

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 97 (1987)
Heft: 2

Artikel: Chemotaxonomische und morphologische Untersuchungen an den Rentierflechten *Cladonia arbuscula* und *C. mitis*
Autor: Ruoss, Engelbert
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-67869>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 03.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Chemotaxonomische und morphologische Untersuchungen an den Rentierflechten *Cladonia arbuscula* und *C. mitis*

Engelbert Ruoss

Natur-Museum, Kasernenplatz 6, CH-6003 Luzern, Schweiz

Manuskript angenommen am 29. Juni 1987

Abstract

Ruoss, E. 1987. Chemotaxonomical and morphological investigations on the reindeer lichens *Cladonia arbuscula* and *C. mitis*. Bot. Helv. 97: 239–263.

Lichens of the *C. arbuscula* group, totally 932 samples, were investigated by thin-layer chromatography (TLC) and divided into five chemotypes. Detailed morphological studies were performed on 93 selected specimens and ecological and chorological investigations in Europe were used to find characteristics which could, in addition to the chemical properties, help to differentiate the two species *C. arbuscula* and *C. mitis*. The chemical analyses show that the two species cannot be definitely separated according to their secondary products. The morphological characters are very variable and regionally different. The ecological and chorological differences are very slight and it is, therefore, not possible to separate the chemotypes at species level. It is proposed to distinguish three subspecies within *C. arbuscula* s.l.: ssp. *arbuscula* (with psoromic acid), ssp. *squarrosa* comb. nov. (with fumarprotocetraric acid) and ssp. *mitis* comb. nov. (with rangiformic acid) including the "intermediate", and also to keep the O-type without any separate taxonomical status. A fatty acid which seems to be identical with pseudonorrangiformic acid was shown to be present for the first time by TLC in samples of *C. submitis*. Additional chemically deviating strains are discussed.

Einleitung

Die weltweit verbreiteten Rentierflechten sind von vielen Lichenologen und Naturwissenschaftlern seit Jahrzehnten gesammelt und untersucht worden. Trotz zahlreicher morphologischer Untersuchungen, insbesondere von Sandstede (1931), des Abbayes (1939) und Ahti (1961, 1977, 1984), sowie chemischen Analysen von Asahina (1941) und Evans (1943) war es bisher nicht möglich, die Arten *C. arbuscula* und *C. mitis* klar zu unterscheiden. Als Sandstede 1918 das *Cladonia*-Exsiccata 55 als Typus von *C. mitis* bestimmte, war er sicher, mit dem Fehlen des in *C. arbuscula* vorhandenen Bitterstoffes (Fumarprotocetrarsäure) ein eindeutiges, artunterscheidendes Merkmal gefunden zu haben (vgl. Sandstede 1922, 1931). Die hellere, weißliche Färbung, der locker aufstrebende Bau, die minder dichte Verzweigung und die allseitwendige Stellung der Spit-

zen waren für ihn weitere wichtige Unterscheidungsmerkmale gegenüber *C. arbuscula*. Nachdem Asahina (1934) nachweisen konnte, daß Fumarprotocetrarsäure mit Paraphenyldiamin (PD) eine Farbreaktion hervorruft, wurde der PD-Flecktest von vielen Lichenologen (Duvigneaud 1937, Hale 1961, 1969, Frey 1952, 1959) als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal betrachtet.

Viele Lichenologen betrachteten jedoch *C. mitis* als kritische (Anders 1928) oder als eine von *C. arbuscula* unzureichend differenzierte Art (Degelius 1941, Hillmann & Grummann 1957). Des Abbayes (1939) beobachtete eine seltene, gelbe und rote Färbung an den Spitzen; insbesondere bei Proben des Sandstede *Cladonia*-Exsiccats fand er eine PD-positive Reaktion und bestätigte damit die Vermutung von Lamb (1938), daß bei *C. mitis* oft an den Wachstumsspitzen eine zuerst gelbe, dann rote PD-Reaktion zu beobachten sei. Diese schwache PD-positive Reaktion wurde auch von Degelius (1941, 1942) bestätigt. Evans (1950) untersuchte unabhängig von Asahina (1941, 1950) 89 Proben von *C. mitis* aus Sandstedes *Cladonia*-Exsiccats mit dem Mikrokristalltest. Er fand neben Usninsäure bei vier Proben Rangiformsäure und beobachtete bei drei Proben (Nr. 1603, 1860, 1869) eine PD-positive Reaktion. Asahina hingegen wies bei 31 von 92 Proben von *C. mitis* eine positive Reaktion nach und bestätigte damit die Heterogenität der Proben des Exsiccats. Nach Ahti (1961) enthält *C. mitis* nur selten Fumarprotocetrarsäure, da er keine Probe mit positiver Reaktion fand. Die Rangiformsäure wurde von Asahina (1941, 1950) und Evans (1943: 434) als akzessorische Substanz ohne taxonomischen Wert bei *C. mitis* bezeichnet. Asahina (1941: 622) fand in Japan eine PD-negativ reagierende morphologische Form von „*C. sylvatica*“ und nannte sie *C. sylvatica* f. *inactiva*. Auch Ahti (1961) teilte *C. arbuscula* in Strain I (mit Fumarprotocetrarsäure) und Strain II (ohne Fumarprotocetrarsäure), zog jedoch keine nomenklatorischen Schlüsse. Strain II wurde von Thomson (1968) bei *C. mitis* angefügt; für ihn waren die chemischen Unterscheidungsmerkmale zuverlässiger als die vagen morphologischen Artmerkmale. In der chemischen Untersuchung britischer Rentierflechten fanden Nourish & Oliver (1974) eine Probe, die sowohl Rangiform- als auch Fumarprotocetrarsäure enthielt. Bereits Asahina (1941) beobachtete in 14 Proben des Sandstede-Exsiccats diese Kombination von Inhaltsstoffen. Ähnliche, untypische Formen fand auch Frey (unpubl.) in einem Moor im Emmental (Schweiz, Kanton Bern) und benannte sie *C. subimpexa* ad. int., da er sie morphologisch als *C. impexa* (heute *C. portentosa*) betrachtete, auf Grund ihrer PD-positiven Reaktion aber nicht als solche bestimmen konnte. Des Abbayes (1964 in litt.) bezeichnete diese Probe als *C. sylvatica* f. *spumosa* Sandst. Zweifel an der Artberechtigung von *C. mitis* bewogen auch Hasselroth (1942) und Sipman (in Hennipman & Sipman 1978: 43), diese Rentierflechten als Varietät von *C. arbuscula* zu betrachten. Auf Grund der unklaren Situation drängte sich eine detaillierte Studie des Artkonzeptes auf.

Material und Methoden

Grundlage der Arbeit bildete das Herbarium Bernense (BERN) mit Belegen aus dem Alpenraum (Herb. E. Frey) und 182 Nummern des „Sandstede *Caldoniae* Exsiccatae“ mit Schwerpunkt Oldenburg (BRD) und Böhmen/Mähren (CSSR). Weitere Proben stammen aus folgenden Herbarien: B, BONN, G, GZU, H, M, O, P, S, STR, STU, SZU, TO, TUR, UPS, W, Z und privaten Sammlungen: Dr. J. Asta (F-Grenoble), Prof. Dr. J.-C. Boissière (F-Fontainebleau), F. Brünegger (CH-Lenzburg), Dr. P. Clerc (CH-Bern), Dr. F. Greter (CH-Engelberg), H. Hilfiker (CH-Frauenfeld), F. Page (F-Gaillard), Prof. Dr. J. Poelt (A-Graz), C. Scheidegger (CH-Bern), Dr. C. Schubiger (CH-Basel), Prof. Dr. M. Steiner (D-Bonn), Dr. R. Sutter (CH-Bern), Prof. Dr. R. Türk (A-

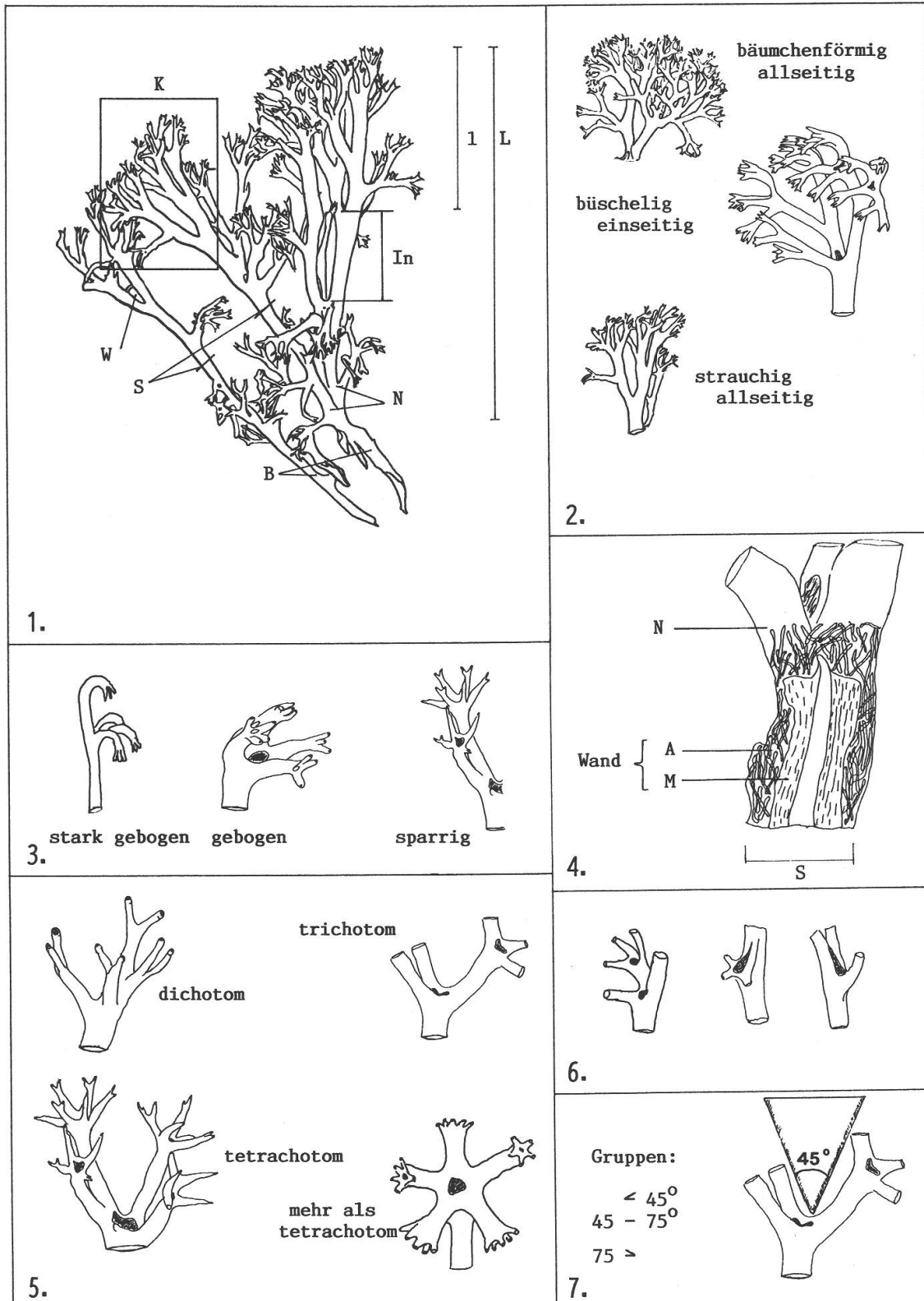


Abb. 1. Skizzen morphologischer Merkmale. Abkürzungen: 1. Podetien mit L: Länge des Podetiums, l: Länge der Krone, K: Krone, W: Winkel, S: Stammdurchmesser, N: Nodien, Ba: Basis, In: Internodien; 2. Kronenformen; 3. Biegung der Enden; 4. Podetienwand mit N: Nodum, S: Stammdurchmesser, A: Algenschicht, M: Medulla; 5. Dehnungen an den Verzweigungen; 6. Verzweigungszahl; 7. Winkel.

Salzburg), Dr. H. Wittmann (A-Salzburg). Insgesamt wurden rund 2500 Proben aus der Gruppe *C. arbuscula/C. mitis* aus Europa und einigen außereuropäischen Gebieten untersucht, 932 davon dünnschichtchromatographisch analysiert. In den Jahren 1982 bis 1986 konnte ich in den Alpen, in der Bretagne, in Südfrankreich und Skandinavien zusätzliche Exemplare sammeln und Feldstudien durchführen. Diese Proben befinden sich im Herbarium des Natur-Museums Luzern (NMLU-Ru).

Für die Analyse der Inhaltsstoffe diente der Flecktest nach White & James (1985), die standardisierte Dünnschichtchromatographie (TLC) nach Culberson & Ammann (1979); die Satellitsubstanzen von Fumarprotocetrarsäure wurden nach Culberson et al. (1981) benannt. Das Fließmittel B wurde nach Walker & James (1980) und Culberson et al. (1982) zubereitet. Als Kontrollsubstanzen wurden Atranorin und Norstictinsäure von *C. symphyocarpa*, Rangiformsäure von *C. rangiformis* und Psoromsäure von *Lecanora intumescens* verwendet. Für die Chromatographie wurden vorbeschichtete Kieselgelplatten (Größe 20×20 cm und Schichtdicke 0,25 mm) verwendet. Die Platten wurden aus hygienischen und zeitlichen Gründen nicht besprüht, sondern schnell in eine Kammer mit 1×25 cm messendem Hohlraum mit 10%iger Schwefelsäure eingetaucht. Dieses Tauchbad wurde von F. Oberli-Garlejo (unveröff.) getestet. Versuche haben gezeigt, daß durch ein vorsichtiges, aber schnelles Eintauchen die Platten gleichmäßig genetzt werden und auch bei mehrmaligem Gebrauch keine Verunreinigung zeigen. Die Fettsäuren wurden auf den feuchten Platten markiert; sie können aber vor oder nach der Behandlung mit Schwefelsäurelösung kontrolliert werden, indem die Platte mit destilliertem Wasser angefeuchtet wird.

Ziel der morphologischen Untersuchungen war es, die Variabilität der Chemotypen zu erfassen und möglichst viele der Merkmale zu quantifizieren. Dazu wurden bei 93 Proben insgesamt 25 Merkmale protokolliert und berechnet (Abb. 1). Ausgewählt wurden trockene, schwach gepreßte und gut entwickelte Exemplare. Die Messungen am Hauptstamm wurden am längsten Internodium durchgeführt. Einige Messungen erwiesen sich als ungenau und wurden später weggelassen; z. B. Winkel und Dehnungen der Verzweigungen, die durch das Längenwachstum des Hauptstammes entstehen (des Abbayes 1939: „égale“ und „inéale“). Die Merkmale wurden unter einer Binokularlupe beobachtet und ausgemessen. Weitere Merkmale, die nicht in Abb. 1 dargestellt sind: Wachstum (Increment nach Andreev 1954): $I = \text{Höhe (L in mm) pro Anzahl Nodien}$. – Farbe: an der getrockneten Flechte, verglichen bei Tageslicht, mit Farbtafeln von Kornerup & Wanschler (1978). – Wuchsformverhältnis: Verhältnis der Krone ($1 = \text{isotomer Teil}$) zum gesamten Podetium ($1/L$). – Verzweigungswerte: ausgezählt mit einem Netz im Okular. Verglichen wurden die prozentualen Anteile von dichotomen, trichotomen und tetrachotomen Verzweigungen sowie die dominanten Anteile der Proben. – Verzweigungsdichte: Anzahl Nodien pro Podetienlänge (L). – Spitzen: Farbe, Form der Pykniden und Ein- resp. Allseitwendigkeit.

Die Ökologie der Rentierflechten wurde während Felduntersuchungen (pflanzensoziologischen Aufnahmen und Standortbeschreibungen) und den Angaben auf den Herbarkapseln erarbeitet. In den Verbreitungskarten (Abb. 5–9) ist jede mit TLC untersuchte Probe der fünf Hauptgruppen mit einem Punkt eingetragen; Verbreitungsschwerpunkte sind daher – bedingt durch die Probenauswahl – besonders auffallend.

Resultate

Die 932 mit Dünnschichtchromatographie (TLC) untersuchten Proben aus der *C. arbuscula*-Gruppe wurden auf Grund ihrer charakteristischen Inhaltsstoffgruppen in fünf verschiedene Chemotypen eingeordnet (Tab. 1):

- O-Typ: Usninsäure-Komplex
- *Arbuscula*-Typ: Psoromsäure-Komplex
- *Squarrosa*-Typ: Fumarprotocetrarsäure-Komplex
- *Mitis*-Typ: Rangiformsäure-Komplex
- „Intermediäre“: Fumarprotocetrar- und Rangiformsäure-Komplex

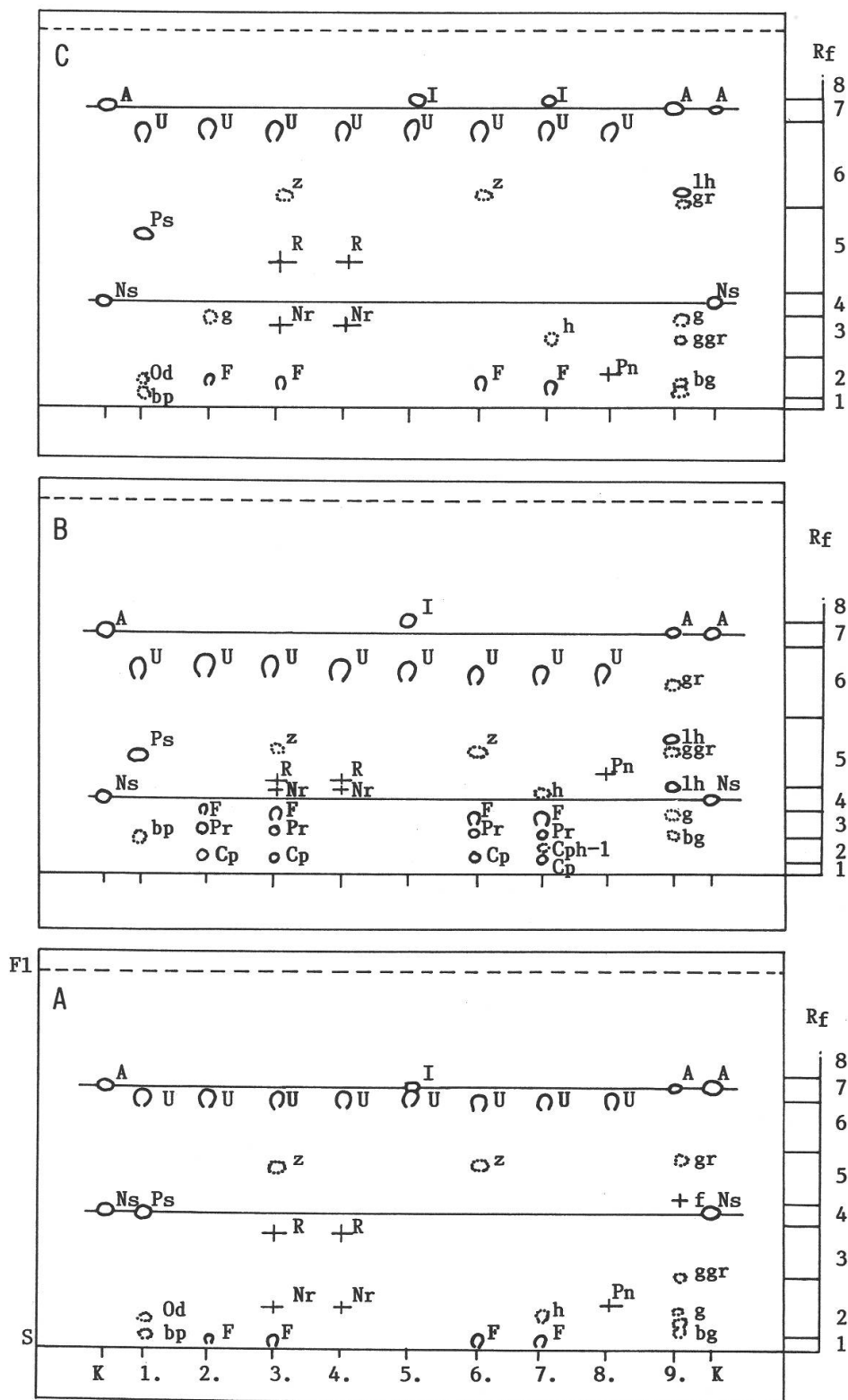


Abb. 2. TLC-Platten (entwickelt in Laufmittel A, B, C). Dargestellte Proben: K: Kontrollen (*Cladonia symphylicarpa*); 1. *arbuscula*-Typ: *C. arbuscula* s.str., Lektotyp (STR); 2. *squarrosa*-Typ: *C. squarrosa*, Lektotyp (STR); 3. „Intermediäre“, „*C. subimpexa*“ ad int. Frey (26.152, Bern); 4. *mitis*-Typ: *C. mitis*, Isotyp (Bern). 5. O-Typ (CH. Oberaar, Zinggenstock) (Bern). 6. *squarrosa*-Typ mit unbekannter Substanz „z“ (CH. Rigi, Seebodenalp) (Herb. Greter); 7. *squarrosa*-Typ mit unbekannter Substanz „h“ (Herb. Ru 83-195); 8. *C. submitis*, Isotyp (Bern); 9. Weitere, selten vorkommende und unbekannte Substanzen. Abkürzungen: Fl: Fließmittelfront (10 cm oberhalb Start), S: Start, Rf: Klassen nach Culberson & Kristinsson (1970). Die Inhaltsstoffe: A: Atranorin, F: Fumarprotocetrarsäure, Cp: Cph-2, h: unbekannte Substanz ähnlich Hypoprotocetrarsäure, I: Isousninsäure, Nr: Norrangiformsäure, Ns: Norstictinsäure, Pn: Pseudonorrangiformsäure, Pr: Protocetrarsäure, Ps: Psoromsäure, U: Usninsäure, z: unbekannte Substanz ähnlich Zeorin, Od: 2'-O-Demethylpsoromsäure, bg, bp, f, gr, ggr, g, lh: unbekannte Begleitsubstanzen.

Tab. 1. Die Inhaltsstoffe der fünf Chemotypen von *C. arbuscula* s. l. Total der mit TLC untersuchten Proben = 932. n: Anzahl Proben pro Chemotyp. Abkürzungen der Inhaltsstoffe vgl. Legende zu Abb. 2

| Chemotyp | n | U | I | F | Pr | Cp | h | Ps | Od | R | N | Pn | A | Unb. |
|-----------------------|-----|---|---|---|----|----|---|----|----|---|---|----|---|------|
| O-Typ | 60 | + | ± | | | | | | | | | | | |
| <i>Arbuscula</i> -Typ | 20 | + | ± | | | | | + | + | | | | | ± |
| <i>Squarrosa</i> -Typ | 505 | + | ± | + | + | + | ± | | | | | | | ± |
| <i>Mitis</i> -Typ | 262 | + | ± | | | | | | | + | + | | | ± |
| Intermediäre | 66 | + | ± | + | + | + | ± | | | + | + | | | ± |
| weitere | 19 | + | ± | ± | ± | ± | ± | | | | | ± | ± | ± |

Die Chemotypen enthalten vor allem Komplexe (Chemosyndrome in Leuckert 1985), die durch eine dominierende Säure charakterisiert sind und mehrere Begleitstoffe aufweisen. Diese können konstant oder nur gelegentlich vorhanden sein. Die Inhaltsstoffe der Chemotypen sind in Tab. 1 und Abb. 2 aufgeführt. Neben den fünf Hauptgruppen wurden noch vier weitere Chemorassen und eine nahverwandte Art gefunden; die zehn Exemplare mit Pseudonorrangiformsäure gehören zu *C. submitis* (Sandst. Clad. exs. 1391, 1469, 1564, 1565 alle Herb. H, BERN, 1749 Herb. H). Sechs Proben enthalten neben der Usninsäure nur unbekannte Substanzen mit grüngrauer Farbe (Rf A/B/C: 2/5 und 6/2). Sie stammen, wie auch *C. submitis*, aus Amerika (U.S.A. New York (2), Delaware (1), Massachusetts (3), Herb. BERN). Eine systematische Zuordnung dieser Proben wird erst nach eingehender Untersuchung der Rentierflechten von Nordamerika möglich sein.

Drei weitere Chemorassen wurden nur je einmal gefunden:

- Ohne Usninsäure: BR DEUTSCHLAND, Baden-Württemberg: Nordschwarzwald, Rombacher Hof bei Enzklosterle, 21. 10. 1950, leg. E. Walter (Herb. M).
- Ohne Fumarprotocetrarsäure, mit Protocetrarsäure: FINNLAND, Uusimaa: Porkkala, bei Storkanskog, auf Felsblöcken, 4. 1986, leg. E. Ruoss (Herb. Ru 86/74).
- Mit Atranorin: SCHWEIZ, Neuenburg. Jura, Vraconnaz, 1150 m, 4. 1983, leg. E. Ruoss (Herb. Ru 86/74).

Die in der *C. arbuscula*-Gruppe aufgetretenen Stoffgruppen können wie folgt charakterisiert werden:

– *Usninsäure-Komplex*: Die Usninsäure kommt bei allen Chemotypen konstant vor. Sie ist meist deutlich sichtbar, wobei ihr Schweif oft andere Substanzen überdeckt. Bei 20% der Proben wurde die Usninsäure von der Isousninsäure begleitet. Diese erscheint nur selten als deutlicher Fleck; meist ist sie lediglich als schwache Farbspur oberhalb des Usninsäureflecks sichtbar. Von 182 Proben des Sandstede *Cladonia*-Exsiccats konnten nur bei deren 4 Isousninsäure nachgewiesen werden. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß Isousninsäure vor allem bei frischem Material nachweisbar ist. Die Abwesenheit resp. Nicht-Nachweisbarkeit dieser Substanz ist daher taxonomisch ohne Bedeutung.

– *Psoromsäure-Komplex*: Die Psoromsäure gehört wie die Fumarprotocetrarsäure zur Stoffklasse der β -Orcinol Depsidone, wird aber von Huovinen und Ahti (1982) bezüglich ihres Biosyntheseweges nicht als nahe verwandt betrachtet. Zwei Begleitstoffe, 2'-O-Demethylpsoromsäure (vgl. Keogh 1976), in Ruoss & Ahti (1985) als Conpsorom-

säure zitiert, und eine unbekannte Begleit-Substanz (bp; Rf: 1-2/3/1-2) kommen gemeinsam mit Psoromsäure vor. Die Psoromsäure ist vermutlich wegen ihrer mit Fumarprotocetrarsäure ähnlichen PD-Reaktion früher oft übersehen worden. Bei unklarer PD-Reaktion kann eine gelbliche Färbung beim K-Test zur Unterscheidung beigezogen werden.

– *Fumarprotocetrarsäure-Komplex*: Die Fumarprotocetrarsäure ist beim *squarrosa*-Typ und bei der „Intermediären“ dominierende Säure und gehört zur Stoffklasse der β -Orcinol Depsidone. Regelmäßige Begleiter dieser Säure sind die Protocetrarsäure und die unbekannte Substanz Cph-2 (Culberson et al. 1981). Bei 15% der Proben mit Fumarprotocetrarsäure konnte zusätzlich eine unbekannte Säure (h) nachgewiesen werden, deren Rf-Wert demjenigen von Hypoprotocetrarsäure entspricht. Diese Säure kommt auch bei anderen Arten vor, wie *C. rangiferina*, *C. ciliata* oder *C. stygia* (Ruoss & Ahti 1985 und Ruoss 1985). Proben mit der hypoprotocetrarsäure-ähnlichen Substanz stammen alle von feuchten, schattigen Standorten im Tiefland. Weitere Begleiter, die jedoch in weniger als 3% der untersuchten Proben vorkommen, scheinen mit diesem Säurekomplex gekoppelt zu sein. Es sind dies die unbekannten Substanzen Cph-1 (Rf: ?/2-3/?), eine graue (gr; Rf: 5/6/5-6) ähnlich Ursolsäure (vgl. Evans 1950), eine gelbgrüne (ggr; Rf: 2-3/5/3) und eine gelbe (g; Rf: 2/3/3-4).

– *Rangiformsäure-Komplex*: Bei der Rangiformsäure und deren verwandten Stoffen Norrangiform- und Pseudonorrangiformsäure handelt es sich um Fettsäuren. Bei den PD-negativ reagierenden Proben wurden bei 83% Rangiformsäure nachgewiesen. Diese wurden als *mitis*-Typ bezeichnet. Die Struktur und die Rf-Werte von Pseudonorrangiformsäure sind noch nicht bekannt. Evans (1943) und Asahina (1958) wiesen diese Säure erst mit dem Mikrokristalltest nach. Die fettsäureähnliche Substanz (Pn; Rf: 2/5/2) scheint mit der Pseudonorrangiformsäure identisch zu sein, da sie in den Proben des Sandstede *Cladonia*-Exsiccat erscheint, die von Evans (1943) als *C. submitis* bezeichnet wurden, wobei Nr. 1391 ein Isotyp dieser Art ist.

– *Weitere Inhaltsstoffe*: Bei einigen weiteren Begleitsubstanzen handelt es sich um regelmäßig, aber unspezifisch auftretende Stoffe, deren Identität unbekannt ist. Am häufigsten sind die Substanz z, die sich ähnlich Zeorin verhält (z; Rf: 5/5/5-6), eine fettsäureähnliche Substanz (f; Rf: 4-5/?/?), und ein in 366 nm ultraviolettem Licht hell leuchtendes Pigment (lh; Rf: ?/4-5/5 und 6).

Bei den morphologischen Untersuchungen war insbesondere die Quantifizierung und die Benennung von habituellen Merkmalen wie Wuchs- und Kronenform schwierig. Da bei den Rentierflechten nur wenige morphologische Unterscheidungsmerkmale vorhanden sind, galt es zudem, neue Merkmale wie Wuchsformverhältnis, Verzweigungsdichte oder Winkel zwischen Hauptstamm und Ästen zu erfassen. Resultate dieser Untersuchungen sind in Tab. 2 zusammengestellt. Um die Streuung der Messungen zu dokumentieren, wurden neben den prozentualen Anteilen und den Durchschnittswerten auch die Extremwerte angegeben. Durch die Berücksichtigung möglichst vieler Morphotypen wurde die Variabilität deutlich ersichtlich. Da vom O-Typ meist uneinheitliche oder schlecht entwickelte Exemplare vorlagen, werden diese Resultate nicht aufgeführt. Auf Grund der morphologischen Merkmale nach Ahti (1977) sind je die Hälfte dieser Chemorasse als Mangelformen von *C. arbuscula* und *C. mitis*-Typs zu bezeichnen.

Die morphologischen Merkmale der einzelnen Chemotypen unterscheiden sich kaum. Die Farbe ist sehr variabel und zwischen den Chemotypen nur unwesentlich verschieden. Beim *squarrosa*-Typ und bei der „Intermediären“ fällt eine Gruppe mit

Tab. 2. Resultate der morphologischen Untersuchungen. Prozentuale Anteile, Durchschnitts-, Minimal- und Maximalwerte gerundet. Zahlen in Klammern: nicht gesicherte Werte

| Merkmale | <i>arbuscula</i> -Typ | <i>squarrosa</i> -Typ | <i>mitis</i> -Typ | Intermediäre |
|----------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------|------------------|
| Höhe (cm) | 2,5– 4,2– 6 | 3 – 5,3– 10 | 2,5– 3,8– 6 | 2,2– 4,2– (11,8) |
| Nodien (Anzahl) | 10 – 12 – 15 | 8 – 13 – 20 | 7 – 11 – 15 | 7 – 11 – 18 |
| Increment (mm) | 2,3– 3,8– 5,5 | 2,3– 4,2– 7,7 | 1,9– 3,5– 5,5 | 2 – 3,8– 6,4 |
| Internodien (mm) | 3 – 5,3– 11 | 3,2– 6,2– 11,2 | 2,4– 5,8– 10,4 | 2,8– 6,1– 9,6 |
| Hauptstammstärke (mm) | 1 – 1,5– 2 | 0,7– 1,3– 2,2 | 0,6– 1,2– 2,2 | 0,5– 1,1– 2,1 |
| Medulla (µm) | 30 – 72 – 170 | 20 – 68 – 150 | 20 – 71 – 140 | 30 – 63 – 110 |
| Algenschicht (µm) | 20 – 76 – 150 | 10 – 104 – 200 | 40 – 82 – 200 | 20 – 72 – 150 |
| Wandstärke (µm) | 70 – 148 – 300 | 50 – 169 – 350 | 80 – 153 – 300 | 60 – 137 – 210 |
| Kronenlänge (mm) | 13 – 25 – 30 | 7 – 15 – 25 | 8 – 15 – 20 | 6 – 12 – 25 |
| Verzweigungsdichte (N/cm) | 1,8– 2,8– 4,4 | 1,3– 2,5– 4,3 | 1,8– 3,0– 5,2 | 1,5– 2,9– 5 |
| Wuchsformverhältnis (1/L) | 0,3– 0,6– 0,8 | 0,2– 0,3– 0,6 | 0,2– 0,4– 0,7 | 0,2– 0,3– 0,4 |
| Farbe | | | | |
| grüngrau | + | 21% | – | 31% |
| graugelb | + | 24% | 32% | 23% |
| gelbweiß | – | 45% | 57% | 46% |
| grünweiß | – | 7% | 11% | – |
| gelbgrün | + | 3% | – | – |
| Basis | | | | |
| warzig | (67%) | 10% | 33% | 33% |
| granulös | (16%) | 13% | 22% | 25% |
| glatt-filzig | (17%) | 77% | 45% | 42% |
| Enden | | | | |
| einseitig | (17%) | 28% | 41% | 43% |
| verschieden | (67%) | 34% | 22% | 7% |
| allseitig | (16%) | 38% | 37% | 50% |
| stark gebogen | (17%) | 15% | – | – |
| leicht gebogen | (83%) | 55% | 78% | 77% |
| sparrig | – | 30% | 22% | 23% |
| Krone | | | | |
| büschelig | – | 34% | 44% | 46% |
| strauchig | (17%) | 50% | 56% | 46% |
| bäumchenförmig | (83%) | 16% | – | 8% |
| Verzweigung | | | | |
| dichotom | 27 – 39 – 51% | 3 – 27 – 54% | 7 – 29 – 52% | 9 – 18 – 33% |
| trichotom | 46 – 53 – 66% | 33 – 49 – 66% | 26 – 52 – 75% | 22 – 37 – 53% |
| tetrachotom | 3 – 9 – 19% | 4 – 21 – 44% | 2 – 17 – 58% | 19 – 38 – 56% |
| mehr | – | 0 – 2 – 15% | 0 – 2 – 9% | 0 – 7 – 22% |
| Dominante Verzweigungszahl | trichotom | trichotom | trichotom | tetrachotom |
| Total untersuchte Proben | 8 | 40 | 31 | 14 |

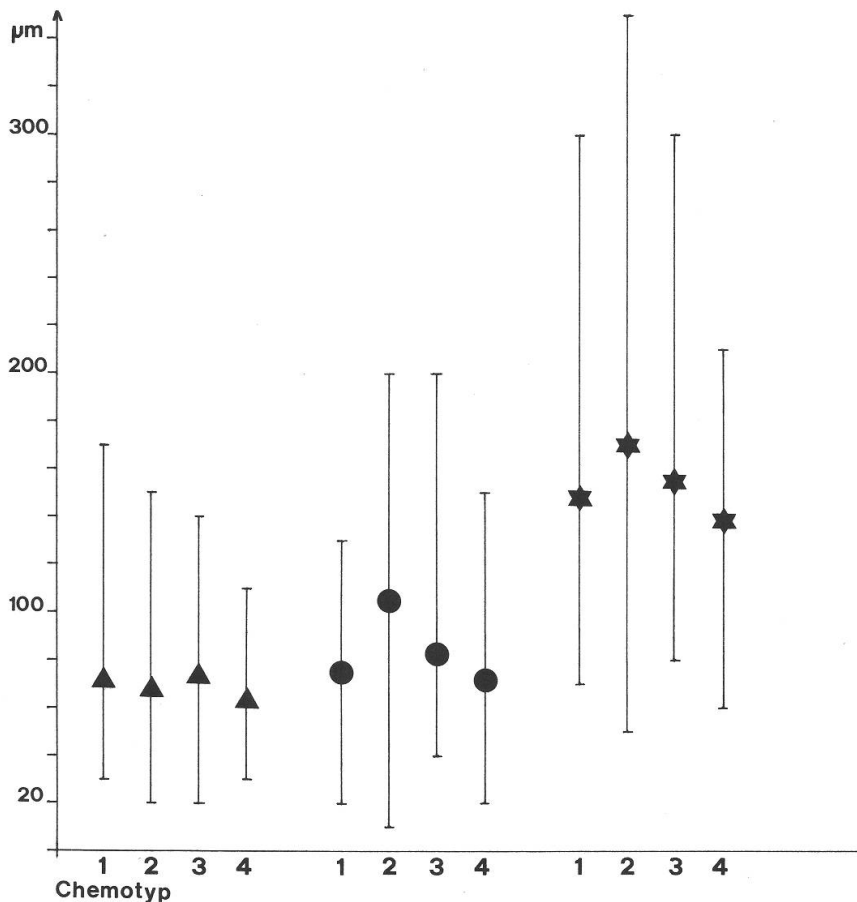


Abb. 3. Streuung und Durchschnitte der Werte von Medulla (▲), Algenschicht (●) und Podetienwand (*) der Chemotypen: 1. *arbuscula*-Typ, 2. *squarrosa*-Typ, 3. *mitis*-Typ, 4. „Intermediäre“.

graugrüner Farbe auf. Die Proben stammen meist aus austrocknenden Mooren oder schattigen Standorten. Am Standort fällt auf, daß in den Alpen mit zunehmender Höhe und in Skandinavien mit zunehmender nördlicher Breite die Farbe heller und gelblicher wird. Oft widerspiegeln sich extreme klimatische Verhältnisse an den Wuchsformen der Rentierflechten, so daß die üppigen Formen der Moore, subalpiner Wälder und Zwergstrauchheiden mit zunehmender Höhe kontinuierlich in kleinwüchsige und verkrüppelte Formen der windgefügten Kreten übergehen. Die Messungen von Medulla, Algenschicht, Podetienwand, Podetienlänge, Kronenlänge, Increment und Internodienlänge zeigen leicht unterschiedliche Durchschnittswerte (Abb. 3 und 4), doch die Streuung der Werte ist groß und die Bereiche decken sich weitgehend. Auffallend ist die durchschnittlich längere Krone und damit auch das größere Wuchsformverhältnis beim *arbuscula*-Typ. Die Streuung der Einzelmessungen entspricht aber denjenigen der anderen Chemotypen (Tab. 2). Weitere morphologische Merkmale wie Nodienzahl, Verzweigungsdichte, Beschaffenheit und Farbe von Basis und Spitzen, Kronenform, Verzweigungszahl, Biegung der Enden, Winkel und dominante Verzweigungszahl sind wenig verschieden. Die „Intermediäre“ ist zwar mehrheitlich tetrachotom, doch 39% der Proben sind dominant trichotom. Somit sind die Verzweigungsmuster der verschiedenen Chemotypen annähernd gleich. Die „Intermediäre“ ist kleinwüchsiger als die anderen Chemotypen, doch auch Proben von alpinen oder trockenen Standorten sind kleiner als solche aus Mooren oder Nadelwäldern.

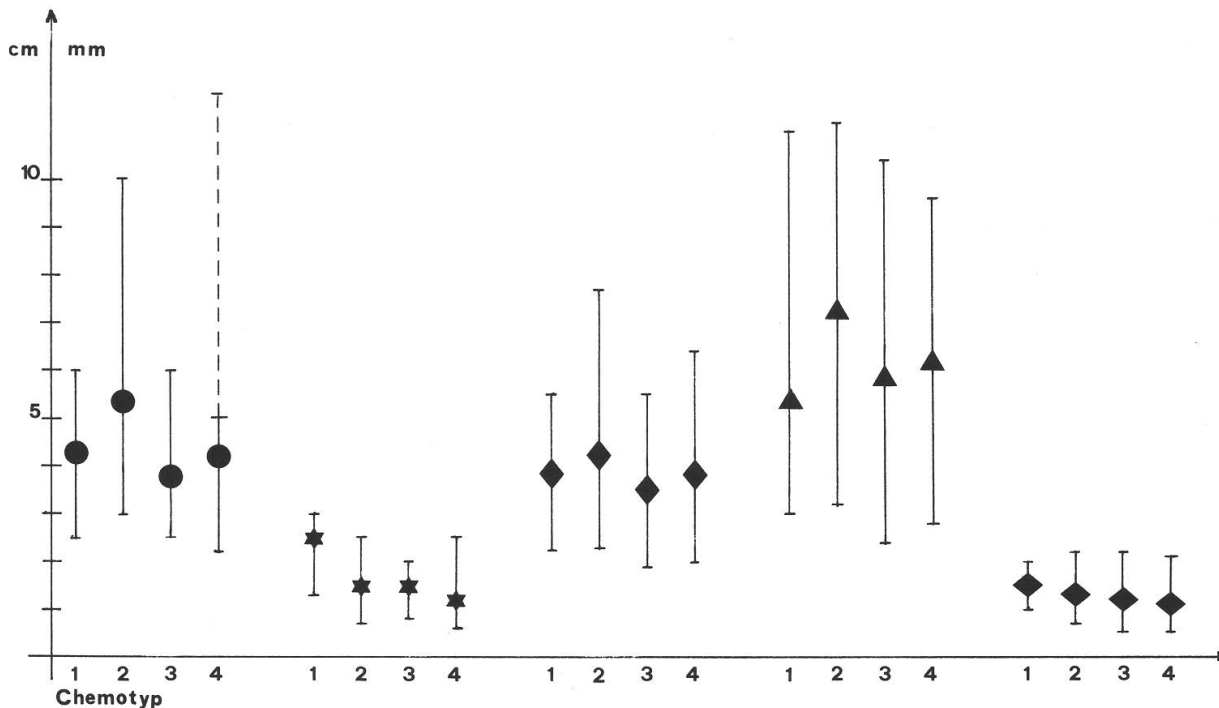


Abb. 4. Streuung und Durchschnitte der Werte von: ● Podetienlänge (cm), * Kronenlänge (cm), ◆ Increment (cm), ▲ Internodienlänge (mm), ◆ Hauptstammdicke (mm) der Chemotypen: 1. *arbuscula*-Typ, 2. *squarrosa*-Typ, 3. *mitis*-Typ, 4. „Intermediäre“.

Bei einigen Proben konnte eine Kreuzung von Merkmalen beobachtet werden. So können Proben, die zum *squarrosa*-Chemotyp gehören, morphologisch typische *C. mitis* sein (sensu Ahti 1977). Dies gilt ebenso für *mitis*-Chemotypen, die eine typische Kronenform, mit einseitig gebogenen, büscheligen Enden, von *C. arbuscula* aufweisen. Einige Belege solcher Exemplare sind:

Mitis-Chemotyp mit *C. arbuscula*-Morphotyp

FINNLAND. Le: Enontekiö, Hetta, Jyppyrävaaran rinteellä maassa, 5. 9. 1965, K. Takala 1937 (H). – InL: Inari, Kaamanen, 0,5 km of Tuurukoski, old pine-lichen woodland, 9. 9. 1959, T. Ahti 12397 (H). – ÖSTERREICH. Dachstein-Gruppe, Lackenmoosalm „auf einem Stein“, über Schladming, Karren- und Dolinenfelder, 2000 m, 29. 7. 1985, J. Poelt (GZU 81-85). – Salzburg: Hohe Tauern, Glocknergruppe, Ödenwinkel-Kees, Vorfeld, 2300 m, MTB 8841, 8. 1980, E. Teufl (SZU 3054). – Salzburg: Radstädter Tauern, Kleines Mosermandl, in Vaccinietum, 2100 m, MTB 8746, 2. 7. 1980, R. Türk (SZU 3007). – Oberösterreich: Dachstein-Gruppe, Weg von Obertraun auf Hohen Krippenstein, unter *Pinus mugo*, 8. 9. 1982, R. Türk 4357 (SZU).

Squarrosa-Chemotyp mit *C. mitis*-Morphotyp

FINNLAND. Le: Enontekiö, Jokkasjärvi, Jokkaspahta. Ad terram arenosam prope catatracta nom. Jokkasköngäs, 27. 7. 1955, A. J. Huuskonen, Lich. fenn. 890 (H). – EnL: Enontekiö. Kilpisjärvi, Koltalahti, SET, 19. 8. 1959, L. Hämet-Ahti (H). – EnL: Pihtuskanjon, ad terram turfosam, 26. 7. 1949, A. J. Huuskonen (H). – Enontekiö, Kilpisjärvi, Pikku-Malla in Malla Nationalpark, über Felsen, 9. 8. 1986, E. Ruoss (Herb. Ru SF-105). – InL: Utsjoki, Kevoniemi, Kevojonsun, 21. 6. 1959, L. Hämet-Ahti (H). – Lps: Peltsamo, Heinäsaari ad terram, 17. 6. 1931, V. Räsänen (H). – SCHWEDEN. Bohuslän: Tjärnö islet Inre tenskär, –5 m, rocky islet, 10. 8. 1985, T. Ahti & S. Hyvönen (H).

- Die Rentierflechtenstandorte wurden auf Grund der Angaben auf den Herbarkapseln und den Felduntersuchungen in folgende Vegetations-Gruppen eingeteilt (Tab. 3):
- Moore, Heiden und Wiesen: Die Rentierflechten wachsen vor allem an Bülden in Hoch-, Nieder- oder Hangmooren oder an Höckern in extensiv genutzten Weiden.
 - Dünen: Diese Standorte kommen vor allem in Norddeutschland vor und sind meistens Sanddünen mit Kiefern- oder Föhrenwäldern.
 - Montane und boreale Wälder: In den Wäldern befinden sich die Nischen der Rentierflechten am Boden, auf Felsblöcken, an Waldrändern, an Waldwegen oder in Lichtungen. In den Alpen sind dies vor allem lichte montane und subalpine Fichten- oder Tannenwälder.
 - Zwergstrauchheiden und Windheiden: Vor allem in den Alpen sind dies die Vegetationstypen mit den üppigsten Rentierflechtenvorkommen. Bestände mit *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus*, *Loiseleuria procumbens* und *Empetrum nigrum* sind oft reich an Rentierflechten.
 - Besiedelt werden aber auch Baumstrünke, Fichtenzapfen, Baumstämme und andere langsam vermodernde Substrate.

Die großräumige Verbreitung im kontinentalen Europa zeigt keine markanten Unterschiede zwischen den Chemotypen. Dies wird aus den Karten (Abb. 5–9) ersichtlich, die auf Grund der Herkunft der mit TLC untersuchten Proben erstellt wurden. Betrachtet man die vertikale Verbreitung im Alpenraum, so fällt die Verbreitung des *arbuscula*-Typs in der alpinen Stufe auf (1800–2300 m ü. M.). Dagegen kommen andere Chemotypen vom Hügelland bis hinauf in die alpine Stufe vor; der O-Typ von (390 m) 1500–2500 m ü. M., der *squarrosa*-Typ von 800–2300 m ü. M. und der *mitis*-Typ von (200 m) 930–2800 m ü. M. Die „Intermediäre“ hingegen kommt nur in den Mooren der montanen Stufe vor, von 930–1560 m ü. M. Die tiefsten Vorkommen in den Alpen (Höhenangaben in Klammern) befanden sich im Tessin (CH), sie konnten aber in jüngster Zeit nicht mehr nachgewiesen werden.

Hingegen lassen sich kleinräumige Unterschiede aus den Karten herauslesen: In den Gebieten des Böhmerwaldes, um München und in den Schweizer Voralpen ist der *squarrosa*-Typ besonders häufig, der *mitis*-Typ hingegen kommt dort nur vereinzelt vor. In den Alpen wächst der *mitis*-Typ vor allem in den Vegetationslücken der Zwergstrauchheiden und Windheiden, an sonnigen und schnell austrocknenden Stellen, der

Tab. 3. Anteile der fünf Chemotypen pro Standortgruppe. 100% = chemisch untersuchte Herbarproben mit ökologischen Angaben

| Vegetation | O-Typ | <i>arbuscula</i> -Typ | <i>squarrosa</i> -Typ | <i>mitis</i> -Typ | Intermediäre |
|--|-------|-----------------------|-----------------------|-------------------|--------------|
| Moore, Heiden, Weiden (Anteil Moore) | 35% | – | 35% (27%) | 31% (10%) | 24% |
| Dünen, mit Kiefern oder Föhrenwäldern | 21% | – | 23% | 30% | 57% |
| Montane Wälder, am Boden oder auf Felsblöcken | 9% | – | 24% | 18% | 17% |
| Zwergstrauchheiden und Windheiden | 35% | + | 16% | 19% | 2% |
| Weitere | – | – | 2% | 2% | – |

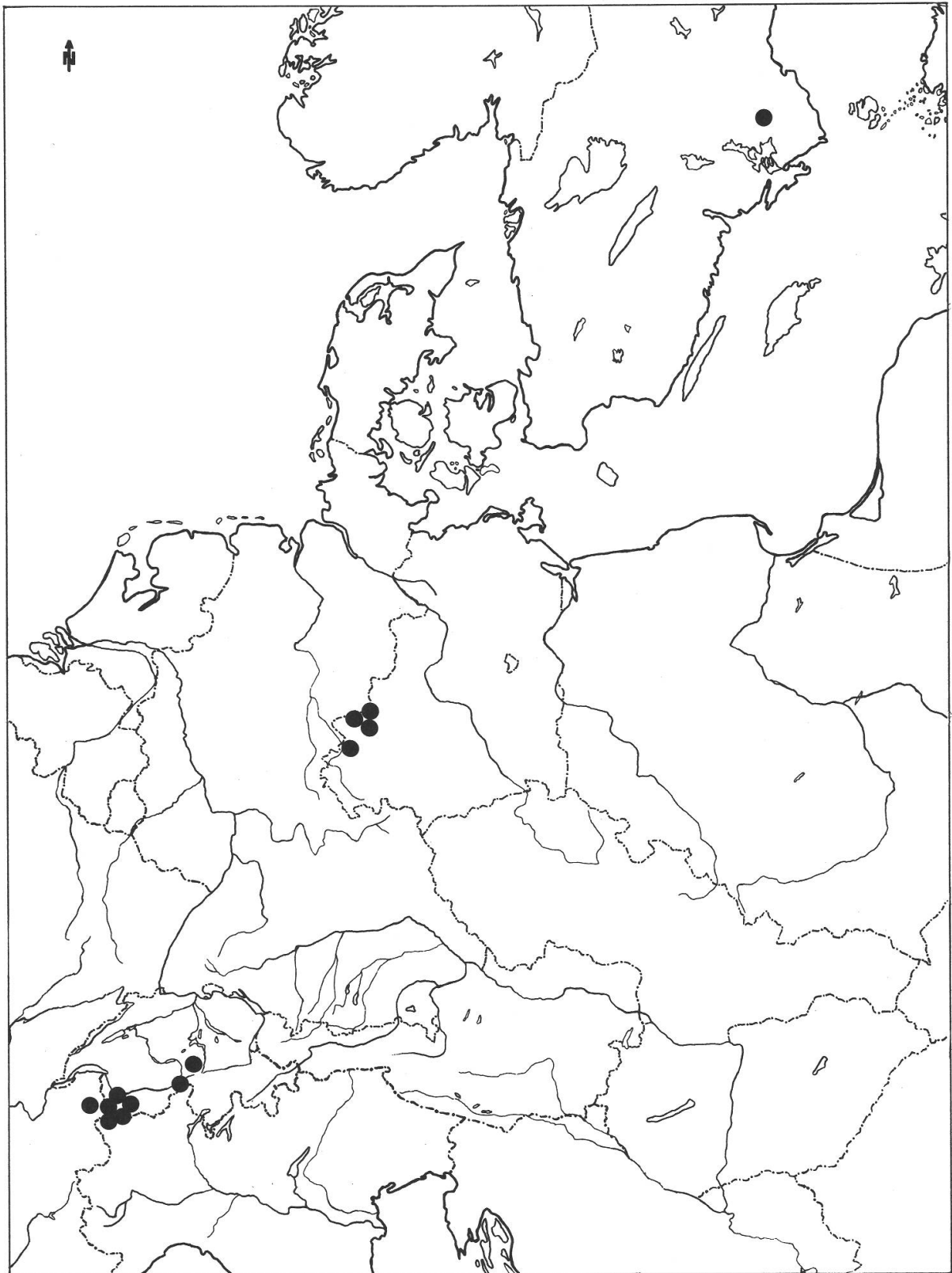
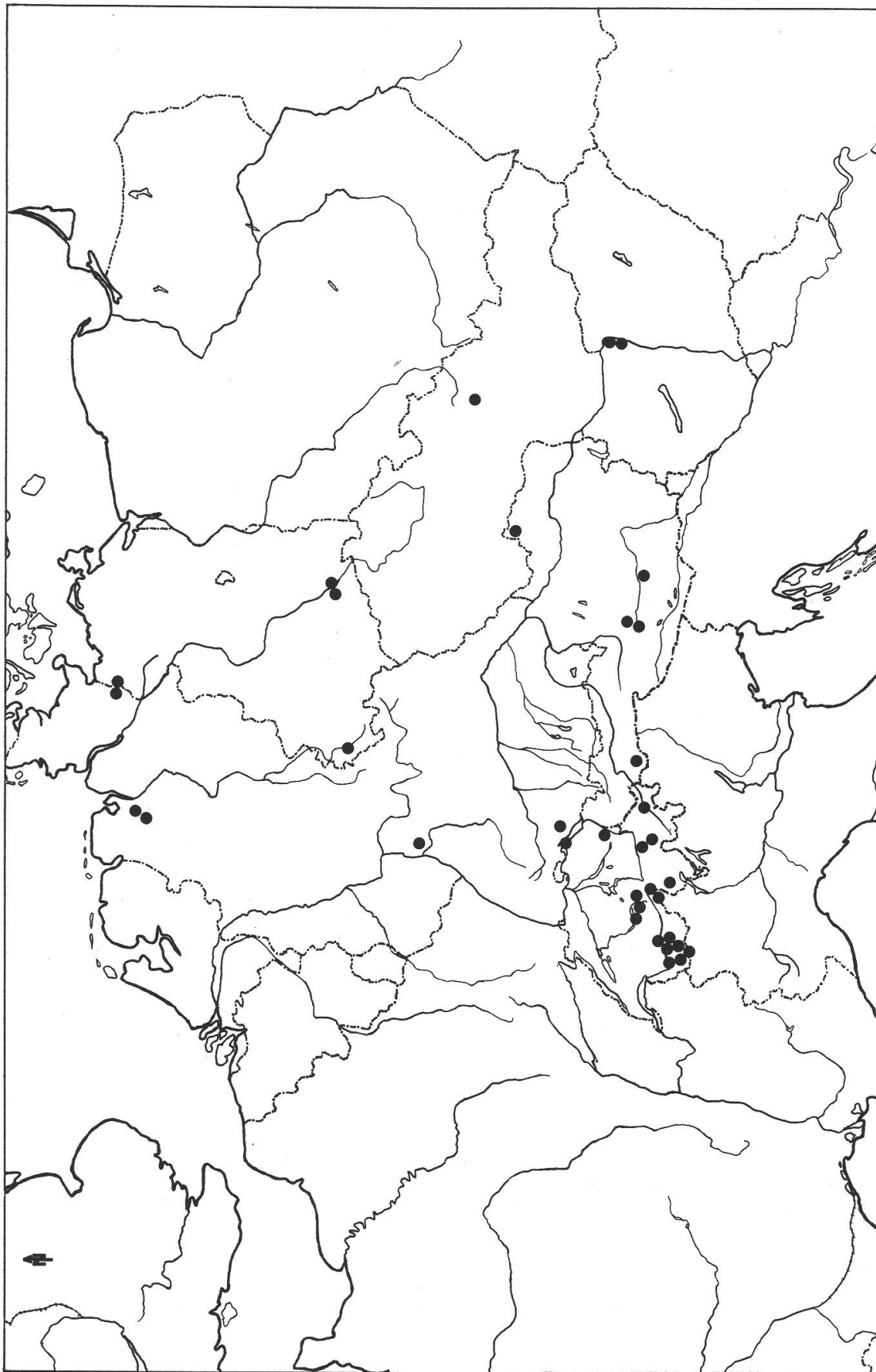
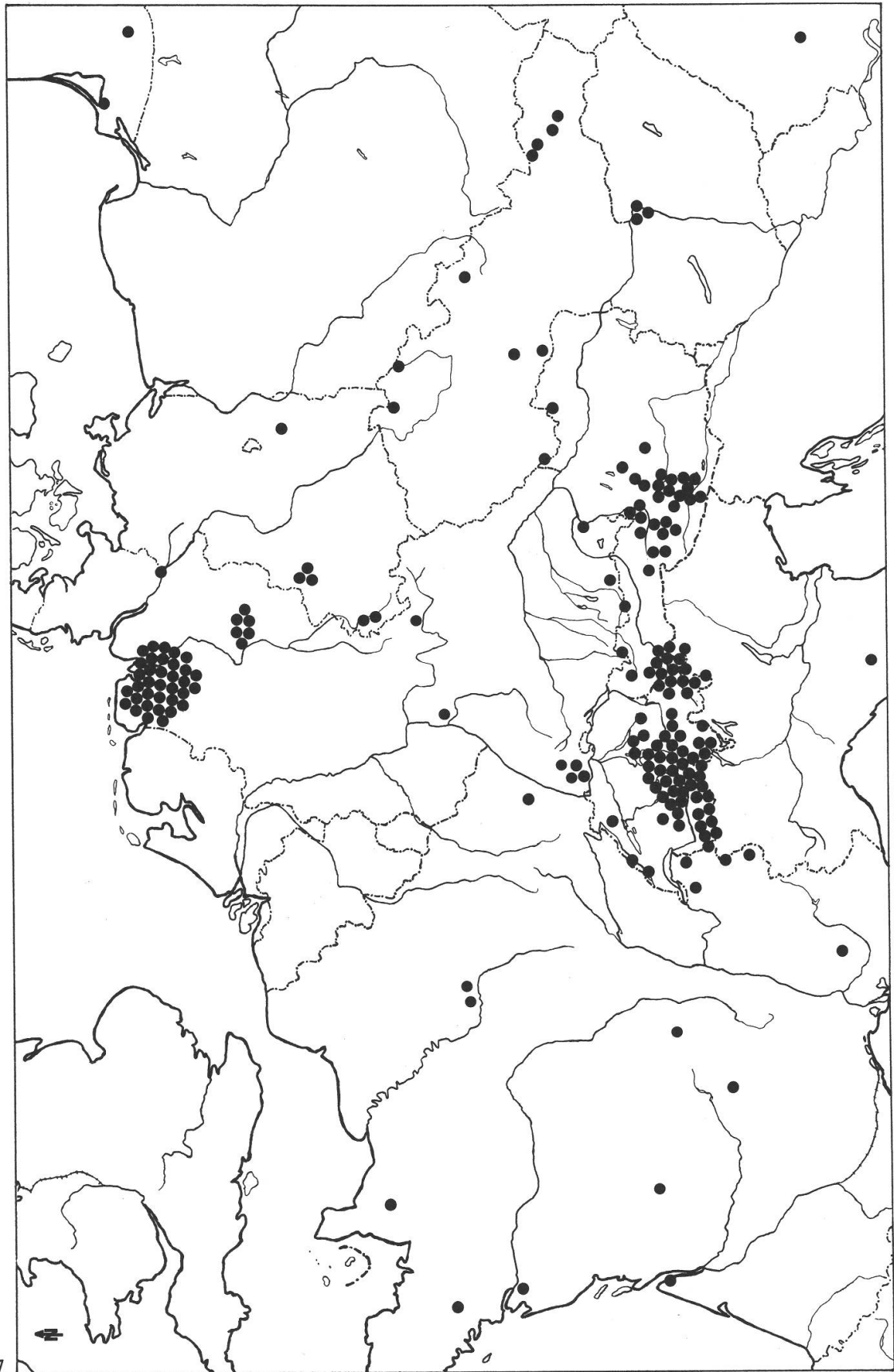
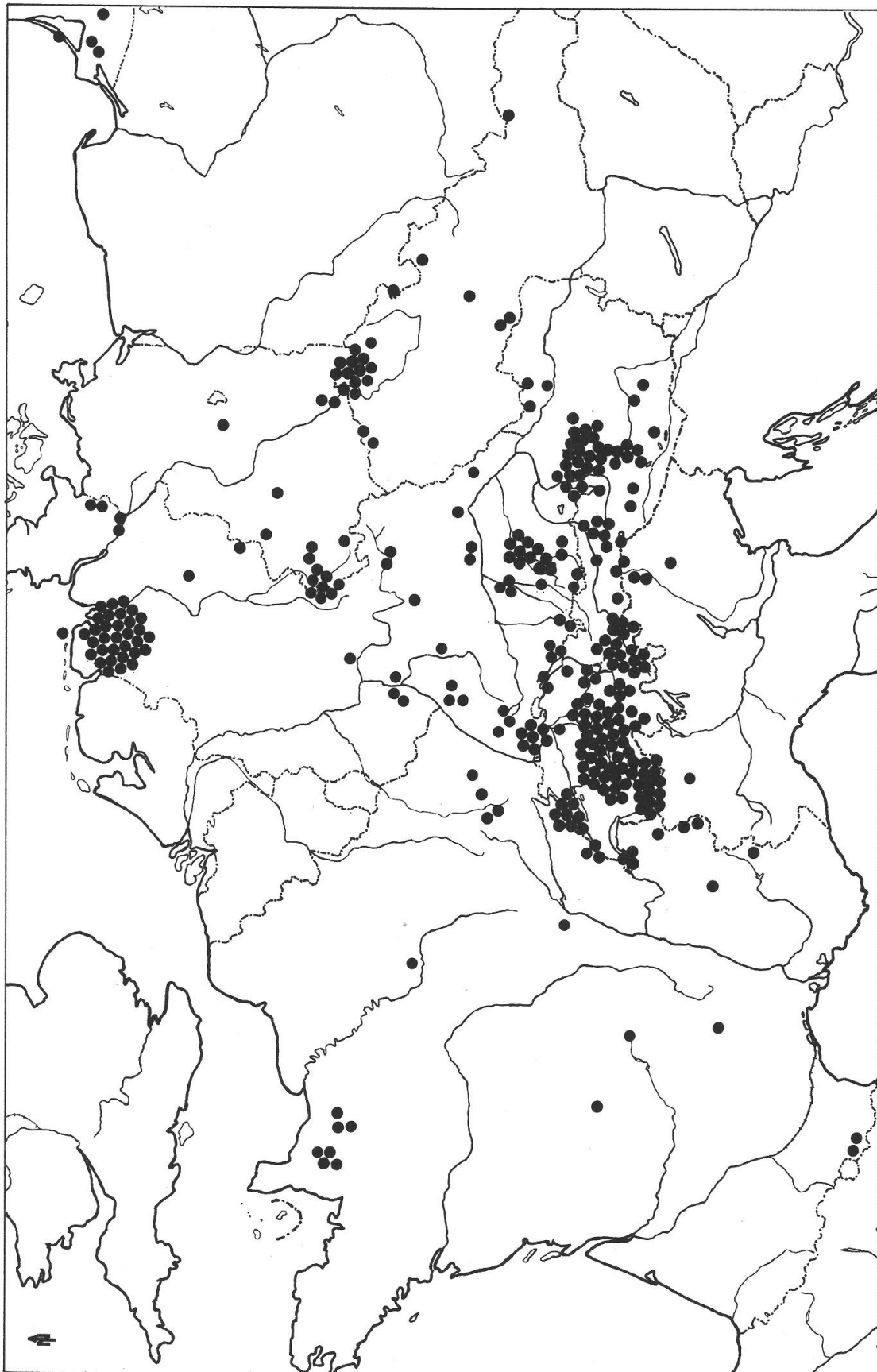


Abb. 5–9: Verbreitung der mit TLC untersuchten Proben im kontinentalen Europa. Abb. 5: *arbuscula*-Typ, Abb. 6: O-Typ, Abb. 7: *squarrosa*-Typ, Abb. 8: *mitis*-Typ, Abb. 9: „Intermediäre“.







squarrosa-Typ dagegen an feuchteren und schattigeren Standorten in Mooren und Wäldern. In den Gebieten der Kalkvoralpen fehlt der *mitis*-Typ, denn dieser bevorzugt die an sauren Gesteinen reicheren Zentral- und Ostalpen mit dem kontinentaleren Klima. Der *squarrosa*-Typ ist wesentlich häufiger als der *mitis*-Typ, da er eine breitere ökologische Amplitude hat. Der südlichste Fund der *C. arbuscula*-Gruppe liegt in den Hautes-Alpes in Frankreich, die Verbreitung der Rentierflechten in den Südalpen ist noch weitgehend unbekannt. Gegen Westen liegt die Arealsgrenze dieser Gruppe in Nordwestfrankreich, wo diese Flechten nur noch selten vorkommen. Obwohl viele Rentierflechten dieses Gebiets untersucht wurden, konnten lediglich 7 Proben des *squarrosa*-Typs und 3 Proben des *mitis*-Typs gefunden werden. Der *squarrosa*-Typ ist dort allerdings kaum mehr von robusten Exemplaren von *C. ciliata* zu unterscheiden. Beobachtungen bei Populationsstudien in Skandinavien ergaben, daß von Süden nach Norden ein ähnlicher quantitativer Gradient besteht, wie der auf den Karten (Abb. 7, 8) ersichtliche West-Ost-Gradient. Im Süden dominiert der *squarrosa*-Typ, im Norden der *mitis*-Typ; regionale Unterschiede sind aber häufig. Doch im Norden und im Süden Skandinaviens wachsen diese beiden Chemotypen gemeinsam, wobei der *squarrosa*-Typ auch im Norden oft häufig vorkommt.

Viele Herbarexemplare enthalten mehr als einen Chemotyp. In vielen Gebieten Europas wachsen die Chemotypen gemeinsam, am selben Standort. Im alpinen Gebiet des Val d'Entremont (CH-Wallis), dem bisher einzigen größeren Vorkommen vom *arbuscula*-Typ, konnten vier Chemotypen am gleichen Standort beobachtet werden, die sich morphologisch nicht wesentlich unterscheiden (Herb. Ru 83/359). Beim *arbuscula*-Typ ist das Areal deutlich verschieden. Das Hauptverbreitungsgebiet dieses Chemotyps befindet sich in Mitteleuropa; die meisten Proben stammen aus den Alpen und aus dem Harzgebirge, nur je eine Probe aus Schweden und China.

Zwei Proben aus den Alpen wurden auf Grund ihrer auffallenden Farbe und der am Standort abweichenden Erscheinung (vgl. Ahti 1961) als *C. arbuscula* ssp. *beringiana* bestimmt. Beim Vergleich mit Proben aus Kanada und Japan konnten weder chemische noch morphologische Unterschiede gefunden werden.

Folgende Proben wurden untersucht:

SCHWEIZ. Uri: Oberalppaß, Les Puozas, oberhalb Oberalpsee, NW-Exp., 2360 m, Zwergstrauchheiden, leg. E. Ruoss, 10. 1983 (Herb. Ru 83/800). – Bern: Kandersteg, Gasterntal, linke Talseite, Granitblockhang, 1650 m, leg. F. Rügsegger, 10. 1983 (Herb. Ru 83/649). Vergleichsproben: KANADA. Northern Territories. Mackenzie Valley, 7. 1972, leg. A. H. Marsh 1538. – British Columbia, north of Garibaldi, 8. 1974, leg. S. Kurokawa 8617b. – JAPAN. Prov. Kitami, Hokkaido: Hamatombetsu, 8. 1970, leg. S. Kurokawa 70830 (alle GZU).

Revidierte Exsiccate:

Viele der als „*arbuscula*“ oder „*sylvatica*“ bestimmten Proben konnten als *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. portentosa*, *C. ciliata*, *C. rangiformis* und *C. furcata* identifiziert werden. So konnten folgende Exsiccate revidiert werden: Rabenh. Lich. europ. 10/271 (STR) ist *C. portentosa*; Rabenh. Lich. europ. 10/270 (STR) ist *C. rangiferina*; Britz. Lich. exs. 425 (M) ist *C. rangiferina*; Zw. L. 1037 (W) ist *C. portentosa*; Lich. fenn. 1040 (H) ist *C. rangiferina*. Mit *C. mitis* wurden vor allem mit *C. portentosa*, *C. ciliata*, *C. rangiferina*, *C. terrae-novae* verwechselt. Revidierte Exsiccate: Migula Krypt. exs. 239 (BERN) ist *C. ciliata*, Lichenotheca 147 (BERN) ist *C. portentosa*; Rabenh. Clad. europ. 35/6 besteht aus *C. ciliata* (M) und *C. portentosa* f. *subimpexa* (STR).

Liste der mit TLC untersuchten Proben der fünf Hauptgruppen:

O-Typ. Exsiccate: Lich. Grönl. 74 (W). – Lich. exs. Norv. 678 (H). – Rabenh. Clad. exs. 2, 5, 13, 35/1 (STR). – Sandst. Clad. exs. 118, 324, 1440, 1817, 1818 (BERN). – Stiz. Krypt. Badens 22 (B).

Weitere Proben: FRANKREICH. Finistère (1). – SCHWEIZ. Bern (3), Wallis (8), Tessin (1), Appenzell IR (1), Graubünden (3). – BR DEUTSCHLAND. Baden-Württemberg (2). – ÖSTERREICH. Tirol (1), Salzburg (4), Kärnten (2). – ITALIEN. Südalpen (2). – TSCHECHOSLOVAKEI (1). – UNGARN (2). – NORWEGEN (2). – FINNLAND (8). – JAPAN (1). – U.S.A. (1). – KANADA (1). – Ohne Ortsangabe (3).

Arbuscula-Typ. Exsiccate: Rabenh. Lich. exs. 1348 (STR, Lektotypus, 2 Isolektotypen). – Sandst. Clad. exs. 1860.

Weitere Proben: SCHWEIZ. Wallis (12), Bern (1). – FRANKREICH. Haute Savoie (1). – CHINA (1). – Ohne Ortsangaben (2).

Squarrosa-Typ. Exsiccate: Britz. lich. exs. 282, 882, 909, 953 b (M), 622 (B). – Bot. Ges. Crypt. 36 (B). – Clad. Cisalp. exs. 25 b (M). – Crypt. exs. Vin. 3645 (G). – Erb. Critt. Ital. 940 (B, M). – Harmand Exs. 358 (B). – Lich. France exs. 23 (STR). – Lichenotheca 158 (BERN). – Lich. Grönl. exs. 32 (W). – Lich. Helv. exs. 78 (M). – Lich. Pol. Fasc. 3 (B). – Lich. sax. exs. 88, 90 (GZU). – Migula Krypt. exs. 242 (BERN). – Rabenh. Clad. exs. 3, 4, 6, 7, 8, 9, 37/2, 39/10 (STR). – Rehm Clad. exs. 285 (M). – Sandst. Clad. exs. 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 43, 65, 68, 246, 262, 296, 297, 298, 319, 320, 322, 438, 681, 682, 718, 719, 798, 821, 857, 870, 871, 872, 915, 974, 982, 1034, 1035, 1036, 1052, 1053, 1054, 1061, 1062, 1063, 1064, 1111, 1145, 1203, 1223, 1256, 1290, 1291, 1292, 1293, 1294, 1295, 1513, 1514, 1515, 1518, 1559, 1563, 1581, 1589, 1600, 1602, 1700, 1711, 1712, 1713, 1748, 1749, 1760, 1761, 1776, 1809, 1818, 1820, 1824, 1832, 1868 (alle BERN). – Schweiz. Krypt. 153 (BERN, M). – Stiz. Krypt. Badens 22 (M, STR).

Weitere Proben: FRANKREICH. Calvados (5), Haute-Vienne (1), Lozère (1), Haut-Rhin (1), Haute-Saône (2), Haute-Savoie (4), Savoie (3), Hautes-Alpes (1), Pyrénées (2). – SCHWEIZ. Waadt (4), Neuenburg (19), Bern (34), Wallis (26), Luzern (12), Nidwalden (2), Obwalden (24), Zürich (1), Zug (9), Schwyz (1), Uri (7), Tessin (3), St. Gallen (1), Appenzell IR (1), Glarus (2), Graubünden (20), ohne genauere Angaben (1). – BR DEUTSCHLAND. Niedersachsen (5), Hessen (1), Rheinland-Pfalz (3), Baden-Württemberg (13), Bayern (28). – DR DEUTSCHLAND. Harz (2). – ÖSTERREICH. Tirol (10), Salzburg (10), Osttirol (1), Oberösterreich (14), Steiermark (15), Kärnten (3). – ITALIEN. Südtirol (3). – TSCHECHOSLOVAKEI (1). – ISLAND (1). – GROSSBRITANNIEN (1). – NORWEGEN (5). – SCHWEDEN (1). – DÄNEMARK (1). – FINNLAND (33). – SOWJETUNION (2), Sibirien (5). – KANADA (3). – U.S.A. Alaska (1), North Carolina (2), Colorado (1), New Jersey (2), New York (1), Maryland (1), Pennsylvania (1). – JAPAN (1). – TIBET (1). – CHINA (2). – MONGOLEI (1). – Ohne Angaben (8).

Mitis-Typ. Exsiccate: Clad. cisalp. exs. 25 b (M). – Flechten Europas 818, 821 (BERN). – Flora Hung. exs. 14 (W, GZU). – Flora Rom. exs. 2129 (W). – Lich. exs. sel. cass. 224 (W, M). – Lich. Gall. exs. 3, 21 (BERN). – Lich. Helv. exs. 78 (G). – Lich. Scand. exs. 390 (W, BERN). – Sandst. Clad. exs. 55, 56, 57, 58, 59, 61, 62, 63, 64, 66, 67, 69, 119, 120, 121, 247, 261, 293, 323, 566, 683, 717, 735, 793, 796, 797, 822, 983, 985, 1051, 1058, 1059, 1060, 1209, 1257, 1440, 1441, 1516, 1517, 1520, 1521, 1566, 1582, 1644, 1646, 1647, 1696, 1762, 1781, 1816, 1819, 1833 (BERN). – Lich. Wisc. exs. 29 (BERN).

Weitere Proben: FRANKREICH. Calvados (1), Gironde (1), Cantal (1), Haut-Rhin (1), Haute-Savoie (4), Savoie (1), Vaucluse (5). – SCHWEIZ. Waadt (1), Neuenburg (1), Bern (16), Wallis (24), Zug (2), Nidwalden (2), Obwalden (3), Schwyz (1), Uri (3), Tessin (6), Graubünden (23). – BR DEUTSCHLAND. Niedersachsen (3), Baden-Württemberg (5), Bayern (5). – DR DEUTSCHLAND (3). – ÖSTERREICH. Vorarlberg (1), Tirol (4), Salzburg (14), Osttirol (2), Oberösterreich (5), Steiermark (5), Kärnten (7), Niederösterreich (1). – ITALIEN (6). – TSCHECHOSLOVAKEI. Böhmen (2), Mähren (1), Slowakei (5). – UNGARN (4). – ISLAND (1). – NORWEGEN (4), Spitzbergen (2). – FINNLAND (4). – SOWJETUNION (1). – KANADA. Ontario (2), Quebec (1). – Ohne Angaben (5).

Intermediäre. Exsiccate: Crypt. exs. Vind. 3645 (GZU). – Lich. Grönl. exs. 210 (W). – Sandst. Clad. exs. 60, 117, 294, 295, 321, 735, 792, 794, 795, 810, 994, 1033, 1037, 1055, 1056, 1057, 1115, 1306,

1307, 1433, 1438, 1439, 1519, 1601, 1603, 1645, 1798, 1809, 1869 (BERN). – Verseghy Lich. exs. 52 (W).

Weitere Proben: FRANKREICH. Cantal (4). – SCHWEIZ. Bern (4). – BR DEUTSCHLAND. Niedersachsen (1), Hessen (1), Baden-Württemberg (3), Bayern (5). – ÖSTERREICH. Tirol (1), Oberösterreich (2), Kärnten (1). – POLEN (1). – TSCHECHOSLOVAKEI. Mähren (1), Slowakei (1). – NORWEGEN (1). – SOWJETUNION (1). – U.S.A. South Georgia (1). – Ohne Angaben (4).

Diskussion

In der Beschreibung von *C. mitis* (Sandstede *Cladonia*-Exsiccata Nr. 55) fallen die fettgedruckten Worte „defectu principii amari“ auf. Sandstede betrachtete den Mangel des Bitterstoffes als entscheidendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. arbuscula*. Er hat zwar die morphologischen und ökologischen „Merkmals-Tendenzen“ erkannt (vgl. Sandstede 1922, 1931), sich aber auf die vermeintlich klare Abgrenzung mit Hilfe des Geschmackstests verlassen. Die Nummern des *Cladonia*-Exsiccats sind heterogen, und oft sind in einem Exemplar mehrere Chemotypen vermischt, so daß die Rekonstruktion der Artunterscheidung nach Sandstede unmöglich ist. Bisher wurde die robuste, büschelige, einseitig gebogene *C. arbuscula* beschrieben und *C. mitis* mit den davon abweichenden Merkmalen „feiner als“, „weniger gebogen“, „mehr allseitig verzweigt“ oder „lockerer verzweigt“ (Ahti 1961, 1977, Sandstede 1922). *C. mitis* wurde jedoch nie als eigenständige morphologische Sippe charakterisiert (vgl. Sandstede 1918: *Clad.* exs. 55 und 1922).

Bei den vorliegenden Untersuchungen mit TLC von Rentierflechten aus Europa wurden fünf verschiedene Chemotypen von *C. arbuscula* und *C. mitis*, die zur *C. arbuscula*-Gruppe zusammengefaßt werden, unterschieden. Diese stimmten mit den von Asahina (1941) gefundenen chemischen Gruppen überein. Die fünf Chemotypen der *C. arbuscula*-Gruppe sind auf Grund von Komplexen, die zusätzlich zum Usninsäure-Komplex auftreten, charakterisiert. Die theoretischen Beziehungen der Chemotypen untereinander werden in einer separaten Publikation (Ruoss 1987) diskutiert. Eine klare Trennung von Arten nur auf Grund der An- resp. Abwesenheit der Fumarprotocetrarsäure oder Rangiformsäure ist nicht möglich, da beide Säuren und ihre Begleitstoffe in einer größeren Probenmenge fehlen oder gemeinsam vorkommen. Abweichungen von der Einteilung der Chemotypen stellen diejenigen Proben dar, die morphologisch zu *C. arbuscula* gehören und Atranorin resp. Protocetrarsäure als dominante Säuren enthalten. Erklärungen für solche Vorgänge sind noch spekulativ und bedürfen weiterer Untersuchungen (Huovinen 1986 und Ruoss 1987). Der Status von *C. submitis* ist ebenfalls noch unklar, solange der taxonomische Wert der Fettsäuren und die chemischen Eigenschaften der Pseudonorrangiformsäure unbekannt sind. Diese Art sowie weitere Chemorassen, die zumeist unbekannte Substanzen enthalten, können auf Grund der vorliegenden Resultate nicht abschließend beurteilt werden.

Da die Proben des O-Typs zu *C. mitis* oder zu *C. arbuscula* gehören können, werden die Beobachtungen von Asahina (1941) für Japan und Ahti (1961) für Strain II in Nordamerika, wonach *C. arbuscula* s.l. als *f. inactiva* Asah. vorkommen kann, bestätigt. Daß die Fumarprotocetrarsäure oft abwesend sein kann, wurde von Kärnefelt (1979), Bowler (1972) u. a. bereits diskutiert. Es ist denkbar, daß geringe Mengen von Fumarprotocetrarsäure mit TLC nicht erfäßbar sind. Als quantitatives Unterscheidungsmerkmal konnten bereits Ramaut et al. (1966) bei *C. ciliata* verschiedene Mengen von Usninsäure bei *f. ciliata* und *f. tenuis* nachweisen. Quantitative Schwankungen, wie sie

auch Fahselt (1984) bei *C. stellaris* feststellte, können bei der Rangiformsäuregruppe erst diskutiert werden, wenn die Fettsäuren auch mengenmäßig erfaßbar sind. Das gemeinsame Auftreten von Fumarprotocetrarsäure und Rangiformsäure bei der „Intermediären“ konnte schon Asahina (1941) bei 16 Proben von Sandstedes Exsiccata nachweisen. Abgesehen von Nourish & Oliver (1974) ignorierten bisher die meisten Lichenologen diesen Chemotyp. Die Unterscheidung der Arten *C. arbuscula* s. auct. und *C. mitis* mit Hilfe des PD-Tests ist somit unsicher. Eine PD-negative Reaktion kann den O-Typ oder den *mitis*-Typ angeben, die PD-positive Reaktion den *arbuscula*-, den *squarrosa*-Typ oder die „Intermediäre“. Selbst das Typusmaterial von *C. mitis* (Sandst. Clad. exs. 55) kann PD-positiv sein. Der neue Lektotyp enthält nur den Usninsäure- und den Rangiformsäure-Komplex, im Originalmaterial wurden jedoch auch morphologisch identische Podetien mit dem Fumarprotocetrarsäure-Komplex nachgewiesen. Der Rangiformsäure-Komplex wurde bisher als taxonomisch wertlos betrachtet. Die chemischen Eigenschaften dieser Fettsäuren sind noch weitgehend unbekannt. Auf Grund der vorliegenden Resultate ist aber die Anwesenheit dieses Komplexes als konstanteste Eigenschaft der ehemaligen *C. mitis* zu betrachten.

Die morphologischen Untersuchungen zeigen die Schwierigkeiten klarer Sippen-trennung. Die Unterschiede innerhalb eines Chemotyps sind größer als jene zwischen den Chemotypen. Die Merkmale von Sandstede (1931), des Abbayes (1939) und Ahti (1961) erweisen sich innerhalb eines Chemotyps als inkonstant und nicht mit den chemischen Eigenschaften korrelierbar (Ruoss 1987). Es konnten keine Eigenschaften gefunden werden, die mit An- oder Abwesenheit hätten erfaßt werden können oder die deutlich verschiedene Meßbereiche ergeben hätten. Die Unterscheidungsmerkmale gehen vielmehr kontinuierlich ineinander über und sind dann nur subjektiv als „Merkmals-Tendenzen“ erkennbar. Die Abhängigkeit der Farbe von Temperatur und Beschattung wurde bereits von Kershaw (1975) und Kappen (1983) erwähnt. Die Farbunterschiede sind also vor allem durch ökologische Faktoren bedingt. Dasselbe gilt auch für andere von Ahti (1961) genannten Merkmale wie Höhe, Hauptstammdicke oder Dicke der Algenschicht. Die Charakterisierung von *C. arbuscula* – mit kräftigen, robusten Podetien und einseitig gebogenen, büscheligen Enden – durch Sandstede (1931), des Abbayes (1939) und Ahti (1961) trifft für optimal entwickelte Exemplare zu. Diese Merkmale sind allerdings nur vage und subjektiv erfaßbar und werden relativiert, sobald eine größere Anzahl Proben aus verschiedenen Regionen untersucht wird. Obwohl in einigen Gebieten wie Norddeutschland, Südsandinavien oder Ostrußland oft einheitliche Morphotypen auftreten, kann die bisherige Charakterisierung von *C. mitis* nicht genügen. Auffallend ist die Konvergenz der morphologischen Merkmale von Proben verschiedener Chemotypen an extremen Standorten in den Alpen und in Nordskandinavien. Die Chemotypen sind in diesen Gebieten nur noch auf Grund der Inhaltsstoffe zu unterscheiden.

Da zur Unterscheidung von *C. arbuscula* und *C. mitis* nur wenige chemische und morphologische Merkmale existieren, wollten bereits Sandstede (1931) und Ahti (1961) die Standortskriterien bei der Abgrenzung der beiden Arten berücksichtigen. Die dabei gemachte Feststellung, daß *C. mitis* trockenere und kargere Standorte bevorzugt, kann beim *mitis*-Typ teilweise bestätigt werden. Entgegen den Beobachtungen von Ahti (1961), daß Rentierflechten in Skandinavien an weniger windexponierten Standorten wachsen, sind sie in den Alpen an solchen Orten oft bestandbildend. Ahti stellte zudem fest, daß im Gegensatz zum Süden Skandinaviens, im Norden *C. arbuscula* selten ist und dafür *C. mitis* dominiert. Solche Nord-Süd-Gradienten vom *squarrosa*-Typ und *mitis*-Typ konnten während Feldstudien nicht in dieser Deutlichkeit beobachtet werden,

regionale Unterschiede sind jedoch vorhanden. Im kontinentalen Europa decken sich die Areale weitgehend, und die Chemotypen wachsen in diesen Gebieten an gleichen Standorten. Unterschiede von Ökologie und Geographie zwischen den Chemotypen können nicht als Differenzierungsmerkmale, sondern lediglich als „Merkmals-Tendenzen“ betrachtet werden.

Taxonomie

Viele Lichenologen betrachten Chemotypen als Sippen mit Artberechtigung oder werten chemische Merkmale allein als gute Differenzierungsmerkmale (z. B. Culberson et al. 1983). Hawksworth (1976) und weitere Lichenologen geben jedoch Sippen, deren chemische Merkmale nicht mit weiteren morphologischen, ökologischen oder geographischen Unterschieden korreliert sind, keinen taxonomischen Status. Kärenlampi und Pelkonen (1971) haben Morphotypen von *C. uncialis*, die vage ökologische und chorologische Unterschiede aufweisen, aber als Arten nicht klar unterscheidbar sind, als „ecophenoclinodemes“ bezeichnet und sie lediglich als Varietäten abgegrenzt. Obwohl ein Verbreitungsunterschied auf der südlichen Hemisphäre (Ahti 1961) zwischen *squarrosa*-Typ und *mitis*-Typ bisher nicht genauer untersucht wurde und dort auch ein weiterer Chemotyp mit dem Stictinsäure-Komplex vorkommt (Ahti 1984), wird auf Grund der vorliegenden Resultate eine Unterscheidung von *C. arbuscula* und *C. mitis* auf Artebene als unzulässig betrachtet. Die Entstehung von Merkmalskreuzungen ist noch unbekannt (Brodo 1978), entsprechend schwierig ist auch die Beurteilung der taxonomischen Bedeutung. Aber Sippen mit „Intermediären“ und Merkmalskreuzungen müssen als sehr nahe verwandt bezeichnet werden. Die chemischen Eigenschaften sind bei *C. arbuscula* klarere Unterscheidungsmerkmale als die variablen und vagen morphologischen „Merkmals-Tendenzen“. Daher wird folgende Einteilung auf der Basis der Chemotypen vorgeschlagen:

Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. em. Ruoss

Flotow in Wendt, Thermen Warmbrunn 94 (in Sep. 5). (1839). *Patellaria foliacea* var. m. *Arbuscula* Wallr., Naturg. Säulch.-Fl. 169 (1829). Lektotyp: DDR. Thüringen: Nordhausen, leg. Wallroth (STR). Inhaltsstoffe: Usninsäure, Psoromsäure, 2'-O-Demethylpsoromsäure.

Patellaria Arbuscula (Wallr.) Wallr. Fl. Crypt. Germ. 1: 425 (1831). *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & W. Culb. Bryologist 73: 510 (1970).

C. arbuscula hat einen bäumchenförmigen, anisotomen Habitus und wird durchschnittlich (2,2) 3,8–5,3 (11,8) cm hoch. Die Farbe ist grünweiß bis grüngrau, die Algenschicht dicht arachnoid. Die Verzweigungen sind mehrheitlich trichotom, häufig auch dichotom oder tetrachotom. Die Krone ist strauchig oder büschelig, die Enden einseitig gebogen bis allseitig sparrig abstehend. Neben dem stets vorhandenen Usninsäure-Komplex sind Depsidone der β -Orcinol-Serie oder Fettsäuren des Rangiformsäure-Komplex, meist vorhanden. Der Chemotyp, der nur Usninsäure enthält (O-Typ), ist nach Huovinen und Ahti (1986) ein bei vielen Arten der Gattung *Cladonia* vorhandener „deficient-strain“ und wird daher in neueren Arbeiten (Ahti 1984) ohne eigenen taxonomischen Status belassen. Auf Grund der Morphologie sind viele Proben des O-Typs als ssp. *squarrosa* oder ssp. *mitis* bestimmbar.

Die bisher als *C. arbuscula* ssp. *beringiana* benannten Formen sind angesichts der großen morphologischen Variabilität von *C. arbuscula* ssp. *squarrosa* ungenügend abgegrenzt. Detailliertere Untersuchungen sind notwendig, um die Unterscheidung dieser Unterarten abzuklären.

ssp. *arbuscula*

C. arbuscula s. str. in Ruoss & Ahti, Nova Hedwigia 41: 151. (1985).

Entsprechend dem Typusmaterial von *C. arbuscula* enthält die ssp. *arbuscula* den Psoromsäurekomplex zusätzlich zum Usninsäure-Komplex (*arbuscula*-Typ). Der Habitus ist strauchig oder bäumchenförmig, die Enden sind meist nur leicht gebogen. Dieser Chemotyp ist selten und kommt vor allem in den Zwergstrauchheiden der alpinen Stufe Mitteleuropas vor. Auf Grund der Inhaltsstoffe und den geographischen Unterschieden wird dieser Chemotyp als eigenes Taxon behandelt, wie dies auch Ahti et al. (1987) bei *C. stellaris* var. *aberrans* vorschlagen.

ssp. *squarrosa* (Wallr.) Ruoss comb. nov.

Patellaria coccinea var. *g. squarrosa* Wallr., Naturg. Säulchen.-Fl. 191 (1829). Lektotypus: DDR. Magdeburg: Harz, Brocken, leg. Wallroth (STR). Inhaltsstoffe: Usninsäure, Fumarprotocetrarsäure, Protocetrarsäure, Cph-2, unbekannte Substanzen.

Patellaria squarrosa (Wallr.) Wallr., Fl. Crypt. Germ. 425 (1831).

Diese Unterart enthält den Fumarprotocetrarsäure-Komplex zusätzlich zum Usninsäure-Komplex (*squarrosa*-Typ). Die typische morphologische Form ist die mit einseitig gebogenen, büscheligen Enden. Auch Formen mit allseitig abstehenden Enden sind häufig. Die Morphologie dieser Form ist sehr heterogen. Die ssp. *squarrosa* ist die häufigste Unterart von *C. arbuscula* und kommt auf der ganzen Nordhemisphäre, meistens an feuchten Standorten vor. Neben den chemischen Eigenschaften werden die morphologischen und ökologischen „Merkmals-Tendenzen“ als Unterartsmerkmale betrachtet.

ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss comb. nov.

Cladonia sylvatica ssp. *mitis* (Sandst.) H. Magn., Förteckning över Skandinavians växter 4: L44 (1936). *Cladonia mitis* Sandst., Clad. exs. 55 (1918). Lektotyp nov.: BRD. Oldenburg: Kronsberge bei Bösel, auf Sanddünen, 1916, H. Sandstede, Clad. exs. 55 (BRNO, Isolektotyp: BERN). Inhaltsstoffe: Usninsäure, Rangiformsäure, Norrangiformsäure. Isolektotypen (BRNO, H): zusätzlich Fumarprotocetrarsäure, Protocetrarsäure, Cph-2, unbekannte Substanzen.

C. sylvatica var. *mitis* (Sandst.) Kušan Hedwigia 72: 45 (1932). *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich, Acta. Geogr., Helsinki, 12: 27 (1951).

Die Unterart *mitis* ist charakterisiert durch die Fettsäuren des Rangiformsäure-Komplexes (*mitis*-Typ). Nachdem zwei der Isolektotypen, wovon einer aus dem Originalmaterial des Clad. exs. 55 von Sandstede stammt (BRNO), zusätzlich den Fumarprotocetrarsäure-Komplex enthalten, kann diese Sippe nicht mehr mit der Abwesenheit dieser Säuren gegenüber den übrigen Chemotypen abgegrenzt werden. Morphologisch sind die Proben dieser Unterart durch den etwas kleineren Wuchs und die mehr abstehenden Enden charakterisiert. Doch auch ssp. *mitis* ist morphologisch sehr variabel und gegenüber den anderen Unterarten undeutlich abgegrenzt. Da morphologische und ökologische „Merkmals-Tendenzen“ vorhanden sind, wird der *mitis*-Typ gemeinsam mit der „Intermediären“ als eigene Unterart betrachtet. Da die „Intermediäre“ ebenfalls den Rangiformsäure-Komplex enthält und die Morphologie der ssp. *mitis* ähnlicher ist, wird sie in dieser Unterart integriert.

Zusammenfassung

Aus der *Cladonia arbuscula*-Gruppe wurden 932 Proben, vor allem aus Europa, dünnschichtchromatographisch (TLC) untersucht und in fünf Chemotypen eingeteilt. Mit detaillierten morphologischen Untersuchungen an 93 ausgewählten Exemplaren sowie ökologischen und chorologischen Erhebungen wurde versucht, Merkmale zu finden, die neben den chemischen Eigenschaften zur Abgrenzung der beiden Arten *C. arbuscula* und *C. mitis* dienen können. Die chemischen Untersuchungen zeigen, daß die beiden Arten auf Grund der Inhaltsstoffe nicht eindeutig unterschieden werden können. Die morphologischen Merkmale sind sehr variabel und regional verschieden, die ökologischen und chorologischen Unterschiede sehr gering, so daß keine Abgrenzung der Chemotypen auf Artebene möglich ist. Es wird vorgeschlagen, drei Unterarten von *C. arbuscula* zu unterscheiden: ssp. *arbuscula* (Psoromsäure), ssp. *squarrosa* comb. nov. (Fumarprotocetrarsäure) und ssp. *mitis* comb. nov. (Rangiformsäure), und dem O-Typ und der „Intermediären“ keinen eigenen taxonomischen Status zu geben. In Proben von *C. submitis* konnte erstmals eine Fettsäure mit TLC nachgewiesen werden, die mit Pseudonorrangiformsäure identisch zu sein scheint. Weitere abweichende Chemorassen werden diskutiert.

Mein Dank richtet sich vor allem an meine beiden Lehrer, Prof. T. Ahti (Helsinki) und Dr. K. Ammann (Bern) für die jahrelange Betreuung der Untersuchungen. Die Arbeiten wurden als Lizentiatsarbeit am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Bern durchgeführt und am Botanischen Institut der Universität Helsinki ergänzt. Der Aufenthalt in Finnland wurde durch das finnische Erziehungsministerium finanziert. Danken möchte ich zudem Frau F. Oberli-Garlejo, Dr. P. Clerc und C. Scheidegger (Bern), Frau S. Stenroos und Dr. K. Huovinen (Helsinki) für die Mitarbeit, sowie Frau I. Hofmann (Bern), die mir die englische Kurzfassung überarbeitet hat. Auch bei den Lichenologen und Kuratoren von Herbarien, die Untersuchungsmaterial zur Verfügung stellten, möchte ich mich bedanken. Die Originalarbeit (Ruoss 1984) war Frau Marianne Frey (CH-Langenthal) gewidmet.

Literatur

- Abbayes H. des 1939. Révision monographique des *Cladonia* du sous-genre *Cladina* (Lichens). Bull. Soc. Sci. Bretagne 16: hors sér. 2, 154 pp.
- Ahti T. 1961. Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subg. *Cladina*). Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 32: 160 pp.
- Ahti T. 1977. *Cladonia* Wigg. subg. *Cladina* (Nyl.) Leight. In: Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft 1, J. Poelt & A. Vezda. 45–49.
- Ahti T. 1984. The status of *Cladina* as a genus segregated from *Cladonia*. Beih. Nova Hedwigia 79: 25–61.
- Ahti T., Brodo I. M. & Noble W. J. 1987. Contributions to the lichen flora of British Columbia, Canada. Mycotaxon 28: 91–97.
- Anders J. 1928. Die Strauch- und Laubflechten Mitteleuropas. Jena. 217 S.
- Andreev V. N. 1954. Prirost kormovyh lisajnikov i priemy ego regulirovanija. Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR, Bot. Ser. 3, 9: 11–74.
- Asahina Y. 1934. Über die Reaction von Flechten-Thallus. Acta Phytochim. VII: 47–64.
- Asahina Y. 1941. Chemismus der Cladonien unter besonderer Berücksichtigung der japanischen Arten. Journ. Jap. Bot. 17: 620–630.
- Asahina Y. 1950. Lichens of Japan I. Genus *Cladonia*. Tokyo. 255 pp.
- Asahina Y. 1958. On the occurrence of *Cladonia submitis* Evans in Japan. Lichenologische Notizen 135. Journ. Jap. Bot. 33: 1–3.

- Bowler P. A. 1972. The distribution of four chemical races of *Cladonia chlorophaea* in North America. *Bryologist* 75: 350–354.
- Brodo J. M. 1978. Changing concepts regarding chemical diversity on lichens. *Lichenologist* 10: 1–11.
- Culberson C. F. & Ammann K. 1979. Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. *Herzogia* 5: 1–24.
- Culberson C. F. & Johnson A. 1982. Substitution of methyl tert.-butyl ether for diethyl ether in the standardized thin-layer chromatographic method of lichen products. *J. Chromatogr.* 238: 483–487.
- Culberson C. F. & Kristinsson H. 1970. A standardized method for the identification of lichen products. *J. Chromatogr.* 46: 85–93.
- Culberson C. F., Culberson W. L. & Johnson A. 1981. A standardized TLC analysis of β -orcinol depsidones. *Bryologist* 84: 16–29.
- Culberson W. L., Culberson C. F. & Fiscus S. A. 1983. A new lecanoric acid-producing *Usnea* from Mexico. *Bryologist* 86: 254–256.
- Degelius G. 1941. Contributions to the lichen flora of North America II. The lichen flora of the Great Smoky Mountains. *Ark. Bot.* 30A: 1–48.
- Degelius G. 1942. Die Flechten der Insel Ornö. *Sv. Bot. Tidskr.* 36: 1–48.
- Duvigneaud P. 1937. Notes sur des lichens de Belgique I. Le *Cladonia mitis*. *Sandst. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 71: 19–22.
- Evans A. W. 1943. Microchemical studies on the genus *Cladonia*, subgenus *Cladina*. *Rhodora* 45: 417–438.
- Evans A. W. 1950. Notes on the Cladoniae of Connecticut. IV. *Rhodora* 52: 77–123.
- Fahselt D. 1984. Interthalline variability in levels of lichen products within stands of *Cladina stellaris*. *Bryologist* 87: 50–56.
- Frey E. 1952. Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. I. Teil: Die diskokarpen Blatt- und Strauchflechten. *Erg. wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks N.F.* 3, 27: 377–504.
- Frey E. 1959. Beiträge zur Lichenenflora der Schweiz. I. Familie der Cladoniaceae II. Parmeliaceae. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 69: 155–245.
- Hale M. E. 1961. *Lichen Handbook. A guide to the lichens of eastern North America.* Washington. 178 pp.
- Hale M. E. 1969. *How to know the lichens.* Dubuque, Iowa. 226 pp.
- Hasselroth T. E. 1942. Nyttmaterial till Smalands Busk- och Bradlavaflora. *K. Vet. O. Vitterh. Samh. Handl.* 1(12): 1–87.
- Hawksworth D. L. 1976. Lichen chemotaxonomy. In: *Lichenology: Progress and Problems.* Academic Press, London, New York. 139–184.
- Hennipman E. & Sipman H. 1978. De Nederlandse *Cladonia*'s. Ed. 2. Wetenschappelijke Med. Koninkl. Nederl. Natuurhist. Ver. 124: 1–80.
- Hillmann J. & Grummann V. 1957. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete VIII. Flechten. *Borntraeger, Berlin.* 898 S.
- Huovinen K. 1986: Chromatographic studies on the aromatic substances in *Cladina* and *Cladonia*, section *Unciales*. *Helsinki.* 52 pp.
- Huovinen K. & Ahti T. 1982. Biosequential patterns for the formation of depsides, depsidones and dibenzofurans in the genus *Cladonia* (lichen-forming ascomycetes). *Ann. Bot. Fennici* 19: 225–234.
- Huovinen, K. & Ahti T. 1986. The composition of aromatic lichen substances in the genus *Cladina*. *Ann. Bot. Fennici* 23: 93–106.
- Kappen L. 1983. Ecology and physiology of the Antarctic fruticose lichen *Usnea suphurea* (Koenig) Th. Fries. *Polar Biol.* 1: 249–255.
- Kärenlampi L. & Pelkonen P. 1971. Studies on the morphological variation of the lichen *Cladonia uncialis*. *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* 7: 47–56.
- Kärnefelt I. 1979. The brown fruticose species of *Cetraria*. *Opera Botanica* 46: 150 pp.
- Keogh M. F. 1976. 2'-O-Demethylpsoromic acid from *Usnea* sp. *Phytochemistry* 15: 1801.

- Kershaw K. A. 1975. Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Can. J. Bot.* 53: 660–667.
- Kornerup A. & Wanscher J. H. 1978. *Methuen Handbook of colour*. London 3. Aufl. 252 pp.
- Lamb I. M. 1938. Lichenological notes from the British Herbarium II. *J. Bot.* 76: 153–165.
- Leuckert C. 1985. Probleme der Flechten-Chemotaxonomie – Stoffkombinationen und ihre taxonomische Wertung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 98: 401–408.
- Nourish R. & Oliver R. W. A. 1974. Chemotaxonomic studies on British lichens. I. *Cladonia* subgenus *Cladina*. *Lichenologist* 6: 73–95.
- Ramaut J., Schumacker R., Lambinon J. & Bauduin C. 1966. Dosage spectro-photometrique et signification chimiotaxonomique de l'acide usnique chez *Cladonia tenuis* (Flk.) Harm., *C. leucophaea* des Abb. et *C. impexa* Harm. *Bull. Jard. Bot. de l'Etat (Bruxelles)* 36: 399–414.
- Ruoss E. 1984. Zum Problem der Artunterscheidung bei Rentierflechten. Lizentiatsarbeit am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Bern.
- Ruoss E. 1985. Die Rentierflechte *Cladonia stygia* in den Alpen. *Bot. Helv.* 95: 239–245.
- Ruoss E. & Ahti T. 1985. Die Rentierflechten (*Cladonia* subg. *Cladina*) im Herbarium Wallroth, Straßburg, *Nova Hedwigia* 41: 147–158.
- Ruoss E. 1987. Species differentiation in a group of reindeer lichens (*Cladonia* subg. *Cladina*). *Bibliotheca Lichenologica* 25: 197–206.
- Sandstede H. 1922. Die Cladonien des nordwestdeutschen Tieflandes und der deutschen Nordseeinseln. 3. Abh. *Naturwiss. Ver. Bremen* 25: 209–243.
- Sandstede H. 1931. Die Gattung *Cladonia*. *Rabenhorst's Krypt. Flora* 9, Bd. 4(2). Leipzig. 531 S.
- Thompson J. W. 1968. The lichen genus *Cladonia* in North America. Toronto. 172 pp.
- Walker F. J. & James P. W. 1980. A revised guide to microchemical technique for the identification of lichen products. *Bull. Brit. Lichen Soc.* 46 (suppl.): 13–29.
- White F. J. & James P. W. 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *Bull. Brit. Lich. Soc.* 57 (suppl.): 53 pp.