

Podetiets Homologi hos *Cladonia Papillaria*.

Af

OLAF GALLØE.

OM Podetieudviklingen hos Slægten *Cladonia* i det Hele foreligger i Litteraturen flere omfattende Arbejder, som — uden at gaa nærmere ind paa biologiske Forhold, hvorom jeg venter selv at kunne publicere udførligere i et senere Arbejde — hovedsagelig drøfter Udviklingen af dels det grønne gonidieførende velkendte Podetium dels de derpaa siddende „Apothecier“, de Ascus-førende Hymenier af rød eller brun Farve. En historisk Oversigt over, hvorledes Podetiet har været tydet, findes hos WAINIO (1897). Det bør erindres, at ældre Forfattere i Almindelighed betragtede det som slet og ret et Thallus, homologt med ethvert andet opret buskformet Liken-Thallus og blot lejlighedsvis opholdt sig ved det usædvanlige, at der hos mange Cladonier ogsaa findes et vel udviklet bladformet Horizontalthallus, der naturligvis maatte gøre det usikkert for den ældre Tids Systematikere, om hele Slægten burde henføres til Blad- eller til Busklikenerne. — For moderne Systematikere er denne Overvejelse bleven ret ligegyldig, idet Inddelingen i større systematiske Hovedgrupper ikke længere foretages efter de vegetative Organers morfologiske Forhold. En anden Side af Sagen har dog bevaret sin Interesse: det rent udviklingshistoriske Spørgsmaal om, hvorledes Podetiet anlægges, som en Apotheciostilk eller et vegetativt Thallusskud.

Den første, der iblandt de mere moderne Likenologer hævdede Podetiets Homologi med en Apotheciostilk var E. WAINIO i 1880, i en Afhandling i det finske Sprog, refereret i *Botanisches Centralblatt*, 1881, p. 164. I tre Afhandlinger fra 1882, 1883, 1891, Arbejder af meget betydelig Værdi, har KRABBE behandlet det samme Emne og sluttet sig til WAINIOS Anskuelse. Han har her, navnlig i sin store Afhandling af 1891 undersøgt

med minutøs Nøjagtighed adskillige Arters Podetieudvikling og fastslaaet ved Siden af utallige fortræffelige Detaljer Hovedlinjen i Podetiets Anlæg og Udvikling lige til Ascusudvikling. Jeg skal meget kort resumere hans Resultater: Podetiet anlægges endogent i Gonidielaget som et lille Bundt af parallelle Hyfer, der voxer frem fra den øvre Del af det vandrette Primærthallus og baner sig Vej lodret opad mellem de ligeledes lodret stillede Barkhyfer over Gonidielaget. Hyfebundtet er i nogen Tid ret ens bygget i hele sin Udstrækning. Derefter danner nogle af dets Hyfer Sidegrene, der bliver til „askogene Hyfer“, idet de følger med i Hyfebundtets almindelige Længdevækst og tilsidst afslutter deres Vækst ved at deres Topceller danner hver een Askus, der dog ofte forbliver sterile og skrumper ind, hvad der muligvis staar i Forbindelse med, at Cladonia-Arterne jævnlig er udstyrede med andre meget effektive Formeringsmidler. Med Askus- og Hymeniedannelse standser hele Podetiets Længdevækst i Reglen; dog kan nogle Arter fortsætte deres Længdevækst ogsaa efter denne. Paa et tidligt Tidspunkt i Podetiets Liv er det ved ejendommelige Vækstspændinger bleven hult og er tillige paa Ydersiden bleven beklædt med Gonidier, Grønalger, der indesluttet af Likenhyferne og jævnlig af disse dækkes med et Barklag. Gonidierne er for en Del passivt slæbte med op fra Primærthallus' Gonidiehobe, dels (og overvejende) kommet til ude fra og har slaaet sig ned paa det unge Podetieanlæg.

Det aller væsentligste ved denne Udviklingshistorie er nu, at Hymeniets Fod, Stilk eller hvad man nu end vil kalde den, dannes først, derefter udvikles askogene Hyfer, hvoraf Ascii opstaar, og tillige Parafyser, der er dannede af Apotheciefodens almindelige vegetative, ikke af de askogene Hyfer. — At Foden, Stilken, dannes først, kendes ogsaa hos andre Likener (se WAINIO 1897, p. 25). Heri er altsaa intet usædvanligt; KRABBE's store Fortjeneste bestaar imidlertid deri, at han har med stor Klarhed set dette enkelte Fænomen igennem alle de morfologiske Forviklinger, som de rigt differentierede Arter kan frembyde for Anskuelsen og som faktisk indtil hans Arbejde fremkom ogsaa havde hildet de fleste.

Saa meget mærkeligere er det, at to senere Forskere nemlig E. BAUR (1901 og 1904) og G. WOLFF (1905) har søgt at omstøde dette Resultat paa Basis af nogle Undersøgelser, som de har foretaget over nogle faa Cladonia-Arter. — Deres Fremstillinger ligner i Virkeligheden KRABBE's paa alle andre Omraader end disse to: De har omdøbt Krabbes „askogene Hyfer“ til Carpogonier, og de har konstateret, at de askogene Hyfers Spidsceller (hos de undersøgte Arter) rager trikogynagtigt op over Podetie-spidsen og saaledes ikke direkte (som KRABBE mente) omdannes til Ascus. — Den førstnævntes Gendøbnings er for saa vidt uheldig som den under-

skyder den Paastand, hos Florideerne, hvilket aldeles ikke er bevist. Den anden Iagttagelse er derimod interessant. I alt andet stemmer de overens med KRABBE eller snarere retter sig efter ham og har bl. a. ikke rokket ved KRABBE's Tydning af Podetiet som en Apotheciestilk, der senere hen danner askogene Hyfer (eller „Carpogoner“ om man saa vil), Ascii etc. Dog erklærer de begge, at med deres Iagttagelser (over Forekomst af „Trikogyner“ — det eneste virkelig nye i Undersøgelserne) „falder KRABBE's Theori“. — Langt fra! Skal KRABBE's „Theori“ (eller rigtigere „Resultat“) falde, skal Podetiet fra at være en Apotheciestilk igen omdøbes til vegetativ Thallus-Udvækst, maa det vises at have en Udvikling som f. Eks. Thallus hos *Stereocaulon*, hvad hverken BAUR eller WOLFF eller nogen anden Likenolog har vist eller vil kunne vise efter de til det yderste minutiøse Undersøgelser, som KRABBE har foretaget og afbildet i sit Værk af 1891 og som WAINIO samt BAUR og WOLFF selv har sluttet sig til.

Allerede tidligt har KRABBE dog selv opdaget (KRABBE 1882), at *Cladonia Papillaria* danner sine Podetier helt anderledes end de andre Arter, og har derfor kaldt dem *Pseudopodetier*. I den citerede Afhandling gennemgaar han meget nøje Podetieudviklingen og afbilder den i flere Snit (l. c. Tavle II, Fig. 10, 11, 12 og Tavle III, 4, 5, 6) og definerer tilsidst Udviklingen kort og klart (l. c. pag. 122) med følgende Ord: „Das Pseudopodetium ist ein Thallusgebilde, das umgeformte Thallusschüp an welchem die Apothecien durch exogene Sprossungen zur Entwicklung gelangen“. Han kalder altsaa her Podetiet for Pseudopodetium for netop at fremhæve dets tydelige og meget væsentlige Forskel fra det virkelige Podetium hos de andre Arter, saaledes som det fremgaar af ovenstaaende. KRABBE'S Skildring af Pseudopodetiet er, som jeg nedenfor skal vise, rigtig paa det afgørende Punkt, men indeholder et og andet fejlagtigt, som jeg benytter Lejligheden til at rette. Men nu har senere hen E. WAINIO (Monogr. Clad. univ. vol. I, pag. 53, 1887) hævdet, at KRABBE's Fremstilling er urigtig, at *Cladonia Papillaria* „vera podetia habet, neque pseudopodetia“. Jeg skal nu i det følgende vise, at WAINIO's Angreb paa KRABBE's Pseudopodetium er fuldkommen lige saa forkert som BAUR's og WOLFF's Angreb paa hans Podetium og at KRABBE i det hele og store altsaa har Ret i begge Tilfælde, idet WAINIO's Angreb er baseret paa hans egne fejlagtige Iagttagelser, medens BAUR's og WOLFF's derimod er uberettigede Slutninger dragne af — som det synes — rigtige Iagttagelser.

*

*

*

Primærthallus, paa hvilket Pseudopodetierne dannes, er skorpeformet og vokser paa Jord. Dets i Jorden nedsænkede Basaldel, Hypothallus, bestaar af overvejende farveløse Hyfer, der vokser centrifugalt ud fra Likens Spiringssted og danner, hvor de naar op til selve Jordoverfladen, afrundede gonidieførende Hyfenøgler, der altsaa hænger indbyrdes sammen ved Hjælp af deres Basalvæv, som kan være mere eller mindre stærkt udviklet. De yngste gonidieførende Hyfenøgler er naturligvis de perifere, der ogsaa viser deres Ungdommelighed ved endnu at savne en tydeligere Differentiering i Gonidielag, Marvlag og Bark. En saadan indtræder først med Alderen og maa altsaa søges i Thallus-Midten, hvor den dog aldrig bliver meget stærkt udpræget. Thallusoverfladen bevarer oftest sin knudrede Overflade, men viser ved et lodret Snit meget tydeligt et tykt fælles Basalparti, fælles for alle Thallusvorterne, hvad hverken KRABBE eller

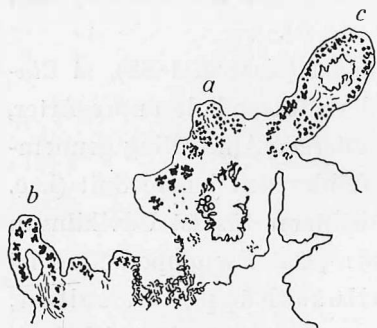


Fig. 1.

WAINIO synes at have set eller afbildet. Man maa for at se det tage Snit gennem hele Likenen med Jordpartikler, Hypothallus etc., men vinder derved ogsaa tydeligt Overblik over Forholdene (Fig. 4).

Hvorvidt de yderste, perifere og altsaa yngste gonidieførende Hyfenøgler opstaar ved, at Hypothallus-Hyferne træffer frie Alger i Jorden eller om de opstaar ved Deling af ældre, har jeg ikke kunnet konstatere med Sikkerhed. Jeg er tilbøjelig til at tro, at begge Maader realiseres. Med Alderen vokser Thallus stærkt i Tykkelse, først ret jævnt i alle sine Dele, hvorved Gonidierne deler sig og bliver nogenlunde ligeligt fordelte (dog naturligvis noget Hob-formet sammenklumpede) gennem hele Thallustykkelsen. Senere hen bortdør og opædes Gonidierne i Thallus' Basalpartier, saa at kun de øvre, nærmest Lyset liggende Alger er i Live, samlede i Smaa-Hobe. De afdøde, for Indhold tømte Gonidier er lette at vise ved Klorzinkjod, der farver deres af Likensvampen urørte Vægge violette.

Hvor to Thallusvorter sidelænds berører hinanden, er deres sammenstødende Hyfer ofte mørkebrune; det samme gælder jævnlige Hyferne lige paa Grænsen af Thallus og Hypothallus, et Forhold, som jeg haaber at kunne illustrere udførligere ved en senere Lejlighed. — Ved perifere Vækstspændinger opstaar jævnlige Hulheder i Thallus' Indre (Fig. 1), hvilket ikke uden videre — som KRABBE mener (KRABBE 1882, p. 108) er Begyndelsen til Pseudopodetiedannelse, idet de kan opstaa overalt i ældre Thallusdele uden Hensyn til, om disse i Øjeblikket bærer Pseudopodetier eller ikke.

Yderligere Detaljer i det vegetative Thallus' Bygning vil jeg ikke gaa nærmere ind paa her, men gemme dem til et eventuelt senere Arbejde.

Om Pseudopodetiets Udvikling, der altsaa har været omdisputeret, skal jeg nu i Korthed vise, at KRABBE i Hovedsagen har set og tydet rigtigt, medens hans Modstander E. WAINIO har set fejl.

KRABBE har ogsaa — som alt nævnt — udførligt gennemgaaet Udviklingen i sit Arbejde af 1882 (p. 107 og følgende). Han giver Billeder af den, i. c. Tavle II, Fig. 10, 11 og 12 samt Tavle III, Fig. 4, 5 og 6. Det maa nu om disse Figurer, navnlig Fig. 10, 11 og 12 straks siges, at de er noget skematiske og har den virkelige Mangel hver for sig at forestille enkelte Thallusvorter, der udvikler sig til helt at omdannes til Pseudopodetier, medens det virkelige Forhold jo er det, at alle Thallusvorter — som mine Figurer viser — hænger sammen ved et vel udviklet Basalparti, som man først faar Øje paa ved at tage lodrette Snit gennem hele Thallus med vedhængende Jord, altsaa bedst af Exemplarer fra Tørvejord. KRABBE savner derfor ogsaa i det nævnte Arbejde nogle yngre Stadier,

som jeg imidlertid kan vise Tegninger af. En lignende Indvending har WAINIO gjort imod KRABBE's Afhandling og kommer selv til det oven for nævnte Resultat, at Arten „vera podetia habet neque pseudopodetia“.

KRABBE berører ret let og som det synes ligesom noget undvigende det hele Spørgsmaal i sit store Cladoniaværk af 1891 (hvor WAINIOS Kritik allerede var fire Aar gammel). Han giver ogsaa der nogle supplerende Billeder (Tavle I, Fig. 15, Tavle III, Fig. 8, Tavle VI, Fig. 5, Tavle VIII, Fig. 4, 6, 8, Tavle IX, Fig. 1), af hvilke navnlig Fig. 4 paa Tavle IX er vigtig,

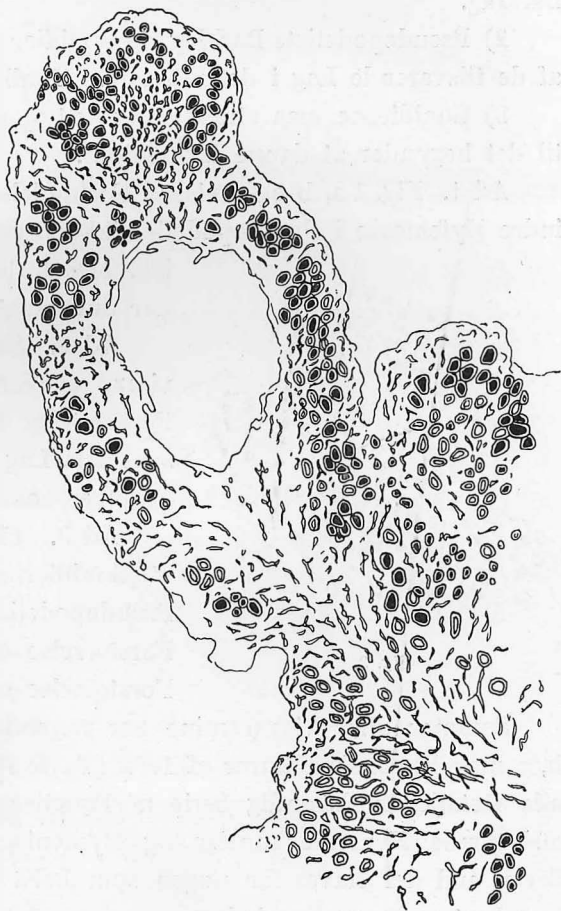


Fig. 2.

da den viser, at KRABBE her har iagttaget Thallusvorternes fælles Basalparti.

Hvilke Beviser skal der nu ydes for, at her foreligger et Pseudopodetium? I Korthed følgende:

1) Pseudopodetiets hele Legeme maa ikke være dannet af et parallelttraadet Hyfebundt, der gennembyder det overliggende Gonidie- og Barklag.

2) Pseudopodetiets Barklag og Gonidier maa være direkte Fortsættelse af de tilsvarende Lag i det vegetative Thallus.

3) Gonidierne maa strække sig helt op over Pseudopodetiets Top, indtil det begynder at danne Hymenium.

Ad 1. Fig. 1 a, b og c viser i Forbindelse med Fig. 4 a, b og c, at den indre Hyfemasse i Pseudopodetiet ikke bryder igennem Gonidie- og Barklag. Meget større og ældre Eksemplarer, jeg har undersøgt, viser det samme.

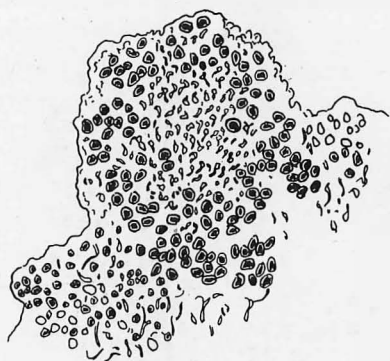


Fig. 3.

Ad 2. Samtlige her gengivne Figurer viser, at Gonidie- og Barklag er direkte Fortsættelse af det vegetative Thallus' tilsvarende Lag og ikke dannet af „Soredial-Anflüge“ som hos ægte Podetier.

Ad 3. Fig. 2 (og Fig. 3) viser tydeligt, at Gonidierne strækker sig helt op over Pseudopodetiets Top. Fig. 2 er en stærkere Forstørrelse af Fig. 1 b, Fig. 3 en stærkere Forstørrelse af 1 a.

Sammenstiller vi nu mine her værende Figurer 1 a, b c, 2, 3 og 4 a, b, c med KRABBE's Figurer af 1882 (Tavle III, Fig. 4, 5 og 6), faar vi en i alle Detaljer fuldstændig Serie af Podetier fra det yngste Anlæg til den afsluttende Hymeniedannelse og Hymeniegrening, en mere fuldstændig Serie, end der haves for nogen som helst anden Liken, og Udviklingen kan kort resumeres saaledes:

1) Pseudopodetiet anlægges i de øvre Lag af Thallus som en kompakt Samling af tæt vævede Hyfer, helt indesluttet af Gonidier (Fig. 1 a, Fig. 3).

2) Denne Hyfekerne (sit venia verbo) vokser og spænder Gonidie- og Barklag passivt ud ved sin Vækst (Fig. 4 a, b, c).

3) Hyfekernen bliver ved Vækstspændinger tidlig hul (Fig. 1 b, c, Fig. 2, Fig. 4 b, c). Indtil dette Tidspunkt er Pseudopodetiet altsaa slet og ret en papilformet Thallusudvækst.

4) De øvre Hyfer i Pseudopodetiet ovenfor den centrale Hullhed bryder (hos fruktificerende Eksemplarer) gennem Gonidie- og Barklag; nogle af dem bliver askogene, andre parafysedannede (om Forekomst af „Karpogoner“ vides intet).

5) De saaledes gennembrydende Hyfer og alt hvad der senere dannes af dem er saaledes homologe med hele Podetiet hos de andre

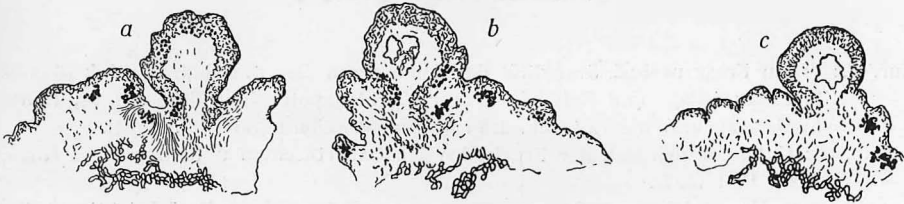
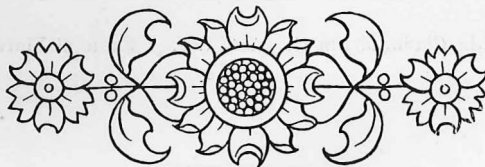


Fig. 4.

Cladonier og bliver endog soredieklædte ligesom disse (se KRABBE 1891, Tavle VI, Fig. 5).

Efter det her udviklede kan vi nu altsaa fastslaa, at KRABBE har i det væsentlige Ret overfor WAINIO: De sædvanlige, saakaldte Podetier er faktisk Pseudopodetier. Hvad WAINIO og KRABBE derimod kalder for Hymenier er efter min Tydning ikke udelukkende Hymenier, men hele ægte (om end noget korte) Podetier, der altsaa kun forekommer i Toppen af Pseudopodetier, aldrig direkte paa det skorpeformede Thallus.



Litteraturfortegnelse.

- Baur, E.: 1) Zur Frage nach d. Sexualität der Collemaceen (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 16, 1898).
2) Ueber Anlage und Entwickl. einiger Flechtenapothecien (Flora, Bd. 88, 1901).
3) Untersuch. ü. die Entwickl. d. Flechtenapothecien I (Bot. Ztg., 1904).
- BILLING, O.: Unters. ü. den Bau der Frucht bei den Gallertflechten u. Pannariaceen (Inaug.-Diss., Kiel 1897).
- DARBISHIRE, O. V.: 1) Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Apothecienentwick. (Englers Jahrb., 22, 1877).
2) Ueber die Apothecienentw. d. Flechten *Physcia pulverulenta* (Schreb.). (Pringsheims Jahrb., Bd. 34).
- FUISTING: 1) De nonnullis apothecii lichenum evolventi rationibus (Berol. 1865).
2) Beitr. z. Entwickl. u. Entwicklungsgeschichte d. Lich. (Bot. Ztg., 1868).
- FÜNFSTÜCK, M.: Beitr. z. Entw. d. Lich. (Eichlers Jahrb. d. bot. Gartens zu Berlin, Bd. III, 1884).
- KRABBE, G.: 1) Entwickl., Theilung u. Sprossung einiger Flechtenapothecien (Bot. Ztg., 1882).
2) Morphol. u. Entw. d. Cladoniaceen. (Ber. d. d. bot. Ges., 1883).
3) Entw. u. Morphol. d. polymorph. Flechtengattung *Cladonia*. (Leipzig 1891).
- LINDAU, G.: Ueber die Anlage u. Entw. einiger Flechtenapothecien. (Flora 1888).
- MEZGER, O.: Unters. ü. die Entw. d. Flechtenfrucht (Fünfstücks Beitr. zur wiss. Bot., Bd. V).
- REINKE: Abhandl. ü. Flechten I. (Pringsheims Jahrb., Bd. 26, 1894).
- SCHWENDENER: Ueber die Apothecien primitus aperta etc. (Flora 1864).
- STAHL: Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Flechten I, II.
- WAHLBERG, A.: Ueber die Apothecienentw. bei ein. Flecht. d. Gatt. *Anaptychia* u. *Physcia*. (Öfversikt af Finska Vet.-Soc. Förhandl., vol. 44, 1902).
- WOLFF, G. P.: Beitr. z. Entw. d. Flechtenapothecien. (Flora, Ergänzungsband 1905).
- WAINIO, EDV.: 1) Tutkimus *Cladoniain* phylogenetillisestä kehityksestä, (se Bot. Centralblatt, 1881).
2) Monographia *Cladoniarum* III. (Acta Soc. p. Faun. et Flora Fennica, 15, 1897).

