

Eine Neukombination in der Gattung *Salicornia* (*Chenopodiaceae*)

ROLF WISSKIRCHEN

Zusammenfassung: Die Taxonomie der Gattung *Salicornia* ist kompliziert und Gegenstand fortlaufender Untersuchungen (vgl. KADEREIT & al. 2007, 2012, PIIRAINEN & al. 2017). Dies gilt auch für die Verhältnisse an der deutschen Küste, wenngleich in einem sehr überschaubaren Umfang. Die Ergebnisse von TEEGE & al. (2011) über die Queller-Populationen an der deutschen Nordseeküste werden als solche anerkannt, aber im Fall von *S. stricta* andere Schlussfolgerungen gezogen. Der Behauptung, dass bei *S. stricta* „ecotypes of different origin“ einen Fall von Polyphyly manifestieren, wird widersprochen, da es sich im infraspezifischen Bereich um evolutionäre Netzwerke und nicht um auseinanderstrebende stammesgeschichtliche Gruppen (Kladen) handelt, selbst wenn ein hohes Maß an Autogamie vorliegt. Schlussfolgernd wird unter Berücksichtigung des morphologischen, ökologischen und chorologischen Informationswertes von *S. stricta* sowie der nomenklatorischen Gegebenheiten das Taxon als *S. procumbens* subsp. *strictissima* neu kombiniert.

Abstract: A new combination in *Salicornia* (*Chenopodiaceae*). Taxonomy of *Salicornia* species is complicated and subject of ongoing research (see KADEREIT & al. 2007, 2012, PIIRAINEN & al. 2017). This is also true for the German coast though only to a small degree. The results of TEEGE & al. (2011) for the glassworts populations of the German Northern Sea coast are acknowledged as such, but in the case of *S. stricta* different conclusions are drawn. The conclusion that *S. stricta* consists of “ecotypes of different origin” and manifests a case of polyphyly is contradicted, since the infraspecific sphere is a matter of evolutionary networks and not one of diverging phylogenetic groups (clades), even if a high degree of autogamy is present. In conclusion, considering the morphological, ecological and chorological information value of *S. stricta* as well as nomenclatural circumstances the new combination *S. procumbens* subsp. *strictissima* is proposed.

Rolf Wisskirchen
Hubertusstraße 19, 53498 Bad Breisig;
rolf-wisskirchen@t-online.de

1. Einleitung

Die Frage, welche und wie viele *Salicornia*-Arten an der Nordseeküste vorkommen und welche ihre korrekten Namen sind, ist von Botanikern über einen langen Zeitraum diskutiert worden. Für das deutsche Florengebiet sind die Publikationen von BUCHENAU & FOCKE (1873), KÖNIG (1960) und DAHMEN (1989) besonders relevant. Ihre Beiträge zeigen einen zunehmenden Fortschritt im Verstehen dieser Verwandtschaftsgruppe. Die Befunde von TEEGE & al. (2011) auf der Grundlage von AFLP-Analytik und reziproken Transplantations-Experimenten haben nun zu neuen Erkenntnissen geführt, und dies wiederum zu einer deutlichen Reduzierung der Zahl von *Salicornia*-Arten an der deutschen Nordseeküste. Nur *S. europaea* s. l. und *S. procumbens* s. l. werden von den Autoren auf Artenebene anerkannt – im Gegensatz zu früheren Klassifikationen, die vier oder mehr Arten in diesem Gebiet vorsahen.

2. Diskussion

Die Daten und Argumente für diese Reduktion sind überzeugend. Die Autoren konnten zeigen, dass die *S. stricta*- und *S. procumbens*-Populationen eine Abstammungslinie bilden – im Gegensatz zum Urteil von DAHMEN & WISSKIRCHEN (1998) und JÄGER (2011) – und folglich als zu nur einer Art gehörig interpretiert werden. Bis zu diesem Punkt gibt es keinen Dissens. Das ändert sich aber bei der Frage der taxonomischen Behandlung der Sippen. TEEGE & al. (2011) akzeptieren nur Geotypen (geographische Rassen) als Untereinheiten (Unterarten) von *S. procumbens*, während Sippen, die

Ökotypen (ökologische Rassen) darstellen, nicht klassifiziert werden. Bezüglich der früher als Arten postulierten Sippen *S. procumbens* s. str. (Abb. 1) und *S. stricta* (Abb. 2) schreiben die Autoren: "These two taxa can be distinguished by their growth form, branching pattern and inflorescence and flower morphology (Fig. 1; see also KÖNIG, 1960: Fig. 2), and most specimens can be identified unambiguously." [Diese beiden Taxa können anhand von Wuchsform, Verzweigungsmuster, Blütenstands- und Blütenmorphologie unterschieden werden (Abb. 1; vergleiche auch König, 1960: Abb. 2), und die meisten Pflanzen können ohne Probleme identifiziert werden]. Ähnliches bemerkt PIIRAINEN (1991, p. 83): "This subspecies differs clearly from the main variety and deserves taxonomic recognition." [Diese Unterart unterscheidet sich klar von der Hauptsippe und verdient taxonomische Berücksichtigung]. Taxonomische Berücksichtigung von *S. stricta* mit detaillierten Sippen-Informationen findet sich auch (hier auf Varietätsrang) bei LAMBINON & VERLOOVE (2015). So gesehen ist es verwunderlich, wenn es bei TEEGE & al. (2011) dann weiter heißt: "They are ecotypes of different origin and therefore cannot be accepted because only monophylous taxa can be accepted." [Diese [die Populationen von *S. stricta*] sind Ökotypen unterschiedlicher Herkunft und können daher nicht akzeptiert werden, weil nur monophyletische Taxa akzeptiert werden können]. Mit anderen Worten: *Salicornia stricta* ist ein polyphyletisches Gebilde, da seine Bestandteile polytop, d. h. unabhängig voneinander an verschiedenen Orten, entstanden sind. Dem ist entgegenzuhalten, dass die *S. stricta*-Populationen nicht das Produkt unterschiedlicher Elternarten sind. Es sind Differenzierungen innerhalb einer Art. Es handelt es sich bei diesen Pflanzen aber nicht um auffällige Ein-Merkmal-Morphotypen, wie man dies aus der Variabilität vieler Arten kennt, und die von geringer Bedeutung sind. Weiterhin geht es hier auch nicht um standortinduzierte Modifikationen, die in der Vergangenheit nicht selten mit formalen Taxanamen belegt wurden (wie *S. stricta* subsp. *nitidiformis* D. KOENIG für Pflanzen mit nestförmigem Habitus), sondern es geht um genetisch stabile Populationssysteme mit vielen korrelierten Merkmalen und einem entsprechenden Informationswert.

Der Begriff Polyphyly bezeichnet eine künstliche Gruppierung von nicht näher verwandten

Taxa ohne gemeinsame Stammform, somit ein nicht auf Verwandtschaft, sondern auf Ähnlichkeit in bestimmten, parallel entstandenen Merkmalen beruhendes Konstrukt. Polytopie („an vielen Orten“) ist ein Begriff, der vor allem aus der Medizin bekannt ist und das Auftreten von Symptomen gleichzeitig oder hintereinander an verschiedenen Körperstellen charakterisiert. Im Bereich der organismischen Evolution ist damit die mehrfache Entstehung ein und derselben Sippe an verschiedenen Orten (und wohl auch zu verschiedenen Zeiten) gemeint, egal ob auf Artebene oder infraspezifisch. Der Begriff Polytopie impliziert im Gegensatz zu Polyphyly kein Werturteil. In gleicher Weise ist auch der Begriff Ökotyp nicht mit einem bestimmten Wert besetzt, sondern ebenfalls rein deskriptiv. Polytopie und Polyphyly sind also nicht dasselbe. Ihrer Gleichsetzung möchte ich daher widersprechen. Man kann der Natur auch nicht vorschreiben, wie Sippen zu entstehen haben, um akzeptiert zu werden. Die kladistische Vorstellung der Entstehung der biologischen Vielfalt durch Artenspaltung ist ein schönes Modell, aber eben nur ein Modell und nicht unbedingt durchgehend ein Abbild der Realität. Man sollte bei der Anwendung taxonomischer Konzepte also stärker abstrahieren, d. h. das Wortwörtliche durch Sinngemäßes ersetzen.

Der Gebrauch des Begriffs "polyphyletic" im Bezug auf Ökotypen von *S. procumbens* s. l. ist meines Erachtens eine Fehlanwendung. Ein phylogenetisches Verzweigungsmuster (Kladogramm) ist Ausdruck divergenter Evolution. „Phylogenese: Die Aufspaltung von Populationen durch irreversible genetische Divergenz.“ (WÄGELE 2000: 10). Die Binnenstruktur innerhalb einer Art ist dagegen ein Netzwerk, ein retikulantes System von Verwandtschaftsbezügen durch Genaustausch, auch wenn der Genfluss durch ein hohes Maß an Selbstbefruchtung (Autogamie) stark reduziert ist.

Autogamie ist ein verbreitetes Fortpflanzungssystem speziell bei kleinblütigen Einjährigen. Besonders häufig tritt sie bei den an Pionierarten reichen Familien *Chenopodiaceae* und *Polygonaceae* auf (WISSKIRCHEN 2001). TEEGE & al. (2011) stellten fest, dass 80–90 % der untersuchten Pflanzen morphologisch entweder zu *S. procumbens* oder zu *S. stricta* gestellt werden konnten. Es stellt sich die Frage, was mit den verbleibenden 10–20 % ist. Meiner Meinung nach zeigt das, dass tatsächlich noch

Genaustausch stattfindet. Natürlich ist es auch denkbar, dass immer noch neue Populationen entstehen, die noch nicht ausdifferenziert und daher nicht sicher anzusprechen sind. In welchem Verhältnis beide Möglichkeiten stehen, ist unklar. In seiner Dissertation schreibt TEEGE (2009) zur Frage des Genaustauschs: „Die verschiedenen Öko- und Morphotypen scheinen durch fortgesetzte Inzucht zu persistieren und damit vollständig reproduktiv isoliert zu sein (KÖHL 2008). Für die diploiden Taxa konnte dies durch eine Nachkommenschaftsanalyse mit Mikrosatelliten überzeugend belegt werden (KÖHL 2008). Innerhalb des tetraploiden Artenkomplexes zeigten einige molekulare Untersuchungen jedoch einen geringen Genfluss zwischen Morphotypen (KÖHL 2008) und sogar zwischen den Ploidiestufen (MURAKEÖZY & al. 2007, KALIGARIC & al. 2008).“

Die spezifischen Standortbedingungen von *S. stricta*, dem Schlickwatt-Queller, sind gegeben durch tägliche Überflutung und ein schlammiges Substrat, das arm an Sauerstoff ist. Dies zwingt zu speziellen Anpassungen im Lebenszyklus wie z. B. eine Keimung unter Bedingungen niedriger Redox-Werte, Aufnahme von Stickstoff in Form von Ammoniumverbindungen, ein Wurzelsystem, das an geringe Sauerstoffgehalte im Boden angepasst ist, und andere physiologische Anpassungen – das Ganze in Verbindung mit einer charakteristischen Wuchsform und relativ gut korrelierten morphologischen Merkmalen (Abb. 1). Im Gegensatz dazu siedelt *S. procumbens* auf feuchtem Sand. Nicht zufällig heißt diese Sippe Sandwatt-Queller. Im Lebensraum der Pflanze ist Sauerstoffmangel im Boden kein Problem, aber geringere Nährstoff- und Wasserversorgung erfordern geeignete Anpassungen (Abb. 2). Eine genaue morphologische Beschreibung mit Zeichnungen und Informationen über den Farbwechsel im Herbst findet sich bei DAHMEN (2007).

Die beiden im Vergleich stehenden Sippen haben an der deutschen Nordseeküste auch ein unterschiedliches geographisches Verbreitungsmuster. Dies zeigen zumindest die Ergebnisse der bisherigen floristischen Kartierung Deutschlands in der Internetpräsentation DEUTSCHLANDFLORA-WEBGIS mit (11856) *S. procumbens* und (23705) *S. stricta*. Demnach hat *S. stricta* seine Hauptverbreitung entlang der Küste von Niedersachsen, während *S. procumbens* viel häufiger an der Küste von

Schleswig-Holstein wächst. So gesehen könnte man hier auch eine geographische Differenzierung sehen. Ich halte dies aber für zweitrangig. Die Verbreitung bzw. Häufigkeit der Hauptstandorte Schlickwatt und Sandwatt dürfte für die unterschiedliche Verbreitung ausschlaggebend sein. Wenn man beide Karten zu einer vereinigt, wie im Bundesverbreitungsatlas (NETPHYTD & BfN 2013: 691) geschehen, dann ist dies ein Informationsverlust, allein schon wenn man bedenkt, dass nach DAHMEN (1989) *S. stricta* das bei weitem häufigere *S.-procumbens*-Taxon der deutschen Nordseeküste ist. Es ist wichtig, dass die weitere Erforschung der beiden nun zu *S. procumbens* s.l. vereinigten Taxa nicht durch ununterscheidbare Herabstufung zu Synonymen behindert wird.

3. Taxonomische Schlussfolgerungen

Wie sollte das Taxon „*stricta*“ nun klassifiziert werden? LAMBINON & al. (1992) haben versucht, das „Problem“ damit zu lösen, dass sie den Schlickwatt-Queller zu einer Varietät herabstufen. HAND & BUTTLER (2013) haben sich diesem Konzept angeschlossen. Wie letztlich alle Autoren bestätigen, ist das Taxon „*stricta*“ informativ, nämlich im Bezug auf korrelierte morphologische, ökologische, chorologische und wohl auch auf biologische Eigenschaften. Ein Taxonname ist der Aufhänger für all diese Informationen inklusive der zugehörigen Literatur. Ohne einen Namen gehen diese Informationen verloren. Aus den eingangs dargelegten Gründen kann das Taxon „*stricta*“ nicht als Art aufrechterhalten werden, doch eine bloße Varietät im Sinne eines auffälligen Morphotyps ist es auch nicht. Die Rangstufe einer Unterart wird dagegen dem Taxon gerecht. Diese Rangstufe ist im Zusammenhang mit „*stricta*“ auch nicht neu. Sie wurde bereits von KÖNIG (1960), DAHMEN (1989) und PIIRAINEN (1991) auf diese Pflanzen angewendet, allerdings nomenklatorisch nicht korrekt. Da unter dem als korrekt anzusehenden Artnamen *S. procumbens* Sm. keine derartige Kombination existiert, ist eine Neukombination notwendig. *S. dolichostachya* subsp. *strictissima* (GRAM) P. W. BALL ist der älteste Name für den Schlickwatt-Queller auf der Rangstufe der Unterart, und deshalb muss das Epitheton *strictissima* für die neue Kombination verwendet werden.

***Salicornia procumbens* subsp. *strictissima* (GRAM) WISSK. comb. nov.**

- ≡ *Salicornia strictissima* GRAM in RAUNKIAER, Dansk Exkurs.-Fl. ed. 5: 108 (1934)
- ≡ *Salicornia dolichostachya* subsp. *strictissima* (GRAM) P. W. BALL – Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 69: 7 (1964)
- = *Salicornia stricta* DUMORT. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 7: 334 (1868)
- = *Salicornia herbacea* var. *stricta* G. MEY. – Hannover. Mag. 19–24: 178 (1824)
- ≡ *Salicornia procumbens* var. *stricta* (G. MEY.) J. DUVIGNEAUD & LAMBINON in LAMBINON & al. (1992): 988. Nouv. Fl. Belg., Grand-Duché Luxemb., Nord France, 4. éd.

4. Danksagung

Ich möchte Dr. Wilfried Bennert (Ennepetal) für Diskussionen und Literaturhinweise, Dr. Karsten Wesche (Görlitz) und F. J. Weicherding (St. Ingbert) für Textkorrekturen danken. Prof. Dr. Gudrun Kadereit (Mainz) danke ich für Korrekturen und kritische Hinweise.

5. Literatur

- BUCHENAU, F. & FOCKE, W. O. 1873: Die Salicornien der deutschen Nordseeküste. – Abh. Naturwiss. Ver. 3: 199–211.
- DAHMEN, R. 1989: Die *Salicornia*-Taxa und *Salicornia*-Gesellschaften des nordwestdeutschen Küstengebietes. – Diplomarbeit Universität Oldenburg.
- 2007: *Salicornia*. – p. 95. In: HAEUPLER, H. & MUER, T. (ed.), Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands, ed. 2. – Stuttgart: Ulmer.
- & WISSKIRCHEN, R. 1998: *Salicornia*. – p. 447–340. In: WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H.: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart: Ulmer.
- DEUTSCHLANDFLORA–WEBGIS: (11856) *Salicornia procumbens* SM. – <https://karten.deutschlandflora.de/map.phtml?config=taxnr11867&PHPSESSID=hm5bgrbpbdd3mn29c0834fpuug1&reset=session=allGroups> (aufgerufen 10.11.2020).
- : (23705) *Salicornia stricta* DUMORT. – <https://karten.deutschlandflora.de/map.phtml?config=taxnr5137&PHPSESSID=hm5bgrbpbdd3mn29c0834fpuug1&reset=session=allGroups> (aufgerufen 10.11.2020).
- HAND, R. & BUTTLER, K. P. 2013: Taxonomische und nomenklatorische Neuigkeiten zur Flora Deutschlands 7. – *Kochia* 7: 131–141.
- JÄGER, E. (ed.) 2011: Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband, ed. 20. – Heidelberg: Spektrum.
- KADEREIT, G., BALL, P., BEER, S., MUCINA, L., SOKOLOFF, D., TEEGE, P., YAPRAK, A. E. & FREITAG, H. 2007: A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*). *Taxon* 56: 1143–1170.
- , PIIRAINEN, M., LAMBINON, J. & VANDERPOORTEN, A. 2012: Cryptic taxa should have names: Reflections on the glasswort genus *Salicornia* (*Amaranthaceae*). – *Taxon* 61: 1227–1239.
- KALIGARIC, M., BOHANEK, B., SIMONOVIC, B. & SAJNA, N. 2008: Genetic and morphologic variability of annual glassworts (*Salicornia* L.) from the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). – *Aquatic Bot.* 89: 275–282.
- KÖHL, A. 2008: Morphologische und molekulare Differenzierung von vier an der deutschen Nordseeküste sympatrisch vorkommenden *Salicornia*-Arten: Ergebnisse eines vergleichenden Kulturexperimentes und Mikrosatellitenanalyse. – Diplomarbeit Universität Mainz.
- KÖNIG, D. 1960: Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. – *Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgem.* 8: 5–58.
- LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L. & DUVIGNEAUD, J. 1992: Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines, ed. 4. – Meise: Jardin botanique national de Belgique.
- & VERLOOVE, F. 2015: Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines, ed. 6. – Meise: Jardin Bot. Nat. Belgique.
- MURAKEÖZY, E. P., AÏNOUCHE, A., MEUDEK, A., DESLANDES, E. & 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.
- NETPHYD & BfN (ed.) 2013: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Münster: Landwirtschaftsverlag.

- PIIRAINEN, M. 1991: Flora Nordica notes 1. – Ann. Bot. Fenn. 28: 81–85.
- , LIEBISCH, O. & KADEREIT, G. 2017: Phylogeny, systematics and taxonomy of *Salicornioideae* (*Amaranthaceae/Chenopodiaceae*) – a cosmopolitan, highly specialized hygrohalophyte lineage dating back to the Oligocene. – Taxon 66: 109–132.
- TEEGE, P. 2009: Entstehung und Differenzierung der west- und mitteleuropäischen *Salicornia*-Arten. – Dissertation Universität Mainz.
- , KADEREIT, J. W. & KADEREIT, G. 2011: Tetraploid European *Salicornia* species are best interpreted as ecotypes of multiple origin. – Flora 206: 910–920.
- WÄGELE, J.-W. 2000: Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. – München: Friedrich Pfeil.
- WISSKIRCHEN, R. 2001: Fortpflanzungssysteme einjähriger Pflanzen und deren Beziehung zu Vegetationstyp, Lebensform und Blütengröße. – Beitr. Biol. Pflanzen 72: 325–363.



Abb. 1: Herbarbeleg von *Salicornia procumbens* subsp. *strictissima* (R. Wisskirchen 854, MSTR), gesammelt an der Nordseeküste nordwestlich Berensch (bei Cuxhaven). Der Schlickwatt-Queller wächst auf feuchtem Schlamm in der untersten von Pflanzen noch besiedelten Küstenzone. Relativ dünne, spitzwinkelig aufgerichtete Ähren, mittelgroße Seitenblüten und ein kompaktes, verzweigtes Wurzelsystem sind für diese Sippe bezeichnend. – Herbarium voucher of *S. p.* subsp. *strictissima* (R. Wisskirchen 854, MSTR), collected at the North Sea coast northwest of Berensch (near Cuxhaven). *S. p.* subsp. *strictissima* grows on dump mud in the lowest coastal zone still populated by plants. It is characterized by relatively thin, acute-angled spikes, medium-sized lateral flowers and a compact, branched root system.

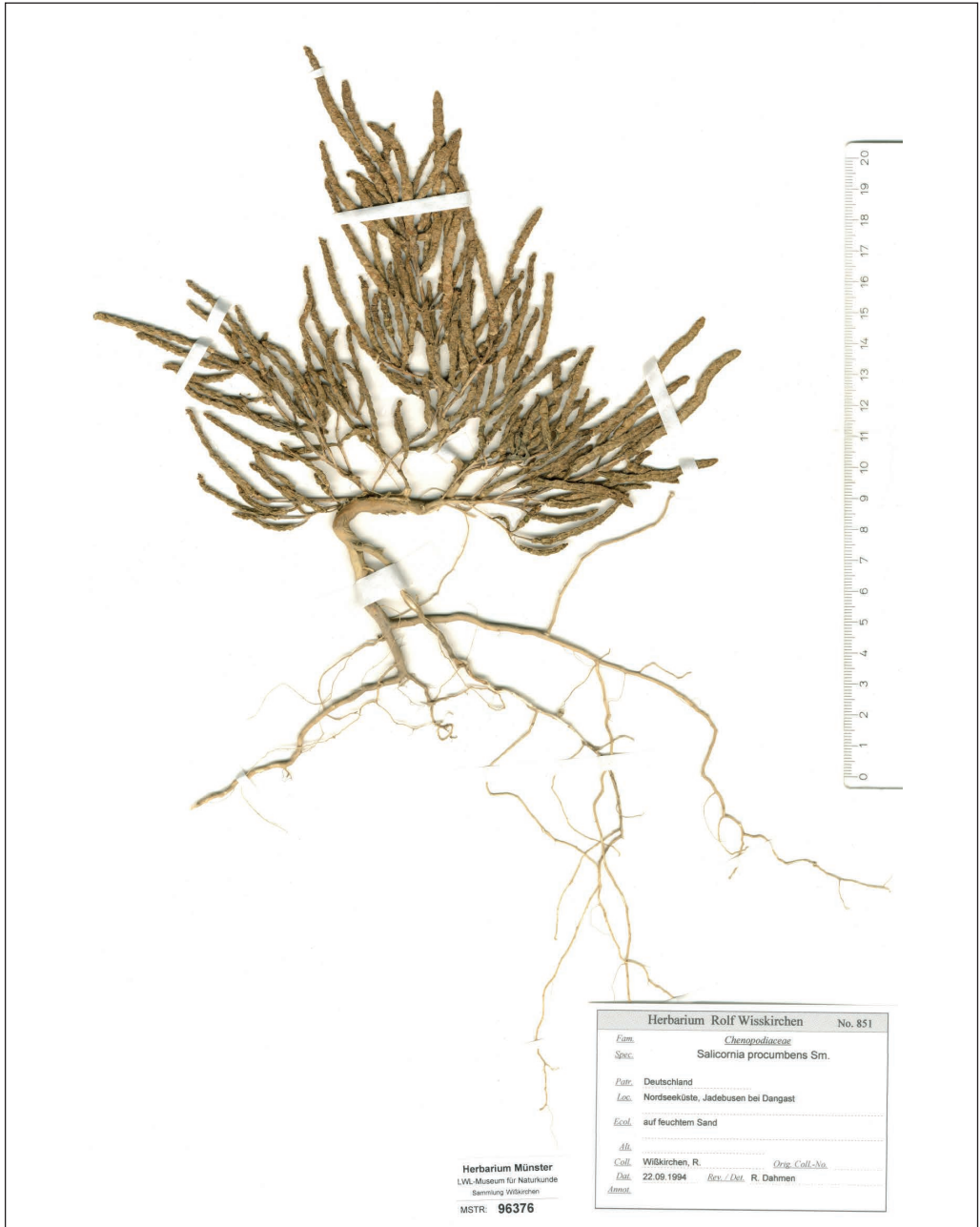


Abb. 2: Herbarbeleg von *Salicornia procumbens* subsp. *procumbens* von der Deutschen Nordseeküste, gesammelt auf feuchtem Sand im Bereich des Jadebusen nahe Dangast (R. Wisskirchen 851, MSTR). Bezeichnend für den Sandwatt-Queller sind lange dicke, allseits gerichtete Ähren, große Seitenblüten und wenige tief reichende Wurzeln. – Herbarium voucher of *S. p.* subsp. *procumbens* from the German North Sea coast, collected on moist sand in the area of the Jadebusen near Dangast (R. Wisskirchen 851, MSTR). It is characterized by long, thick, omnidirectional spikes, large lateral flowers and few deep-reaching roots.