten met 3 bloemen, deze ongeveer gelijk van grootte en daardoor lijkend op een tetraploïde soort; forse planten (tot 40 cm), donker en mat groen; West-Europa, geen Nederlandse soort, maar mogelijk synoniem met <i>S. europaea</i> (zoals hierboven beschreven).
	<i>S. patula</i> Duval-Jouve **	Segmenten met 3 bloemen; onduidelijk wat de verschillen met <i>S. europaea</i> en <i>S. ramosissima</i> zijn; Middellandse Zeegebied en mogelijk Zwarte Zeekust, geen Nederlandse soort.
	<i>S. perennans</i> Willd. **	Segmenten met 3 bloemen; cilindervormige aren, Oost en Zuidoost Europa, geen Nederlandse soort.
	<i>S. pusilla</i> J.Woods	Fertiele segmenten met 1 bloem; eindaar kort (tot circa 2 cm) en met weinig, sterk knobbelige segmenten; sterk (wijn)rood verkleurend in nazomer en herfst; groeit langs kommen, samen met <i>S. ramosissima</i> , vaak relatief hoog op het schor.
	<i>S. ramosissima</i> (Hook.f.) J.Woods ex W.A.Clarke & E.S.Marshals * (= <i>S. brachystachya</i> G. Mey.)	Fertiele segmenten met 3 bloemen; rechtopstaand, doorgaans weinig vertakt; eind- en zijaren kort (eindaar tot circa 3 cm), stomp; al vroeg in de zomer met rode randen en uiteindelijk wijnrood verkleurend; soort van dichtere schorvegetatie, vaak met <i>Puccinellia maritima</i> (Huds. Parl.).
	<i>Salicornia procumbens</i> -groep (tetraploïde soorten)	<i>S. nitens</i> P.W.Ball & Tutin
<i>S. fragilis</i> P.W.Ball & Tutin *		Groevorm rechtopstaand met duidelijke hoofdas en eindaar; weinig vertakt en zijaren kort, duidelijk korter dan eindaar en onderste niet tot halverwege de plant komend; vooral in smalle zone langs kreken op het schor.
<i>S. dolichostachya</i> Moss * (= <i>S. stricta</i> Dumort.) (= <i>S. strictissima</i> Gram ≡ <i>S. procumbens</i> Sm. subsp. <i>strictissima</i> (Gram) Wissk.)		Groevorm rechtopstaand (zelden opstijgend) met duidelijke hoofdas en lange, onvertakte eindaar en zijaren; niet rood verkleurend, maar soms wel enigszins oranje of geel/roze; pioniersoort van open slik en wad.
<i>S. decumbens</i> sensu Aellen, nom. inval. (bij Aellen (1961) als <i>S. stricta</i> (G. Mey.) Dumort. subsp. <i>decumbens</i> Aellen, nom. inval.) (= <i>S. procumbens</i> Sm. subsp. <i>procumbens</i> s.str.)		Plant liggend, naar meerdere kanten opstijgend, daardoor groevorm vogel-nestachtig, met diverse vertakkingen en geen duidelijke hoofdas; geel tot bruin verkleurend in herfst; soort van zandige stranden en zandige delen van het wad.
<i>S. emerici</i> Duval-Jouve **		Als <i>S. nitens</i> , maar niet glimmend, forser en (wijn)rood verkleurend in nazomer en herfst; Middellandse Zee en Zuidwestelijke Atlantische kust tot aan Bretagne, geen Nederlandse soort, maar mogelijk synoniem met <i>S. nitens</i> .
<i>S. veneta</i> Pignatti & Lausi **		Als <i>S. dolichostachya</i> , maar zeer fors (vaak 25 tot 40 cm hoog), met deels rode verkleuring; endem van de golf van Venetië (Italië, Slovenië, Kroatië); geen Nederlandse soort.

Van de als *Salicornia nitens* verzamelde vormen wijken de monsters uit De Putten (Harger- en Pettemerpolder, Noord-Holland) op unieke wijze af van alle andere tetraploïden. Ook in het barcode-project van [Naturalis](#) in Leiden kwamen Zeekraal-monsters van deze plek als afwijkende genetische vormen naar voren (schrift. meded. [Naturalis Biodiversity Center](#)).

De overige in het veld onderscheiden tetraploïde vormen in ons land (*Salicornia fragilis*, overige *S. nitens*) vertonen geen onderscheidende genetische kenmerken.

Ten slotte valt één monster op dat als enige op drie extra varianten scoort (ETS6, ETS49, ETS19). Het is vreemd dat een tetraploïde soort op 5 varianten scoort, dus mogelijk is sprake van vervuiling. Van ITS is bekend dat het soms voor verdubbeling van chromosoom zorgt. Bij ITS komt het twee keer voor (beide keer bij *S. decumbens*) dat er op 5 varianten wordt gescoord.

Tabel 4. Resultaten voor ETS. In de tabel is per monster (eerste kolom) het aantal gesequencete kopieën weergegeven dat codeert voor een variant (een bepaalde combinatie van basenparen). Bij meer dan 10.000 kopieën is het nummer in de tabel in kleur weergegeven. Als een monster bij twee varianten relatief veel codering laat zien, duidt dit op een heterozygoot.

Afkortingen: BU = Bulgarije, FR = Frankrijk, GR = Griekenland, IT = Italië, NA = Namibië, NL = Nederland, PO = Portugal, RO = Roemenië, RU = Rusland, SA = Saoedi Arabië, SP = Spanje, USA = Verenigde Staten van Amerika, ZA = Zuid-Afrika; S. = *Salicornia*, Sarc. = *Sarcocornia*, S. e. = *Salicornia europaea*, S. p. = *Salicornia procumbens*, sp. = species, ssp. = subspecies (ondersoort), ssp. p. = subspecies *procumbens*, s. str. = sensu stricto.

Monster	Locatie	Land	Veldnaam	Gegroepeerde naam	ETS10	ETS20	ETS21	ETS8	ETS29	ETS40	ETS5
meerjarige soorten											
AP38	Stilbaai	ZA	<i>Sarc. tegetaria</i>	Sarc. sp.	44893						
NAM1	Swakopmund	NA	<i>Sarc. natalensis</i>	Sarc. sp.		23042					
AP40	Bodega Bay	USA	<i>Sarc. cf. pacifica</i>	Sarc. sp.			22561				
Bz1	Spanje	SP	<i>Sarc. perennis</i>	Sarc. sp.				38789	100		
AP39	Ras Al Durajah	SA	<i>Sarc. fruticosa</i>	Sarc. sp.				16969	13945		
diploïde soorten											
AP43	Varna	BU	<i>S. perennans</i>	S. perennans							57912
AP44	Oldenburg	RU	<i>S. perennans</i>	S. perennans						5299	
OC1	Ocna Sibiului	RO	<i>S. perennans</i>	S. perennans						1038	50424
OC2	Ocna Sibiului	RO	<i>S. perennans</i>	S. perennans						478	23242
RUS1	Lake Bashkunchak	RU	<i>S. perennans</i>	S. perennans							1194
AP31	Corfu	GR	<i>S. cf. patula</i> (jong)	S. perennans							
230905/6	Kwade Hoek	NL	<i>S. europaea</i>	S. e. ssp. europaea							
AP34	Vlieland	NL	<i>S. europaea</i>	S. e. ssp. europaea							
ZK06036	De Putten	NL	<i>S. europaea</i>	S. e. ssp. europaea							
KH5	Kwade Hoek	NL	<i>S. europaea</i>	S. e. ssp. europaea							
ZK06043	De Putten	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
Port1	Figuiera de Foz	PO	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
BRA6	Rammekenshoek, Westerschelde	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
Bz7	Spanje	SP	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
AP35	Schiermonnikoog	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
SvV10	Spuikom Viane	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
ZK06041	De Putten	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
230905/7	Kwade Hoek	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
ZK06056	Baarland	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
ZK06042	De Putten	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
BRA5	Rammekenshoek, Westerschelde	NL	<i>S. ramosissima</i>	S. e. ssp. europaea							
AP46	Mont-St-Michel	FR	<i>S. obscura</i>	S. e. ssp. europaea							
Bz11	Spanje	SP	<i>S. obscura</i>	S. e. ssp. europaea							
Bz12	Spanje	SP	<i>S. obscura</i>	S. e. ssp. europaea							
AP45	Sables-d'or-les- Pins	FR	<i>S. cf. obscura</i>	S. e. ssp. europaea							
Pus 21	Terschelling?	NL	<i>S. pusilla</i>	S. e. ssp. disarticulata							
Pus 3	Terschelling?	NL	<i>S. pusilla</i>	S. e. ssp. disarticulata							
SV1	Slikken van Viane	NL	<i>S. pusilla</i>	S. e. ssp. disarticulata							
Pus 15	Terschelling?	NL	<i>S. pusilla</i>	S. e. ssp. disarticulata							
Pus 7	Terschelling?	NL	<i>S. pusilla</i>	S. e. ssp. disarticulata							
Sv2	Slikken van Viane	NL	<i>S. pusilla</i>	S. e. ssp. disarticulata							

Tabel 4 (vervolg).

Monster	Locatie	Land	Veldnaam	Gegroepeerde naam	ETS10	ETS20	ETS21	ETS8	ETS29	ETS40	ETS5
tetraploïde soorten											
KH2	Kwade Hoek	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
KH1	Kwade Hoek	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
H1	de Hors/Texel	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
H4	Rottummerplaat	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
H9	Voorne	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
H8	Voorne	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
PRO16-1	Vliehors	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
vlie01	Vliehors	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
H2	de Hors/Texel	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
vlie02	Vliehors	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
H19	de Hors/Texel	NL	<i>S. decumbens</i>	<i>S. p. ssp. p. s. str.</i>							
AP32	Laguna di Venezia	IT	<i>S. veneta</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
H15	Laguna di Venezia	IT	<i>S. veneta</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
Veneta I b	Laguna di Venezia	IT	<i>S. cf. veneta</i> (jong)	<i>S. p. ssp. ?</i>							
Veneta I c	Laguna di Venezia	IT	<i>S. cf. veneta</i> (jong)	<i>S. p. ssp. ?</i>							
Veneta I a	Laguna di Venezia	IT	<i>S. cf. veneta</i> (jong)	<i>S. p. ssp. ?</i>							
H11	Morbihan	FR	<i>S. emerici</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
H12	Morbihan	FR	<i>S. emerici</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
H13	Morbihan	FR	<i>S. emerici</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
08-2a	Vlieland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
08-2de	Vlieland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
ZK06031	Slufter, Texel	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
H7	Voorne	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
H10	Krabbenkreek	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
1	Voorne	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							30
ZK06065	Baarland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
H5 = 4 (= 230905/4)	Voorne	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
KH9	Kwade Hoek	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
ZK06065	Baarland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
ZK06066	Baarland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
Port2	Figuiera de Foz	PO	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
7 - Cb	Noordpolderzijl	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
Scfn2	Slikken van Flak- kee (Grevelingen)	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
H6	Rottummerplaat	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
AP33	Ars-en-Ré	FR	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
7-Ac	Noordpolderzijl	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
SvV4	Slikken van Flak- kee (Grevelingen)	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
SvV3	Slikken van Flak- kee (Grevelingen)	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
SVV09	Spuiikom Viane	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
ZK06047	De Putten	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
ZK06045	De Putten (5×)	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
ZK06046	De Putten	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							

Tabel 4 (vervolg).

Monster	Locatie	Land	Veldnaam	Gegroepeerde naam	ETS10	ETS20	ETS21	ETS8	ETS29	ETS40	ETS5
AP42	De Putten	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>							
ZK06017	Baarland	NL	<i>S. fragilis</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
Bz6	Spanje	SP	<i>S. fragilis</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
Bz5	Spanje	SP	<i>S. fragilis</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>							
Azov a	Rusland	RU	<i>S. perennans</i> *	<i>S. species</i>						479	
Azov b	Rusland	RU	<i>S. perennans</i> *	<i>S. species</i>						470	

* *Salicornia perennans* is een diploïde soort, maar de beide monsters zijn hier geplaatst vanwege de resultaten van de ITS-analyse, die erop wijst dat het om een tetraploïd taxon gaat.

Tabel 5. Resultaten voor ITS. Voor een toelichting en een verklaring van de gebruikte afkortingen: zie Tabel 4.

Monster	Locatie	Land	Veldnaam	Gegroepeerde naam	ITS17	ITS32	ITS37	ITS29	ITS45	ITS48	ITS42	ITS43	ITS8	ITS3
meerjarige soorten														
AP38	Stilbaai	ZA	<i>Sarc. tegetaria</i>	<i>Sarc. sp.</i>	51841									130
NAM1	Swakopmund	NA	<i>Sarc. natalensis</i>	<i>Sarc. sp.</i>		24290								
AP40	Bodega Bay	USA	<i>Sarc. cf. pacifica</i>	<i>Sarc. sp.</i>			19747	26232	0	0	0	0	0	
Bz1	Spanje	SP	<i>Sarc. perennis</i>	<i>Sarc. sp..</i>					12142	10682	9904	5936	14856	
AP39	Ras Al Durajah	SA	<i>Sarc. fruticosa</i>	<i>Sarc. sp.</i>							3742	7238	56814	
diploïde soorten														
AP43	Varna, Bulgarije	BU	<i>S. perennans</i>	<i>S. perennans</i>										2264
AP44	Oldenburg	RU	<i>S. perennans</i>	<i>S. perennans</i>										69604
OC1	Ocna Sibiului	RO	<i>S. perennans</i>	<i>S. perennans</i>										72234
OC2	Ocna Sibiului	RO	<i>S. perennans</i>	<i>S. perennans</i>										74218
RUS1	Lake Bashkunchak	RU	<i>S. perennans</i>	<i>S. perennans</i>										49180
AP31	Corfu	GR	<i>S. cf. patula</i> (jong)	<i>S. perennans</i>										52929
230905/6	Kwade Hoek	NL	<i>S. europaea</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										71544
AP34	Vlieland	NL	<i>S. europaea</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										
ZK06036	De Putten	NL	<i>S. europaea</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										1456
KH5	Kwade Hoek	NL	<i>S. europaea</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										781
ZK06043	De Putten	NL	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										1413
Port1	Figuiera de Foz	PO	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										
BRA6	Rammekenshoek, Westerschelde	NL	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										1102
Bz7	Spanje	SP	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>										913
AP35	Schiermonnikoog	NL	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. e. ssp. europaea</i>									14	593

Tabel 5 (vervolg).

Monster	Locatie	Land	Veldnaam	Gegroepeerde naam									ITS3	
					ITS17	ITS32	ITS37	ITS29	ITS45	ITS48	ITS42	ITS43		ITS8
H5 = 4 (= 230905/4)	Voorne	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										197
KH9	Kwade Hoek	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										139
ZK06065	Baarland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										169
ZK06066	Baarland	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										104
Port2	Figuiera de Foz	PO	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										162
7 - Cb	Noordpolderzijl	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										98
Scfn2	Slikken van Flakkee (Grevelingen)	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										155
H6	Rottummerplaat	NL	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										133
AP33	Ars-en-Ré	FR	<i>S. dolichostachya</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										77
7-Ac	Noordpolderzijl	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										140
SvV4	Slikken van Flakkee (Grevelingen)	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										144
SvV3	Slikken van Flakkee (Grevelingen)	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										190
SVV09	Spuikom Viane	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										130
ZK06047	De Putten	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>										124
ZK06045	De Putten (5×)	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>										182
ZK06046	De Putten	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>										112
AP42	De Putten	NL	<i>S. nitens</i>	<i>S. p. ssp. ?</i>										141
ZK06017	Baarland	NL	<i>S. fragilis</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										101
Bz6	Spanje	SP	<i>S. fragilis</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										234
Bz5	Spanje	SP	<i>S. fragilis</i>	<i>S. p. ssp. strictissima</i>										105
Azov a	Rusland	RU	<i>S. perennans*</i>	<i>S. species</i>										90
Azov b	Rusland	RU	<i>S. perennans*</i>	<i>S. species</i>										130

* *Salicornia perennans* is een diploïde soort, maar de beide monsters zijn hier geplaatst vanwege de resultaten van de ITS-analyse, die erop wijst dat het om een tetraploïd taxon gaat.

DISCUSSIE EN CONCLUSIES

De genetische technieken evolueren gelukkig sneller dan de soorten en inmiddels is het goed mogelijk om zeer gedetailleerde genetische data te krijgen over allerlei plantensoorten. Door gebruik te maken van zogenaamde 'high-throughput sequencing' is het mogelijk om bij polyploïde soorten (eventuele) meerdere sequentie-varianten per individu afzonderlijk in beeld te brengen. Voorheen werd deze stap nogal eens overgeslagen (onder andere in Kadereit et al. 2012), met als gevolg dat een potentieel onvolledig beeld ontstaat van de variatie binnen individuen en daarmee binnen soorten. Het feit dat onze resultaten inderdaad gemiddeld meerdere varianten per individu laten zien, bevestigt dit.

Hoeveel verschil er moet zijn om een onderscheiden groep als aparte soort of ondersoort te definiëren is een kwestie van 'taxonomische smaak', en hangt vaak samen met een structureel verschil in morfologie of standplaats. Dit is een algemeen probleem in de huidige taxonomie, met verschil van inzicht tussen

de zogenaamde 'lumpers' en de 'splitters'. Er is in dit onderzoek geprobeerd de onderscheiden groepen zo goed mogelijk te koppelen aan taxa die in Nederland en de omliggende landen zijn te onderscheiden op basis van morfologische kenmerken.

Uit een reeks van recente studies is gebleken dat er in Europa slechts in beperkte mate consistentie bestaat tussen *Salicornia*-soorten die zijn onderscheiden op basis van morfologische kenmerken en hun genetische diversiteit. De resultaten van onze studie sluiten voor een belangrijk deel hierbij aan: ook in het hier gepresenteerde onderzoek met de markers ETS en ITS wordt geen duidelijke relatie gevonden tussen de morfologisch gedefinieerde soorten en de genetisch geanalyseerde variatie. De tweedeling tussen diploïde en tetraploïde soorten komt wel goed naar voren, en wordt ondersteund door metingen aan kerngewicht (Zonneveld 2019). Wel vertoont een aantal exemplaren die wij hebben verzameld onder de veldnaam *Salicornia decumbens* kenmerken van beide groepen.

Toch springen twee aanvullende resultaten in het oog voor wat betreft het Nederlandse materiaal. Van de 11 monsters

Tabel 5 (vervolg).

ITS2	ITS4	ITS10	ITS12	ITS14	ITS1	ITS5	ITS7	ITS6	ITS18	ITS11	ITS39	ITS35	ITS31	ITS44	ITS34	ITS65	ITS13	ITS19	ITS26	ITS59	ITS68	ITS56	
52					58414	3532	1943																
					57252	1525	1334																
					54932	10	2220																26
					58850		2314																7522
					54443	5378	2740																
					39613																		
					57300	2967	2101																
					48381	18005						179											
879					30507	43338	1																
56					61992	4026																	6717
					61670	1083	865			259	60												
					62304	3069	2001																
699					58053	1661	1501																
					60946	1088						5968											
35					54794	3149						4830											
					52303	7446						4755											
					52392	4499						4020											
					60202	1677																	
					40627	20244																	
					57687	2252	1																
					55417																		
					52949																		

die onder de veldnaam *Salicornia decumbens* zijn verzameld, hebben acht (73%) genetische variatie die afwijkt van alle andere tetraploïde zeekralen in deze analyse. Die variatie is niet bij alle monsters hetzelfde. Echter, in combinatie met de relatief goede morfologische herkenbaarheid van dit taxon (zie Tabel 2 en de Appendix) én de duidelijke eigen ecologische positie (Janssen et al. 2012), stellen we voor in de Nederlandse Flora twee tetraploïde taxa te onderscheiden. In navolging van Kadereit et al. (2012) kan dit dan het beste gebeuren op het niveau van ondersoort, te weten als *S. procumbens* subsp. *procumbens* s.str. en de recent op ondersoortsniveau onderscheiden *S. procumbens* subsp. *strictissima* (Gram) Wissk. is (Wisskirchen 2021; gebaseerd op de beschrijving van *S. strictissima* door Gram in Raunkiaer 1934). De naam *S. procumbens* subsp. *procumbens* is erg verwarrend, omdat deze in veel publicaties (waaronder Kadereit et al. 2012) voor een bredere groep van tetraploïde taxa is gehanteerd, wat voor ons de reden is om er sensu stricto aan toe te voegen. In de Appendix beschrijven we de morfologische kenmerken van de ondersoorten van *S. procumbens*, waarbij we ook de standplaats in ons land beschrijven.

De overige tetraploïde monsters uit Nederland vertonen weinig genetische verschillen, uitgezonderd een groepje planten dat als *Salicornia nitens* is verzameld en van één en dezelfde, geïsoleerde populatie afkomstig is (locatie De Putten). De planten van de populatie in De Putten onderscheiden zich morfologisch door het sterk glimmende uiterlijk, en verkleuring in de herfst naar oranjerood. Dat laatste wijkt af van de kenmerken van andere ondersoorten van *S. procumbens* in ons land, en doet denken aan de beschrijving van *S. nitens* in Stace (2010). Het is echter niet zeker of alle morfologische kenmerken overeenkomen met die van *S. nitens* uit het buitenland, want de soort is daar door ons nooit als vers materiaal gevonden (of herkend). De (geïsoleerde) populatie uit De Putten is in elk geval genetisch afwijkend van alle andere zeekralen die in Nederland gevonden zijn, wat deze populatie vanuit het oogpunt van natuurbescherming waardevol maakt. Nader onderzoek naar de juiste identificatie is voor deze populatie wenselijk. Deze populatie is in Tabel 4 en 5, samen met andere rood-verkleurende exemplaren gegroepeerd onder *Salicornia procumbens* subsp. ?. Aangezien de overeenkomst met *S. nitens* weinig zeker is, hebben we er

voor gekozen het taxon van de populatie in De Putten vooralsnog geen naam te geven (zie ook de [Appendix](#)).

De voornaamste diversiteit binnen de diploïde groep in ons land is het onderscheid van *Salicornia europaea* subsp. *disarticulata*, waarvan vier van de zes monsters een eigen genetisch kenmerk vertonen. Voor deze ondersoort zou het goed zijn om meer materiaal te analyseren en bij de identificatie van exemplaren ook goed te letten op kenmerken die op de hybride *Salicornia* nothosubsp. *marshallii* Lambinon & Vanderp. duiden (zie [Duistermaat 2020](#)). Er volgt uit onze studie geen aanleiding voor het onderscheiden van *S. europaea* en *S. ramosissima*. Deze taxa lijken wel ecologisch verschillende voorkeuren te hebben (zie [Tabel 3](#)), maar er zijn veel exemplaren die moeilijk te plaatsen zijn; dit onderscheid zou beter uitgezocht moeten worden.

Over het buitenlandse materiaal willen we hier geen conclusies trekken, omdat er relatief weinig materiaal in de analyse is betrokken dat ook nog eens van diverse locaties afkomstig is. Mogelijk zijn ook de determinaties niet in alle gevallen betrouwbaar. Wel is het opvallend dat *Salicornia perennans*, *S. emerici*, *S. veneta* en *S. obscura* een aantal eigen varianten laten zien, waarbij vooral binnen *S. perennans* diverse genetische variatie optreedt. *Salicornia perennans* wordt ook door [Kadereit et al. \(2012\)](#) als een aggregaat beschouwd. Opvallend is ook dat het monster uit Varna (Bulgarije) sterk afwijkt, waar ook [Kadereit et al. \(2012\)](#) genetisch afwijkend materiaal van zeekralen aan de kust van de Zwarte Zee als een niet nader beschreven *Salicornia* onderscheiden. Al met al biedt onze studie voldoende perspectief om in Europees kader nader onderzoek te doen naar gedetailleerde genetische differentiatie in de brede groepen van [Kadereit et al. \(2012\)](#) en de mogelijk overeenkomsten van die genetische differentiatie met morfologische en ecologische kenmerken.

Ten slotte willen we benadrukken hoe belangrijk het is dat materiaal van zeekraal in het veld op het juiste tijdstip verzameld wordt, dit wil zeggen relatief laat in het groeiseizoen. Optimaal voor het verzamelen is de periode half september – half oktober. Materiaal dat te vroeg wordt verzameld (vóór half augustus) kan in veel gevallen niet goed op naam worden gebracht. Hierdoor kunnen gemakkelijk fouten optreden bij het determineren van zeekralen in het veld. Het is niet onwaarschijnlijk dat foutieve determinatie (ook door experts) voor enige verwarring heeft gezorgd in al de hier besproken studies.

Dankwoord – Het materiaal van *Salicornia veneta* is aangeleverd door Flora Andreucci, en het materiaal uit Rusland door Valentin Golub en Tatiana Lysenko. Ben Zonneveld wordt bedankt voor de extra metingen van het kerngewicht van exemplaren zeekraal. Leni Duistermaat wordt hartelijk bedankt voor haar kritisch becommentariëren van eerdere versies van het manuscript en het uitpluizen van vraagstukken rondom de nomenclatuur. Ten slotte veel dank aan Hans Kruijer voor de moeite die hij in de redactie van dit artikel heeft gestoken, met name wat betreft de lay-out van de tabellen. De genetische analyses zijn uitgevoerd binnen het WUR KB-project 'Building with Nature'.

LITERATUUR

- Aellen P. 1961. Chenopodiaceae (Meldengewächse) 3. Teil. In: Hegi G (ed.). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 3 (2), München.
- Ball PW. 1993. *Salicornia* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. (ed.). *Flora Europaea*. Vol 1. Cambridge University Press, London.
- Ball PW, Tutin TG. 1959. Notes on annual species of *Salicornia* in Britain. *Watsonia* 4: 193–205.
- Blankaart S. 1698. *Den Nederlandschen Herbarius ofte Kruid-boek der Voornaamste kruiden, tot de Medicyne, Spys-bereidingen en Kunstwerken dienstig*. Jan ten Hoorn, Amsterdam. (*Salicornia* op p. 337–338).
- Blankaart S. 1714. *Den Nederlandschen Herbarius of Kruidboek, Der Voornaamste Kruiden, tot de Medicyne, Spysbereidingen en Kunstwerken dienstig, 2^e druk*. Nicolaar ten Hoorn, Amsterdam. (*Salicornia* op p. 330–331).
- Brand GH. 1987. *Salicornia pusilla* J.Woods over het hoofd gezien? *Gorteria* 13: 243–244.
- Cheng T, Xu C, Lei L, Li C, Zhang Y, Zhou S. 2016. Barcoding the kingdom Plantae: new PCR primers for ITS regions of plants with improved universality and specificity. *Molec. Ecol.* 16: 138–149. (<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12438>).
- Clarke WA, Marshal ES. 1908. *The London Catalogue of British Plants*, ed. 10. George Bell and Sons, London. [*Salicornia* op p. 33].
- Davy AJ, Bishop GF, Costa CSB. 2001. Flora of the British Isles. *Salicornia* L. (*Salicornia pusilla* J. Woods, *S. ramosissima* J. Woods, *S. europaea* L., *S. obscura* P.W. Ball & Tutin, *S. nitens* P.W. Ball & Tutin, *S. fragilis* P.W. Ball & Tutin and *S. dolichostachya* Moss). *J. Ecol.* 89: 681–707. (<https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00607.x>).
- Duistermaat H. 2020. Heukels' Flora van Nederland, ed. 24. Noordhoff Uitgevers, Groningen / Utrecht.
- Dumortier B. 1868. Bouquet du littoral Belge. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 1: 318–371.
- Feekes W. 1936. De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeer-polder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. *Ned. Kruidd. Arch. (Serie 3)* 46: 1–296.
- Géhu JM, Géhu-Franck J. 1989. Les salicornes annuelles du Nord-Ouest de la France et leur phytoecologie. *Colloq. Phytosoc.* 18: 25–40.
- Haeupler H, Muer T. 2000. *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Hooker JD. 1870. *The student's flora of the British Islands*. Macmillan and Co., London. [*Salicornia* op p. 320–321].
- Janssen JAM. 2017. Thero-Salicornietea. In: Schaminée JHJ et al. *Revisie Vegetatie van Nederland*. *Stratiotes* 50/51: 87–88.
- Janssen JAM, Haveman R, Kers AS, de Ronde I. 2012. De Zandzeekraal-associatie (*Salicornietum decumbentis*) in Nederland. *Stratiotes* 43: 26–33.
- Kadereit G, Mucina L, Freitag H. 2006. Phylogeny of Salicornioideae (Chenopodiaceae): diversification, biogeography, and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon* 55: 617–642. (<https://doi.org/10.2307/25065639>).
- Kadereit G, Ball P, Beer S, Mucina L, Sokoloff D, Teege P, Yaprak AE, Freitag H. 2007. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., Chenopodiaceae). *Taxon* 56: 1143–1170. (<https://doi.org/10.2307/25065909>).
- Kadereit G, Piirainen M, Lambinon J, Vanderpoorten A. 2012. Cryptic taxa should have names: reflections in the glasswort genus *Salicornia* (Amaranthaceae). *Taxon* 61: 1227–1239. (<https://doi.org/10.1002/tax.616005>).
- Kaligarič K, Bohanec B, Simonovik B, Šajna N. 2008. Genetic and morphologic variability of annual glassworts (*Salicornia* L.) from the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *Aquatic Bot.* 89: 275–282. (<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.02.003>).
- König D. 1960. Beitrage zur Kenntnis der deutschen Salicornien. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem.* 8: 5–58.
- Koutstaal BP, Schat H, Elenbaas PFM. 1985. De *Salicornia*-soorten van Zuidwest-Nederland. *Gorteria* 12: 191–205.
- Lahondère Ch. 2004. Les salicornes s.l. sur les côtes françaises. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, n.s., num. spec. 24: 1–122.
- Lambinon L, Delvosalle L, Duvigneaud J. 2004. *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines*, ed. 5. Patrimoine du Jardin Botanique National de Belgique, Meise.
- Lambinon J, Vanderpoorten A. 2007. Les salicornes (*Salicornia* s.l.), groupe taxonomique emblème de la flore des sols salés et de sa complexité. *Bull. Soc. Linn. Nord-Picardie* 25: 11–17.
- Linnaeus C. 1753. *Species plantarum*, ed. 1: 3. Salvius, Stockholm.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molec. Phylog. Evol.* 12: 333–349. (<https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0614>).
- Meyer GFW. 1824. Über die Vegetation der Ostfriesischen Inseln. *Hann. Magaz.* 19-24: 145–200.
- Moss CE. 1911. Some species of *Salicornia*. *J. Bot.* 49: 177–185.
- Moss CE. 1912. The international phytogeographical excursion in the British Isles. XII. Remarks on the characters and nomenclature of some critical plants noticed on the excursion. *New Phytol.* 11: 398–414.
- Murakeözy EP, Aïmouche A, Meudec A, Edslandes D, Poupart N. 2007. Phylogenetic relationships and genetic diversity of the Salicornieae (Chenopodiaceae) native to the Atlantic coasts of France. *Pl. Syst. Evol.* 264: 217–237. (<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0511-0>).
- Oberdorfer E. 1979. *Pflanzensoziologische exkursions flora*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Piirainen M. 2015. Pattern of morphological variation of *Salicornia* in north Europe. *Nordic J. Bot.* 33: 733–746. (<https://doi.org/10.1111/njb.00848>).
- Piirainen M, Liebisch O, Kadereit G. 2017. Phylogeny, biogeography, systematics and taxonomy of Salicornioideae (Amaranthaceae / Chenopodiaceae) – A cosmopolitan, highly specialized hygrohalophyte lineage dating back

- to the Oligocene. *Taxon* 66: 109–132. (<https://doi.org/10.12705/661.6>).
- Raunkjær C. 1934. *Dansk Ekursions-flora*, ed. 5. Gyldendal, København.
- Smith JE. 1813. *English Botany* 35: t. 2475. James Sowerby, London.
- Stace C. 2010. *New flora of the British Isles*, ed. 3. Cambridge University Press, Cambridge.
- Steffen S, Mucina L, Kadereit G. 2010. Revision of *Sarcocornia* (Chenopodiaceae) in South Africa, Namibia and Mozambique. *Syst. Bot.* 35: 390–408. (<https://doi.org/10.1600/036364410791638379>).
- Teege PK. 2009. Entstehung und Diversifizierung der mittel- und westeuropäischen *Salicornia*-Arten. Dissertation Johannes Gutenberg-Universität, Mainz.
- Teege P, Kadereit JW, Kadereit G. 2011. Tetraploid European *Salicornia* species are best interpreted as ecotypes of multiple origin. *Flora* 206: 910–920. (<https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.009>).
- Tison J-M, de Foucault B. 2014. *Flora Gallica. Flore de France. Biotope, Mèze*.
- Tüxen R. 1974. *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. Völlig neu bearbeitete Auflage*. Verlag von J. Cramer, Lehre.
- van der Meijden R. 1983. *Heukels' Flora van Nederland*, 20e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- van der Meijden R. 1990. *Heukels' Flora van Nederland*, ed. 21. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- van der Meijden R. 1996. *Heukels' Flora van Nederland*, ed. 22. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- van der Meijden R. 2005. *Heukels' Flora van Nederland*, ed. 23. Wolters-Noordhoff, Groningen / Houten.
- Vanderpoorten A, Hardy OJ, Lambinon J, Raspé O. 2011. Two reproductively isolated cytotypes and a swarm of highly inbred, disconnected populations: a glimpse into *Salicornia*'s evolutionary history and challenging taxonomy. *J. Evol. Biol.* 24: 630–644. (<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02198.x>).
- Wisskirchen R. 2021. Eine Neukombination in der Gattung *Salicornia* (Chenopodiaceae). *Kochia* 14: 1–5.
- Woods J. 1851a. On the various forms of *Salicornia*. *Proc. Linn. Soc. London* 2: 109–113.
- Woods J. 1851b. On the various forms of *Salicornia*. *Bot. Gaz.* 3: 29–33.
- Zonneveld BJM. 2019. The DNA weights per nucleus (genome size) of more than 2350 species of the Flora of The Netherlands, of which 1370 are new to science, including the pattern of their DNA peaks. *Forum Geobot.* 8: 24–78. (<https://dx.doi.org/10.3264/FG.2019.1022>).

APPENDIX

Nederlandse ondersoorten uit de *Salicornia procumbens*-groep***Salicornia procumbens* Sm. groep** (tetraploïde soorten)

Zijbloemen vrijwel zo groot als de centrale bloem. Segmenten cilindrisch, niet of weinig ingesneden op de knopen. Vliezig randje onder de bloem onopvallend groen, stomp. In het najaar groenblijvend tot iets geelbruin/oranje verkleurend (bij uitzondering wijnrood).

***Salicornia procumbens* Sm. subsp. *procumbens* s.str.** | voorgestelde Nederlandse naam: **Zandzeekraal**

Plant liggend en naar meerdere zijanten opstijgend, tot een groeiwijze zonder duidelijke hoofdas ('vogelnestachtig'). Stengel meestal sterk S-vormig gebogen op het maaiveld. Hoogte van de plant 5–25 cm. Eindtakken niet langer dan zijtakken, deel zijaren vaak krom omhoog gebogen. Eindaar ca. 4–8 cm, bestaande uit 10–20 segmenten (zelden meer). Segmenten cilindrisch (niet sterk ingesnoerd), ongeveer even breed als hoog (2.5–4 bij 3–4 mm), vaak breder dan hoog. Planten donker tot licht matgroen, geel of bruin verkleurend in de herfst, vrijwel nooit oranje en nooit rood. Wortelstelsel vaak met penwortel en grote omvang. Stengel aan de voet meestal 5–9 mm dik.

Een pionier van zandige wadkust en stranden, regelmatig licht overstoven met zand en dan samengroeiend met Biestarwegras. Relatief klein areaal, voornamelijk bekend uit het Nederlandse, Duitse en (mogelijk) Deense Waddengebied, in Nederland op alle Waddeneilanden, maar ook gevonden in de Zuidwestelijke Delta (Voorne, Kwade Hoek). Momenteel niet met zekerheid bekend uit Engeland, waar het typemateriaal van *Salicornia procumbens* vandaan komt, dat – op scans – sterk doet denken aan deze ondersoort.

***Salicornia procumbens* Sm. subsp. *strictissima* (Gram)**
Wissk. | voorgestelde Nederlandse naam: **Slijkzeekraal**

Plant vrijwel altijd recht en struikvormend, soms iets opstijgend en met een duidelijke hoofdas, 10–25(–35) cm hoog. Eindtak duidelijk langer dan zijtakken, eindaar soms kort (2 cm) maar meestal zeer lang (4–12 cm), en doorgaans met veel (15–30) segmenten. Zijaren eveneens lang, recht omhoog staand, doorgaans tot over de helft van de stengel reikend, veelal opstijgend ten opzichte van de stengel, soms ijl en met korte opstijgende zijaren. Segmenten cilindrisch (niet sterk ingesnoerd), ca. (2–)3–4(–5) mm breed, meestal hoger dan breed of even hoog als breed. Plant in de herfst verkleurend van groen naar geel naar iets roze. Stengel aan de voet meestal 3–7 mm dik, zelden dikker. Wortelstelsel meestal veelvuldig vertakt en dan van grote omvang (tot > 200 cm³), soms met penwortel van weinig omvang.

Een ondersoort van (min of meer) kleiige pionierzones op het wad (rond de gemiddeld hoogwaterlijn), langs kreken of in kommen hoger op het schor, ook binnendijks langs zoute kreken op kleiige standplaatsen. Liggende vormen kunnen lijken op subsp. *procumbens*, maar zijn hiervan te onderscheiden door de langere zijtakken en aren, de oranje, zelden rode verkleuring, en segmenten die hoger dan zijn breed.

***Salicornia procumbens* Sm., onbekende ondersoort | Glanzende zeekraal**

Lijkt op subsp. *strictissima*, maar liggend tot staand, sterk glimmend, laag (gemiddelde hoogte plant 10–15 cm), met korte schijnaren (eindaar doorgaans 3–7 cm lang) en cilindrische, vrij dikke segmenten. Glanzend lichtgroen, verkleurend tot oranje, roze of soms wijnrood.

Het materiaal van deze ondersoort, in deze studie met de veldnaam *Salicornia nitens* genoemd, wijkt genetisch af van andere zeekralen en komt uitsluitend uit De Putten, de binnendijkse polder achter de Hondsbossche Zeewering. Materiaal uit de Zuidwestelijke Delta (o.a. de Grevelingen, Spuikom Viane) dat sterk rood verkleurt (maar minder sterk glimt) is in het veld ook als *S. nitens* benoemd, maar is in onze studie genetisch niet te onderscheiden van subsp. *strictissima*.

Het verspreidingsgebied van de onbekende ondersoort uit De Putten is onduidelijk, zowel in ons land als erbuiten. Het is onwaarschijnlijk dat de ondersoort alleen bij De Putten voorkomt. Alvorens een naam aan deze ondersoort te geven, moeten de genetische overeenkomsten met buitenlandse tetraploïde zeekralen beter onderzocht worden, ook om uit te kunnen sluiten dat het taxon al beschreven is.