

- pathol. Z. **38**, 342–354 (1960). — 69. PERRIN, D. R., and W. BOTTOMLEY: Pisatin: an antifungal substance from *Pisum sativum* L. Nature **191**, 76–77 (1961). — 70. POLLARD, A., M. E. KIESER and D. J. SISONS: Inactivation of pectic enzymes by fruit phenolics. Chem. and Ind. 1958, 952. — 71. PRIDHAM, J. B.: Occurrence and metabolism of oligosaccharides in the broad bean (*Vicia faba*). Nature **182**, 1687–1688 (1958). — 72. RAIBLE, K., u. A. I. VIRTANEN: Über einen antifungalen Faktor aus den grünen Teilen der Heidelbeerplantze (*Vaccinium myrtillus*). Acta chem. scand. **11**, 1432–1434 (1957). — 73. RAMASWAMY, M. S., and J. LAMB: Studies on the „fermentation“ of Ceylon tea. X. Pectic enzymes in tea leaf. J. sci. Food Agric. **9**, 46–56 (1958). — 74. REUTHER, G.: Genetisch-biochemische Untersuchungen an Rebenbastarden. Züchter **31**, 319–328 (1961). — 75. REZNIK, H.: Vergleichende Biochemie der Phenylpropane. Ergeb. d. Biologie **23**, 14–46 (1960). — 76. RILEY, R. F.: Paper partition chromatography of some simple phenols. J. Amer. chem. Soc. **72**, 5782–5783 (1950). — 77. ROBINSON, G. M., and R. ROBINSON: A survey of anthocyanins. III. Notes on the distribution of leucoanthocyanins. Biochem. J. **27**, 206–212 (1933). — 78. ROBINSON, G. M., and R. ROBINSON: A survey of anthocyanins. IV. Biochem. J. **28**, 1712–1720 (1934). — 79. ROUX, D. G., and S. R. EVELYN: Condensed tannins. II. Biogenesis of condensed tannins based on leucoanthocyanins. Biochem. J. **70**, 344–349 (1958). — 80. SCHAAAL, L. A., and G. JOHNSON: The inhibitory effect of phenolic compounds on the growth of *Streptomyces scabies* as related to the mechanism of scab resistance. Phytopathology **45**, 626–628 (1955). — 81. SCHNEIDER, A.: Über das Vorkommen gerbstoffartiger Kondensationsprodukte von Anthocyanidinen in den Samenschalen von *Pisum arvense*. Naturwiss. **39**, 452–453 (1952). — 82. SIEBS, E.: Untersuchungen über die Schorfresistenz von Birnen. III. Stofflicher Hinweis auf die Grundlagen der Blattschorfresistenz. Phytopathol. Z. **23**, 37–48 (1955). — 83. SKOLKO, A. J., J. W. GROVES and V. R. WALLEN: Ascochyta diseases of peas in Canada — with special reference to seed transmission. Canad. J. Agric. Sci. **34**, 417–428 (1954). — 84. SÖRGEL, G.: Über eine neue Kulturmethode für Mikroorganismen. Züchter **21**, 322–324 (1951). — 85. SÖRGEL, G.: Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz verschiedener Erbsensorten gegenüber den Fußkrankheitserregern *Ascochyta pisi* Lib., *Ascochyta pinodella* Jones und *Mycosphaerella pinodes* (Berk. et Blox.) Stone. I. Vergleichende Untersuchungen zum Verhalten der Pilze auf einer stark und einer schwach anfälligen Sorte. Züchter **22**, 4–26 (1952). — 86. SÖRGEL, G.: Die Problematik der bisherigen Vorstellungen über die Resistenz gegen pilzliche Krankheitserreger, erläutert am Beispiel der Fuß- und Fleckenkrankheit der Erbse. Sitzungsber. DAL. Bd. V, H. 16, 1–20 (1956a). — 87. SÖRGEL, G.: Vergleichende Untersuchungen über die Konidienkeimung von *Mycosphaerella pinodes* (Berk. et Blox.) Stone, *Ascochyta pisi* Lib. und *Ascochyta pinodella* Jones in Abhängigkeit von der Temperatur. Phytopathol. Z. **28**, 187–204 (1956b). — 88. STOLL, K.: Resistenzprüfungen an Leguminosen gegenüber dem Fußkrankheitserreger *Ascochyta pinodella* Jones. Z. f. Pflanzenzüchtg. **29**, 175–192 (1951). — 89. SWAIN, T.: The identification of Coumarins and related compounds by filter-paper chromatography. Biochem. J. **53**, 200–208 (1953). — 90. THOMPSON, J. A.: Inhibition of nodule bacteria by an antibiotic from legume seed coats. Nature **187**, 619–620 (1960). — 91. TURNER, E. M. C.: The nature of the resistance of oats to the takeall fungus. III. Distribution of the inhibitor in oat seedlings. J. Exp. Bot. **11**, 403–412 (1960). — 92. URITANI, I.: Phytopathological chemistry of the black-rotted sweet potato. Part 5. Part 7. J. Agric. chem. Soc. Japan **27**, 57–62, 165–168 (1953). — 93. VODERBERG, K.: Hemmstoffe aus quellenden und keimenden Samen von *Vicia villosa* Roth. Naturwiss. **46**, 406 (1959). — 94. WAGNER, G., u. M. BÖHM: Über den papierchromatographischen Nachweis von Methylarbutin neben Arbutin. Pharmazie **12**, 363–366 (1957). — 95. WAKIMOTO, S., and H. YOSHII: Relation between polyphenols contained in plants and phytopathogenic fungi. I. Polyphenols contained in rice plants. Ann. Phytopath. Soc. Japan **23**, 79–84 (1958). — 96. WAKIMOTO, S., H. IKARI and H. YOSHII: Relation between polyphenols contained in plants and phytopathogenic fungi. IV. u. V. Sci. Bull. Fac. Agric., Kyushu Univ. **17**, 383–393, 395–402 (1960). — 97. WALKER, J. C., and K. LINK: Toxicity of phenolic compounds of certain onion bulb parasites. Bot. Gaz. **96**, 468–484 (1935). — 98. WEIMER, J. L.: Australian winter field pea diseases and their control in the south. US Dept. Agr. Circ. 1940, 565. — 99. WEIMER, J. L.: Resistance of *Lathyrus* spp. and *Pisum* spp. to *Ascochyta pinodella* and *Mycosphaerella pinodes*. J. Agric. Res. **75**, 181–190 (1947). — 100. WINTER, A. G.: Infektion und Ernährung im Lichte der Antibioticaforschung dargestellt am Beispiel der Senföle. Naturwiss. Rundsch. **12**, 131–137 (1959). — 101. WOLFFGANG, H., u. G. M. HOFFMANN: Die Bedeutung der Chlorogensäure als Resistenzfaktor des Kartoffelschorfes. Züchter **29**, 335–339 (1959).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg  
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

## Der Einfluß von Umweltbedingungen auf die Artkreuzung *Digitalis purpurea* L. × *Digitalis lutea* L.\*

Von MARTIN STEIN

Mit 4 Abbildungen

Artkreuzungen werden heute in großem Umfang durchgeführt, um bestimmte genetische oder cytologische Fragen zu bearbeiten und um in der Pflanzenzüchtung wertvolles Ausgangsmaterial zu gewinnen. Überblickt man aber die Vielzahl der Artkreuzungen, so fällt auf, daß mitunter widersprechende Ergebnisse gefunden wurden. Wie bereits GÄRTNER (1849) berichtete, entstehen bei Artkreuzungen, die gewöhnlich schlecht gelingen, manchmal relativ viel Bastarde. Andererseits mißlingen gelegentlich Artkreuzungen, bei denen sich im allgemeinen Bastarde leicht herstellen lassen. Diese auffälligen

Widersprüche, die immer wieder festgestellt wurden, lassen sich zum Teil zweifellos auf das idiotypisch unterschiedliche Ausgangsmaterial der einzelnen Autoren zurückführen. Es konnte aber manchmal beobachtet werden, daß die Kreuzungen auch durch den Einfluß von Umweltbedingungen sehr verschiedenen gelingen können (Zusammenfassung OEHLER 1958). Darüber hinaus zeigte bereits DE VRIES (1915) bei genetischen Untersuchungen, daß Außenfaktoren auf das Kreuzungsergebnis einen erheblichen Einfluß haben können. Alle diese Feststellungen wurden aber bisher kaum beachtet und nie näher untersucht. Die folgenden Ausführungen sollen nun einen Einblick ermöglichen, in welchem Ausmaß Umweltbedingun-

\* Quedlinburger Beiträge z. Züchtungsforschung Nr. 59.

gen auf Artkreuzungen einwirken und inwieweit sich daraus Konsequenzen für die Pflanzenzüchtung ergeben.

### Material und Methode

Für unser Vorhaben war es wichtig, solche Arten als Kreuzungspartner zu verwenden, die in beiden Kreuzungsrichtungen lebensfähige Bastardpflanzen mit reziproken Unterschieden ergaben. Diese Verhältnisse waren am ehesten bei Arten mit unterschiedlicher Chromosomenzahl zu erwarten. Da wir die Kreuzungen unter verschiedenen Außenbedingungen durchführen mußten, war es notwendig, daß die Versuchspflanzen bei sehr unterschiedlichen und extremen Kulturbedingungen blühten und Samen ansetzten. Schließlich waren für unsere Untersuchungen große Bastardpopulationen erforderlich. Es mußten deshalb solche Arten verwendet werden, die je Bestäubung verhältnismäßig viel Samen gaben.

Alle diese Anforderungen an das Ausgangsmaterial fanden wir bei zwei Arten der Gattung *Digitalis* L.

#### 1. *Digitalis purpurea* L. var. *purpurea* f. *purpurea*

Roter Fingerhut

Herkunft Deutscher Saatguthandelsbetrieb Quedlinburg

#### 2. *Digitalis lutea* L. var. *lutea*

Gelber Fingerhut

Herkunft Taunus<sup>1</sup>.

Beide Arten gehören zu zwei Formenkreisen, die sich in systematisch wichtigen Merkmalen deutlich voneinander abgrenzen lassen. So gehört *D. purpurea* zur Sektion *Digitalis*, *D. lutea* dagegen zur Sektion *Tubiflora* Benth (WERNER 1960). Beide Arten haben ihr natürliches Verbreitungsareal in West- und Mitteleuropa und sind daher an unsere Klimabedingungen gut angepaßt (MEUSSEL 1938, WERNER 1961). Über die somatische Chromosomenzahl von *D. purpurea*  $2n = 56$  besteht kein Zweifel. Bei *D. lutea* dagegen wird außer der Chromosomenzahl  $2n = 112$  auch noch  $2n = 96$  angeführt (HAASE-BESSEL 1916, MICHAELIS 1931). Bei der cytologischen Untersuchung unseres Ausgangsmaterials stellten wir bei *D. lutea*  $2n = 112$  fest und fanden damit die gleiche Zahl wie BUXTON u. DARK (1934), LINNERT (1949) und OLAH (1952). Beide Arten besitzen, wie es für die Gattung *Digitalis* typisch ist, vielsamige Kapseln. So konnten wir nach freiem Abblühen im Durchschnitt von 100 Kapseln bei *D. lutea* 190 Samen ( $TKG = 0,340$  g) und bei *D. purpurea* sogar 1200 Samen je Kapsel ( $TKG = 0,086$  g) ernten. Von uns durchgeführte Vorversuche zeigten, daß beide Arten auch unter abnormen Kulturbedingungen erfolgreich kultiviert werden können. Die Pflanzen gedeihen in Mitscherlichgefäßen verhältnismäßig gut und setzen selbst unter ungünstigen Wachstumsbedingungen noch Samen an. Bereits von KOELREUTER (1778) wurden beide Arten zu Kreuzungsversuchen benutzt. Lebensfähige Bastarde beider Kreuzungsrichtungen konnte GÄRTNER (1849) erstmalig gewinnen. Später sind sie mehrfach experimentell hergestellt worden (Zusammenfassung SWIRLOWSKY 1939). Auch am natürlichen Standort treten Bastarde beider Kreuzungsrichtungen spontan auf (BRAEMER, WELTÉ u. LAVIALLE 1927). Deutliche reziproke Unterschiede zwischen den Bastarden wurden wiederholt festgestellt (Zusammenfassung CORRENS 1937).

Die Wahl dieser beiden Arten hatte nicht zuletzt auch einen züchterischen Grund. So wird *D. purpurea* wegen der herzwirksamen Glykoside als Arzneipflanze außerordentlich geschätzt. In zunehmendem Maße bemüht man sich, diese Wildpflanze, die heute noch gesammelt wird, regelrecht anzubauen. Aus

diesem Grunde wird *D. purpurea* in vielen Ländern Europas züchterisch intensiv bearbeitet. Nun ist zwar *D. purpurea* sehr massenwüchsig, doch sterben die Pflanzen in der Regel im zweiten Jahr nach der Blüte ab. Die Pflanzenbestände können daher im Anbau nur einmal, und zwar als einjährige Rosette, genutzt werden. Die Pflanzen von *D. lutea* haben ebenfalls Glykoside mit therapeutischer Wirkung (TRUSZKOWSKA 1950, WHITE 1955, SCHWARTZ u. GISVOLD 1957, COLE u. GISVOLD 1958). *D. lutea* ist aber vor allem mehrjährig. Eine Kreuzung beider Arten könnte daher zu Formen führen, die sowohl massenwüchsig als auch mehrjährig sind. Erste orientierende Untersuchungen über die Glykosidzusammensetzung des  $F_1$ -Bastardes *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* sind von CALCANDI, ZAMFIRESCU u. CIROPOL-CALCANDI (1961) ausgeführt worden.

Die Versuchspflanzen wurden in einer Vegetationsanlage angezogen und dort auch während der Kreuzungen kultiviert. Bei den Versuchen sollten solche Außenfaktoren auf die Pflanzen einwirken, die Wachstum und Entwicklung deutlich beeinflussen. In erster Linie kamen dazu Licht und Wasser in Frage, da beide Faktoren weitgehend exakt gesteuert werden konnten.

Beim Licht war die technische Handhabung einschließlich der notwendigen Kontrolle relativ einfach durch eine zeitlich meßbare Verdunkelung zu lösen. Schwieriger war die exakte Erfassung des Faktors Wasser. Es mußte vor allem festgestellt werden, bei welcher Bodenfeuchtigkeit die Pflanzen der erwähnten *Digitalis*-Arten an Wassermangel leiden, ohne abzusterben. Zu diesem Zweck ermittelten wir für beide Arten den permanenten Welkepunkt. In Anlehnung an VEIHMEYER (1956) bestimmten wir den permanenten Welkepunkt an zweijährigen schossenden Pflanzen in Mitscherlichgefäßen. Unter diesen Bedingungen trat bei der von uns verwendeten Erde das permanente Welken von *D. purpurea*-Pflanzen bei 10,9% Wassergehalt der Erde ein ( $s = 0,80\%$ ). Pflanzen von *D. lutea* welkten permanent bei 9,6% Wassergehalt ( $s = 0,93\%$ ). Als Bezugsgröße diente das Gewicht der absolut trockenen Erde.

In den Versuchen sollten nur die befruchtungsbiologischen Prozesse, d. h. alle Vorgänge von der Gametenbildung bis zur Samenentwicklung, von den unterschiedlichen Außenfaktoren beeinflußt werden. Daher standen alle Versuchspflanzen bis zum Beginn des Schossens unter normalen Wachstumsbedingungen und wurden dann in drei Gruppen eingeteilt:

1. Gruppe: Normale Kultur (Variante N)
2. Gruppe: Lichtmangelkultur (Variante L)
3. Gruppe: Trockenkultur (Variante T)

Bei der Variante N standen die Pflanzen bei optimaler Wasserversorgung unter ortstypischen Tageslichtverhältnissen. Bei der Variante L wurden die Pflanzen auch optimal mit Wasser versorgt, sie erhielten aber nur acht Stunden Tageslicht (8 bis 16 Uhr) und standen die restliche Zeit in einem Dunkelraum. Bei der Variante T waren die Pflanzen der normalen Tageslänge ausgesetzt, sie wurden aber ausgesprochen trocken kultiviert. Der Wassergehalt der Erde wurde entsprechend den Voruntersuchungen derart reguliert, daß er nicht mehr als 5% um den permanenten Welkepunkt schwankte. Die Pflanzen litten unter dieser Bedingung ständig an Wassermangel ohne einzugehen.

Zum Zeitpunkt der Kreuzung unterschieden sich die Pflanzen der einzelnen Varianten im Habitus

<sup>1</sup> Für die Überlassung des Saatgutes sei Herrn Oberförster KUBE, Institut f. Kulturpflanzenforschung Gatersleben, vielmals gedankt.

stark voneinander. Die Trockenheit wirkte sich am stärksten aus, der Einfluß des Lichtmangels trat weniger auffällig in Erscheinung.

Tabelle 1. Kreuzungsschema.

N = normale Kultur, L = Lichtmangelkultur,  
T = Trockenkultur

♀	<i>D. purpurea</i> ♀ × <i>D. lutea</i> ♂			<i>D. lutea</i> ♀ × <i>D. purpurea</i> ♂		
	N	L	T	N	L	T
N	N × N	N × L	N × T	N × N	N × L	N × T
L	L × N	L × L	L × T	L × N	L × L	L × T
T	T × N	T × L	T × T	T × N	T × L	T × T

Die Kreuzungen wurden nach dem in Tab. 1 aufgezeichneten Schema durchgeführt. Unter Berücksichtigung der beiden Arten *D. purpurea* und *D. lutea* sowie der Varianten N, L und T ergaben sich achtzehn verschiedenartige Kombinationen.

Es ist notwendig, in der vorliegenden Arbeit den Begriff Kombination erheblich weiter als üblich zu fassen. Im allgemeinen versteht man unter Kombination lediglich eine Kreuzung verschiedener Idiotypen, also z. B. Idiotyp A × Idiotyp B. Bei einer solchen Betrachtungsweise bleibt unberücksichtigt, welche Umweltbedingungen auf die einzelnen Idiotypen einwirken. Da wir aber gerade den Einfluß von verschiedenen Umweltbedingungen auf die Kreuzung untersuchen wollen, ist es zweckmäßig, bei einer Kombination nicht nur die Idiotypen, sondern gleichzeitig auch die Umweltbedingungen zu berücksichtigen. Unter Kombination verstehen wir deshalb z. B. nicht allein die Kreuzung Idiotyp A mit Idiotyp B, sondern darüber hinaus die Kreuzung Idiotyp A in der Umwelt X mit Idiotyp B in der Umwelt Y. Deshalb müssen wir in unseren Versuchen nicht nur die beiden Arten an sich reziprok kreuzen, sondern ebenso auch die verschiedenen Umweltvarianten reziprok kombinieren.

Tabelle 2. Einfluß der Umweltbedingungen auf die befruchtungsbiologischen Vorgänge bei reziproken Kombinationen.

Befruchtungsbiologische Vorgänge	Kombination N × T	Kombination T × N
Pollenbildung	T	N
Pollenschlauchwachstum	N	T
Eizellenbildung	N	T
Befruchtung	N	T
Samenentwicklung	N	T

Befruchtungsbiologisch gesehen besteht zwischen den reziproken Kombinationen der Umweltvarianten ein großer Unterschied. Betrachten wir anschließend die reziproken Umweltkombinationen der Varianten N und T, so können die trockenen Bedingungen bei N × T nur auf die Vaterpflanzen, bei T × N nur auf die Mutterpflanzen einwirken (Tab. 2). Bei der Kombination N × T kann daher nur die Entwicklung des männlichen Gametophyten von der Pollenmutterzelle bis zum fertigen Pollenkorn (Pollenbildung) unter trockenen Verhältnissen (T) ablaufen. Da der mütterliche Partner unter normalen Bedingungen (N) kultiviert wird, finden das Pollenschlauchwachstum, aber auch Eizellenbildung, Befruchtung und Samenentwicklung unter normalen Bedingungen statt. Völlig anders liegen die befruchtungsbiologischen Verhältnisse bei der Kombination T × N. Hier voll-

zieht sich nur die Pollenbildung unter den normalen Bedingungen (N), während alle anderen befruchtungsbiologischen Prozesse, wie Pollenschlauchwachstum, aber auch Eizellenbildung, Befruchtung und Samenentwicklung den trockenen Bedingungen (T) unterliegen. Wie die Gegenüberstellung zeigt, können je nach Kombination die Außenfaktoren auf sehr verschiedenartige befruchtungsbiologische Prozesse einwirken. Über die Vaterpflanzen sind nur wenig, über die Mutterpflanzen mehrere befruchtungsbiologische Prozesse beeinflußbar.

Zur Kreuzungs- und Versuchstechnik wäre abschließend noch folgendes auszuführen:

Die Blütenknospen wurden kastriert und mit einem Stanniolröllchen isoliert (KAPPERT 1934). Wir bestäubten stets nur die voll entfalteten Narben. Es wurde dazu ein Pollengemisch von mehreren Vaterpflanzen derselben Variante verwendet, um idiotypische Besonderheiten des Pollenspenders weitgehend auszuschalten. Die Bestäubungen führten wir an zwölf verschiedenen Tagen durch und belegten täglich vier Blüten je Kombination mit Pollen. Das ergab achtundvierzig Bestäubungen in jeder der achtzehn Kombinationen. Zur Auswertung wurden die Kapseln einzeln geerntet und die Samen kapselweise ausgezählt und ausgesät. Um möglichst alle keimfähigen Samen zu erfassen, wurde die Aussaat unter weitgehend sterilen Bedingungen in einem Keimraum unter den von GROHNE (1952) angegebenen optimalen Keimungsbedingungen ausgeführt. Die cytologischen Untersuchungen führten wir an Wurzelspitzen mit Hilfe der KES-Quetschmethode durch.

Die Bastardpflanzen aller Kombinationen pflanzten wir ins Freiland. Um eventuell auftretende Unterschiede zwischen den einzelnen Kombinationen erfassen zu können, wurde jede Kombination in einer Versuchsanlage vierfach wiederholt und zufällig verteilt. An den einzelnen Bastardpopulationen untersuchten wir dann bestimmte morphologische und physiologische Merkmale. Die Restpflanzen wurden kombinationsweise in einem Parallelanbau kultiviert.

### Beziehungen zwischen Umweltbedingungen und Größe der Bastardpopulationen

Alle bestäubten Blüten setzten Früchte an. In den meisten Kapseln befanden sich jedoch neben voll ausgebildeten Samen stets mehr oder weniger Kümmerkörner. Beide Samentypen ließen sich nur sehr schwer voneinander unterscheiden, da die Samen sehr klein waren und außerdem eine etwas gedrückte Form hatten. Um sicher zu gehen, stellten wir daher die Kreuzbarkeit nicht an der Zahl geernteter Samen, sondern an der Zahl gekeimter Samen fest. Da die Voraussetzungen für den t-Test besonders hinsichtlich der Normalverteilung der Werte nicht gegeben waren, wurde die statistische Auswertung nach dem Zeichentest (v. d. WAERDEN 1957) vorgenommen. Alle Differenzen zwischen den in den Tabellen normal geschriebenen und hervorgehobenen Zahlen waren mit mindestens  $P = 5\%$  signifikant.

Tabelle 3. Anzahl gekeimter Samen in den einzelnen Kombinationen.

♀	♂			♂		
	N	L	T	N	L	T
N	540	445	358	2125	2299	2108
L	883	608	317	2824	2545	2145
T	1007	1005	1496	283	724	305

*D. purpurea* × *D. lutea*      *D. lutea* × *D. purpurea*

Zunächst kann festgestellt werden, daß die Kreuzungen in beiden Richtungen gut gelingen (Tab. 3)

Unter normalen Bedingungen ( $N \times N$ ) brachte die Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* jedoch nur 540 keimfähige Samen, reziprok *D. lutea*  $\times$  *D. purpurea* gegen 2125 keimfähige Samen. Damit lassen sich die bereits von GÄRTNER (1849) angeführten Beobachtungen bestätigen, daß Artkreuzungen zwischen *D. purpurea* und *D. lutea* besser gelingen, wenn *D. lutea* als Mutter verwendet wird.

Weiterhin ist zu erkennen, daß sowohl bei der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* als auch bei *D. lutea*  $\times$  *D. purpurea* die Umweltbedingungen auf die Kreuzbarkeit in den meisten Fällen keinen erfaßbaren Einfluß hatten. So stimmen in beiden Kreuzungsrichtungen  $N \times L$ ,  $N \times T$ ,  $L \times N$ ,  $L \times T$  und  $L \times T$  weitgehend mit  $N \times N$  überein. Auffallend ist jedoch, daß in beiden Kreuzungsrichtungen  $T \times N$ ,  $T \times L$  und  $T \times T$  von diesem allgemeinen Eindruck abweichen (Tab. 3).

Gegenüber  $N \times N$  ermittelten wir bei den genannten Kombinationen einmal sehr viel mehr (*D. purpurea*  $\times$  *D. lutea*), zum anderen sehr viel weniger gekeimte Samen (*D. lutea*  $\times$  *D. purpurea*). Es hat sich also gezeigt, daß die Trockenheit (T) über die befruchtungsbiologischen Prozesse der Mutterpflanzen einen entscheidenden Einfluß auf die Kreuzbarkeit ausgeübt hat.

Nach THOMPSON (1930), WATKINS (1932) und MÜNTZING (1933) gilt als allgemeine Regel, daß Valenzkreuzungen besser gelingen, wenn die höherchromosomige Art als Mutter verwendet wird. Man hatte aber bald gefunden, daß sich diese Regel nicht immer bestätigt, sondern bei bestimmten Artkreuzungen die niedrigchromosomige Form besser ansetzte (Zusammenfassung OEHLER 1958). Diese Tatsache wurde dann für diese Kreuzung als Ausnahme hingestellt. In unseren Versuchen fanden wir bei den meisten Kombinationen,  $N \times N$ ,  $N \times L$ ,  $N \times T$ ,  $L \times N$ ,  $L \times L$  und  $L \times T$ , die allgemeine Regel bestätigt (Tab. 4). Bei der höherchromosomigen Art

Tabelle 4. Reziproke Unterschiede in der Kreuzbarkeit, ausgedrückt durch die Anzahl keimfähiger Samen.

	<i>D. purpurea</i> ♀ <i>D. lutea</i> ♂	<i>D. lutea</i> ♀ <i>D. purpurea</i> ♂
$N \times N$	540	2125
$N \times L$	445	2299
$N \times T$	358	2108
$L \times N$	883	2824
$L \times L$	608	2545
$L \times T$	317	2145
$T \times N$	1007	283
$T \times L$	1005	724
$T \times T$	1496	305

*D. lutea* als Mutter entstanden weitaus mehr Samen als bei der niedrigchromosomigen Art *D. purpurea*. Unter bestimmten Kreuzungsbedingungen jedoch,  $T \times N$ ,  $T \times L$  und  $T \times T$ , wurden dann die meisten Samen gebildet, wenn wir die niedrigchromosomige Art *D. purpurea* als Mutter benutzten. Bei ein und derselben Artkreuzung ließ sich also durch den Einfluß der Umweltbedingungen die Kreuzbarkeit entscheidend verändern. Diese Veränderungen können derart ausgeprägt sein, daß bei gleichen Kreuzungspartnern einmal die allgemeine Regel bestätigt werden kann, zum anderen aber diese Regel ins Gegenteil

verkehrt wird. Die Kreuzbarkeit hängt also nicht, wie allgemein als „Regel“ angenommen wird, allein von der Chromosomenzahl der Kreuzungspartner ab, sondern wird auch von Umweltbedingungen beeinflußt, die auf befruchtungsbiologische Prozesse einwirken.

Die Kreuzbarkeit zwischen bestimmten Kreuzungspartnern spielt heute nicht nur in der Züchtungsforschung, sondern auch in der praktischen Pflanzenzüchtung eine große Rolle. Sehr häufig werden jedoch Kreuzungsergebnisse bestimmter Partner vergleichend zusammengefaßt, ohne die Umweltbedingungen zu berücksichtigen. Die Kreuzbarkeit wird meistens unter den rein zufälligen Standortbedingungen des Versuchsortes ermittelt und als allgemein gültig hingestellt. Wie die Untersuchungen zeigen, kann aber nur dann ein umfassendes Bild von der Kreuzbarkeit bestimmter Arten gewonnen werden, wenn die Kreuzungen nicht nur unter einer, sondern unter möglichst vielen Bedingungen durchgeführt werden.

Unsere Untersuchungen lassen weiterhin erkennen, daß durch eine geschickte Handhabung der Umweltbedingungen der Kreuzungserfolg entscheidend verbessert werden kann. Diese Tatsache wurde bisher züchterisch viel zu wenig berücksichtigt. Erst RÖBBELEN weist 1960 für Artkreuzungen der Gattung *Brassica* jene Umweltbedingungen nach, bei denen ein hoher Kreuzungserfolg zu erwarten ist. Allerdings wird dabei weder auf die einzelnen Kreuzungspartner noch auf die Kreuzungsrichtungen eingegangen. Weitere Beobachtungen über eine bewußte Beeinflussung des Kreuzungserfolges mittels Außenfaktoren liegen bisher kaum vor, obwohl bereits SCHLÖSSER (1936) die ersten erfolgreichen Versuche in dieser Hinsicht unternahm. Angeregt durch die Arbeiten von BECKER (1932), gelang es damals SCHLÖSSER, den Erfolg bei Valenzkreuzungen von Tomaten wesentlich zu steigern, wenn die osmotischen Werte beider Kreuzungspartner angeglichen wurden.

#### Beziehungen zwischen Umweltbedingungen und Zusammensetzung der Bastardpopulationen

Da unsere Ausgangsarten Populationen<sup>1</sup> darstellen, waren die Kreuzungspartner beider Arten heterozygot. Wir mußten daher in den Nachkommenchaften mit einer gewissen Variabilität der Merkmale rechnen. Es zeigte sich aber bald, daß die Variabilität bestimmter Merkmale nicht in allen Bastardpopulationen gleich war, sondern von Kombination zu Kombination Unterschiede auftraten. Es galt nun zu untersuchen, ob diese Unterschiede rein zufällig waren oder Beziehungen zu den Umweltbedingungen aufwiesen, die auf die befruchtungsbiologischen Prozesse der Elternpflanzen eingewirkt hatten. Es wurden daher an den Bastarden der einzelnen Kombinationen bestimmte morphologische und physiologische Merkmale analysiert. Die in den einzelnen Kombinationen ermittelten Häufigkeitswerte verglichen wir miteinander und errechneten die Signifikanz der Differenzen nach WEBER (1956). Alle Differenzen, die zwischen den in den Tabellen einfach geschriebenen und hervorgehobenen

<sup>1</sup> nach BECKER 1960

Zahlen auftraten, waren mindestens mit  $P = 5\%$  signifikant.

#### Morphologische Merkmale

Von den morphologischen Merkmalen der Bastardpflanzen wurden Blattform, Blütenfarbe und -zeichnung untersucht. Um die Formenmannigfaltigkeit der Rosettenblätter zu analysieren, wurde von jeder Kombination an 120 Blättern die Breite und die Länge gemessen. Es ließ sich jedoch bei diesen Blattmerkmalen kein Einfluß der Kreuzungsbedingungen auf die Bastardpopulation feststellen.

Die Blütenfarbe war bei den Ausgangsarten sehr ausgeprägt. *D. purpurea* hat purpurfarbene Blüten, *D. lutea* solche mit hellgelber Färbung. Der größte Teil der Bastardpflanzen hatte Blütenkronen, die blaßrosa gefärbt waren. Es ist aber bemerkenswert, daß einige Bastardpflanzen auch hellgelbe Blütenkronen ohne den geringsten rötlichen Schimmer hatten. Sie sahen annähernd so aus wie eine großblütige Form von *D. lutea* (Abb. 1). Bastarde mit gelben Blüten sind bisher nur selten beobachtet worden (GÄRTNER 1849, HAASE-BESSEL 1916). Auffallend war, daß die Anzahl gelbblütiger Bastardpflanzen in den einzelnen Kombinationen stark schwankte (Tab. 5).

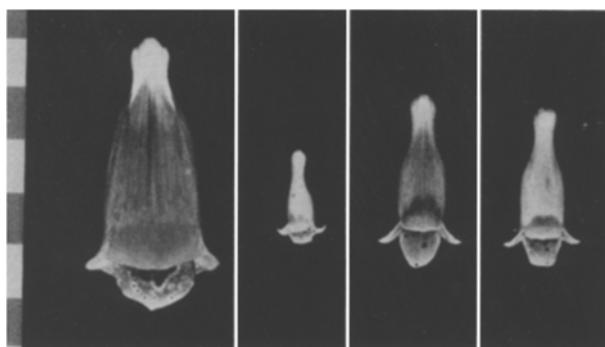


Abb. 1. Von links nach rechts. Blütenkrone von *D. purpurea*, *D. lutea*, *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* (rötlich gefärbt), *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* (gelb).

Während in den meisten Kombinationen der Anteil gelbblütiger Bastarde außerordentlich gering war, bestanden einige Kombinationen zu einem hohen

Tabelle 5. Anteil gelbblütiger Pflanzen in den einzelnen Kombinationen (%).

$\delta$	N	L	T	N	L	T
$\varphi$						
N	0,0	0,0	0,9	0,0	1,1	11,9
L	3,7	0,6	8,1	0,0	1,7	23,5
T	18,5	8,2	22,3	0,7	0,0	16,6
<i>D. purpurea</i> $\times$ <i>D. lutea</i>			<i>D. lutea</i> $\times$ <i>D. purpurea</i>			

Anteil aus gelbblütigen Pflanzen, so bei  $T \times N$ ,  $T \times L$ ,  $T \times T$  und  $L \times T$  der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea*, wie auch bei  $N \times T$ ,  $L \times T$  und  $T \times T$  der reziproken Verbindung. In beiden Kreuzungsrichtungen gehen die Populationen auf Pflanzen zurück, die der Trockenheit (T) ausgesetzt waren. Dabei hatte sich die Trockenheit bei der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* vor allem über die Mutterpflanzen, bei den reziproken Kreuzungen dagegen ausschließlich über die Vaterpflanzen ausgewirkt. Diese Tatsache gibt einen wichtigen Hinweis. Da die Außenbedingungen bei den Vaterpflanzen nur die Bildung der Gameten beeinflussen können, ist anzunehmen, daß in diesem Falle

auch bei den Mutterpflanzen die Außenfaktoren im wesentlichen auf die Gametenbildung eingewirkt haben. Ob bei den Mutterpflanzen durch die Trockenheit auch noch andere befruchtungsbiologische Vorgänge betroffen wurden (vgl. S. 339), läßt sich zwar nicht ausschließen, ist aber nach den Zahlen wenig wahrscheinlich.

Ein auffälliges Blütenmerkmal war die Blütenzeichnung in Form der sogenannten Saftmale. Diese Saftmale auf der Unterlippe im Innern der Blütenkrone und an den Antheren sind Farbflecke, die durch Anhäufung von Anthocyanten und verwandten Stoffen entstehen. Sie sind für *D. purpurea* typisch und treten dort in großer Zahl auf. Stets sind mehr als dreißig solcher Saftmale vorhanden (Abb. 2). Die Blüten von *D. lutea* dagegen haben keine Saftmale.

Auffallend war, daß die Anzahl der Saftmale von Bastardpflanze zu Bastardpflanze stark schwankte. Um eine Übersicht zu gewinnen, wurden alle Pflanzen mit mehr als 30 Saftmalen je Blüte ausgezählt. In den meisten Kombinationen traten solche Formen relativ selten auf. Lediglich bei  $L \times T$  und  $T \times T$  der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* traten Pflanzen mit mehr als 30 Saftmalen häufig auf. Es ist auch hier auffallend, daß es Kombinationen sind, wo die Vaterpflanzen der Trockenheit (T) ausgesetzt waren (Tab. 6).

Tabelle 6. Anteil der Pflanzen mit > 30 Saftmalen je Blüte in den einzelnen Kombinationen (%).

$\delta$	N	L	T	N	L	T
$\varphi$						
N	4,2	3,3	8,4	2,0	5,6	2,8
L	7,4	2,6	36,2	7,3	19,6	5,7
T	11,0	10,8	48,7	4,7	10,2	2,5
<i>D. purpurea</i> $\times$ <i>D. lutea</i>			<i>D. lutea</i> $\times$ <i>D. purpurea</i>			

Bei der reziproken Kreuzung *D. lutea*  $\times$  *D. purpurea* fällt nur  $L \times L$  aus dem Rahmen. Da sich aus diesem Einzelfall keine Tendenz ergibt, ist es unmöglich, über die Art des beeinflussenden Faktors eine einigermaßen begründete Meinung zu äußern.

#### Physiologische Merkmale

Als physiologische Merkmale wurden in den Bastardpopulationen das Schosser und das Auswintern untersucht. Obwohl beide Ausgangsarten erst im zweiten Jahre blühen, traten bei den Bastarden bereits im ersten Vegetationsjahr vereinzelt Schosser auf. Das Auftreten der Schosser war nicht überraschend, da bereits HAASE-BESSEL (1916) und MICHAELIS (1931) blühende Bastardpflanzen der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* im ersten Jahr beobachtet hatten. Um bei den einzelnen Nachkommenchaften die Anzahl der Schosser zu ermitteln, wurden alle Pflanzen ausgezählt, die bis zum Ende der Vegetation (23. Oktober) geschoßt hatten. In Tab. 7 sind

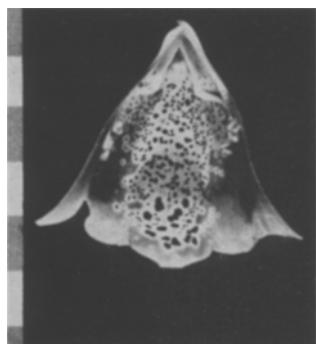


Abb. 2. *D. purpurea*, Innenansicht der Unterlippe.

die Schoßprozente der einzelnen Kombinationen aufgeführt.

Zunächst kann allgemein festgestellt werden, daß die Bastarde der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* häufiger als die reziproken Bastarde schoßten. Die Schoßprozente weisen aber große Differenzen auf. So traten in der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* bei *N*  $\times$  *L*, *L*  $\times$  *L* und *T*  $\times$  *L* sowie *T*  $\times$  *N* relativ wenig Schosser auf. Auffallend ist dabei, daß es meistens Kombinationen waren, wo die Vaterpflanzen unter Lichtmangel gestanden haben. Bei der reziproken Kreuzung *D. lutea*  $\times$  *D. purpurea* fehlen bei *N*  $\times$  *T*, *L*  $\times$  *T* und *T*  $\times$  *T* die Schosser vollständig, d. h. immer dann, wenn die Vaterpflanzen unter Trockenheit (*T*) gelitten hatten.

Tabelle 7. Anteil geschoßter Pflanzen in den einzelnen Kombinationen (%).

$\delta$	<i>N</i>	<i>L</i>	<i>T</i>	<i>N</i>	<i>L</i>	<i>T</i>
$\varphi$						
<i>N</i>	22,9	7,1	36,6	4,3	5,0	0,0
<i>L</i>	34,2	0,0	27,8	2,8	8,5	0,0
<i>T</i>	5,0	2,8	23,3	11,1	2,8	0,0
<i>D. purpurea</i> $\times$ <i>D. lutea</i>			<i>D. lutea</i> $\times$ <i>D. purpurea</i>			

Es kann somit gesagt werden, daß bei beiden Kreuzungsrichtungen die Umweltbedingungen über die Pollenbildung eingewirkt haben. Bei *D. lutea* führte vor allem aber der Lichtmangel (*L*), bei *D. purpurea* dagegen die Trockenheit (*T*) zu einem Ausfall an Schossen in den Nachkommenschaften.

Da sowohl die Ausgangsarten als auch deren Bastarde zwei- bzw. mehrjährig sind, kam neben dem Schossen auch der Auswinterung eine besondere Bedeutung zu. Obwohl der Winter 1959/60 verhältnismäßig mild war, zeigten sich im Frühjahr Auswinterungsverluste, die bei den einzelnen Bastardpopulationen sehr verschieden waren. Um eine Übersicht über die Auswinterung zu erhalten, ermittelten wir die Fehlstellen im Frühjahr.

Die meisten Kombinationen waren gut durch den Winter gekommen, sie hatten relativ wenig Fehlstellen (Tab. 8). Einige Kombinationen fielen jedoch durch hohe Auswinterungsschäden auf, so bei der Kreuzung *D. purpurea*  $\times$  *D. lutea* *L*  $\times$  *N* und *L*  $\times$  *L* und bei der reziproken Kreuzung *N*  $\times$  *T*, *L*  $\times$  *T*, *T*  $\times$  *T* und *L*  $\times$  *L*.

Tabelle 8. Anteil der ausgewinterten Pflanzen in den einzelnen Kombinationen (%).

$\delta$	<i>N</i>	<i>L</i>	<i>T</i>	<i>N</i>	<i>L</i>	<i>T</i>
$\varphi$						
<i>N</i>	3,7	1,4	2,1	4,3	10,1	31,1
<i>L</i>	10,7	26,2	4,2	5,7	15,0	28,5
<i>T</i>	1,4	4,2	1,4	2,9	5,0	20,7
<i>D. purpurea</i> $\times$ <i>D. lutea</i>			<i>D. lutea</i> $\times$ <i>D. purpurea</i>			

Aus diesen Feststellungen kann man mit aller Vorsicht schließen, daß bei der Kreuzung *D. lutea*  $\times$  *D. purpurea* die starke Auswinterung vor allem auf die trockenen Kulturbedingungen (*T*) der Vaterpflanzen zurückzuführen ist. Bei der reziproken Kreuzung hat wahrscheinlich der Einfluß des Lichtmangels (*L*) auf die Elternpflanzen zu diesem Ergebnis beigebracht.

Vergleicht man nun die Ergebnisse beim Schossen und bei der Auswinterung miteinander, so lassen sich

zunächst keine allgemeinen Beziehungen finden. Es gibt nur eine überraschende Feststellung. Alle Kombinationen, die im ersten Jahr gar keine Schosser aufwiesen, waren am stärksten ausgewintert. Dabei muß betont werden, daß die einjährigen Rosetten der nicht-schossenden Pflanzen keineswegs kümmerlich, sondern im Gegenteil kräftig entwickelt waren.

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Umweltbedingungen die Häufigkeit des Auftretens von morphologischen und physiologischen Merkmalen in den Nachkommenschaften beeinflussen können.

Was nun die Ausgangsarten unserer Versuche anbelangt, so hat besonders *D. purpurea* empfindlich reagiert. Bei dieser Art haben die Umweltbedingungen auf die befruchtungsbiologischen Vorgänge sowohl der Vater- als auch der Mutterpflanzen eingewirkt (vgl. Tab. 5, 7 u. 8).

Demgegenüber war *D. lutea* weniger empfindlich. Wenn überhaupt bei dieser Art eine Beeinflussung der befruchtungsbiologischen Prozesse nachzuweisen war, dann nur bei den Vaterpflanzen (vgl. Tab. 5 6 u. 7). Es läßt sich damit der Schluß ziehen, daß je nach Art die verschiedenen befruchtungsbiologischen Prozesse mehr oder weniger auf Umweltbedingungen reagieren können. Hinsichtlich der beiden Außenfaktoren ergibt sich, daß anscheinend die Trockenheit eine stärkere Wirkung ausgeübt hat als der Lichtmangel.

Es erhebt sich die Frage, wie die Umwelt eine solche Wirkung auf die Kreuzungsnachkommenschaft erzielen kann. Nach unseren bisherigen Kenntnissen gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder wirkt die Umwelt über Mutationsvorgänge oder sie wirkt über Selektionsvorgänge. Gegen das Vorliegen von Mutationen sprechen verschiedene Tatsachen. Einmal wurden keine grundsätzlich neuen Merkmale beobachtet, sondern alle untersuchten Merkmale waren bereits bei den Elternarten vorhanden. Zum anderen äußerte sich die Wirkung der Umwelt nur in einer quantitativen Verschiebung der Merkmale innerhalb einer bestimmten Variabilität. Schließlich ist ein derart häufiges Auftreten von Mutanten äußerst unwahrscheinlich. Alle diese Tatsachen sprechen eindeutig gegen die Annahme einer erhöhten Mutationsrate oder einer einseitigen Verschiebung des Mutationsspektrums. Wir müssen also annehmen, daß die unterschiedliche idiotypische Zusammensetzung der Populationen in Abhängigkeit von der Umwelt auf Selektionsvorgänge zurückgeht. Da unsere Versuchspflanzen aber nur während des Schossens, des Blühens und der Samenentwicklung verschiedenen Außenbedingungen unterworfen waren, muß man schließen, daß während der befruchtungsbiologischen Prozesse umweltabhängige Selektionsvorgänge abgelaufen sind.

Welche Möglichkeiten gibt es nun für eine Wirkung der Umwelt auf selektive Vorgänge bei den befruchtungsbiologischen Prozessen?

Bereits bei der Eizellen- und der Pollenbildung kann es zu einer Unterdrückung bestimmter Idiotypen kommen. Schon RENNER (1921) weist auf eine Gonenkonkurrenz bei den weiblichen Gametophyten, also bei der Eizellenbildung hin. Während der Einfluß der Umwelt auf die Unterdrückung von Gonen

meistens nicht untersucht wurde, setzt sich HARTE (1958) eingehend mit dieser Frage auseinander. Sie kommt zu dem Resultat, daß Umweltbedingungen eine Gonenkonkurrenz bestimmter Idiotypen beeinflussen. Über die Art der Umweltfaktoren und ihre Wirkungsweise machte HARTE (1958) keine Angaben. Nach KAPPERT (1935) führt eine mangelhafte Ernährung der Gonen zu einer Verschärfung der Gonenkonkurrenz, wobei die mangelhafte Ernährung allein vom Idiotyp der Mutterpflanze abhängen soll. Neuere Untersuchungen von LINDER (1961) machen es sehr wahrscheinlich, daß ein physiologisch ungünstiger Zustand der Pflanze die Eliminierung von bestimmten Gonen bei der Pollenbildung verstärkt. Aus allem läßt sich folgern, daß neben dem Idiotyp auch die Umwelt einen Einfluß auf die Ausschaltung bestimmter Eizellen und Pollen hat.

Beim Wachstum des Pollenschlauches wies bereits CORRENS (1917, 1922a u. b) nach, daß bestimmte Idiotypen mehr oder weniger gehemmt sind, eine Erscheinung, die als Certation oder als Pollenschlauchkonkurrenz bezeichnet wird. Eine Reihe von Autoren bemerkten, wenn auch nur am Rande, daß die Umwelt auf die Gonenkonkurrenz der Pollenschläuche einen Einfluß hat (BURNHAM 1936, NELSON 1952, LONGLEY 1961, REIMANN-PHILIPP 1962). Andere Arbeiten zeigten bereits, welche Umweltfaktoren dafür in Frage kommen. Vor allem soll die Temperatur auf die Konkurrenz der Pollenschläuche einwirken. Eine Verschärfung der Certation wird bei *Oenothera Lamarchiana* durch niedrige Temperaturen (HERIBERT-NILSSON 1920), bei Tomaten durch hohe Temperaturen (GRÖBER 1960) und bei Oliven ebenfalls durch hohe Temperaturen (BRADLEY, GRIGGS u. HARTMANN 1961) verursacht. HARTE (1952) weist darauf hin, daß bei ungenügender Ernährung des Pollens eine Konkurrenz der Pollenschläuche stärker ausgeprägt wird. Wir können also feststellen, daß auch beim Wachstum der Pollenschläuche die Umwelt auf die Eliminierung bestimmter Idiotypen einen Einfluß hat.

Bei der Befruchtung zeigte SCHWEMMLE (1949), daß idiotypisch unterschiedliche Gameten nicht immer zufällig verschmelzen. Nach umfangreichen Kreuzungsversuchen fand er für die Erscheinungen einen Maßstab in der sogenannten Affinität. SCHWEMMLE (1952) versteht unter Affinität die Häufigkeit, mit der bestimmte Idiotypen in Abhängigkeit von der genetischen Konstitution der Gameten entstehen. Wie SCHWEMMLE (1957) zeigt, schwanken die Werte der Affinität von Jahr zu Jahr sehr erheblich. Aus dieser Tatsache schließt er, wie auch RICHTER (1956), daß die Affinitäten von der Umwelt beeinflußt werden. Es ergibt sich also, daß durch ein Zusammenwirken von idiotypischer Konstitution mit Umweltbedingungen bei der Befruchtung Vorgänge ablaufen, die zu einer Bevorzugung bestimmter Idiotypen führen.

Schließlich können bei der Samenentwicklung Zygoten und Embryonen eliminiert werden. Wie RENNER (1929) betont, werden dabei bestimmte Idiotypen ausgemerzt. KAPPERT (1937) macht aufmerksam, daß die Eliminierung der Zygoten durch schlechte Kulturbedingungen gefördert wird. Auch aus den Untersuchungen von SCHWEMMLE (1961) ist zu ersehen, daß während der Samenreife durch den

Einfluß ungünstiger Umweltbedingungen Embryonen ausfallen können.

Über die Wirkung der Umwelt bei selektiven Vorgängen während der befruchtungsbiologischen Prozesse können nach dieser Übersicht und unter Berücksichtigung unserer Versuche folgende Gesichtspunkte herausgestellt werden:

Während der befruchtungsbiologischen Prozesse können auf Grund von Konkurrenzerscheinungen Gonen, Gameten und Embryonen eliminiert bzw. bevorzugt werden. Diese Konkurrenzerscheinungen sind nicht nur vom Idiotyp, sondern auch von der Umwelt abhängig. Der Einfluß der Umwelt war bisher nie der Mittelpunkt eingehender Untersuchungen. Unsere Untersuchungen haben aber gerade gezeigt, welche Bedeutung diesem Umwelteinfluß zu kommen kann.

Über die bewirkenden Außenfaktoren sind in der Literatur hauptsächlich nur allgemeine Angaben zu finden. Lediglich in einigen Fällen erfolgten spezielle Aussagen (Temperatur). Bei unseren Versuchen ließ sich eine Wirkung des Lichtmangels und der Trockenheit nachweisen.

Als Folge des Umwelteinflusses auf die Konkurrenzerscheinungen wird die idiotypische Zusammensetzung der Nachkommenschaften verändert. In den Nachkommenschaften tritt also eine Selektion in Erscheinung.

KAPPERT (1937), GRÖBER (1960), LINDER (1961) und REIMANN-PHILIPP (1962) haben den Ausfall von Gonen, Gameten und Embryonen auf Letalfaktoren bzw. Subletalfaktoren zurückgeführt. Bei dieser genetischen Erklärung bleibt der Umwelteinfluß völlig unberücksichtigt. Aus diesen sowie aus den anderen zitierten Arbeiten und aus eigenen Beobachtungen geht aber deutlich hervor, daß der Ausfall von Gonen, Gameten und Embryonen in starkem Maße auch von der Umwelt abhängig ist. Man muß also annehmen, daß die Wirkung von Letal- bzw. Subletalfaktoren durch Außenfaktoren abgeschwächt oder verstärkt werden kann und es dadurch zu einer variablen Manifestierung kommt. Eine variable Genmanifestierung ist bisher zwar nur bei weitgehend ausdifferenzierten Sporophyten ermittelt worden. Es spricht aber nichts dagegen, sich vorzustellen, daß es bei Gametophyten und Embryonen eine Art variabler Manifestierung von Erbanlagen gibt.

Nimmt man also an, daß auch gametophytische und embryonale Letalfaktoren variabel manifestiert werden, so muß es je nach Umwelt zu einem mehr oder weniger starken Ausfall von Gonen, Gameten oder Embryonen kommen. Damit ließen sich ohne weiteres die verschiedenartige idiotypische Zusammensetzung der Bastardpopulationen erklären und die beobachteten selektiven Vorgänge in Abhängigkeit von der Umwelt verständlich machen.

### Schlußfolgerungen für die Pflanzenzüchtung

In der Pflanzenzüchtung kommt der Selektion bei allen Zuchtmethoden eine große Bedeutung zu. Allgemein wird die Selektion als eine Bevorzugung oder Unterdrückung von ausdifferenzierten Sporophyten angesehen. Unsere Ergebnisse und Betrachtungen haben aber gezeigt, daß auch bei Gametophyten sowie bei embryonalen Stadien der Sporophyten selektive Vorgänge unter dem Einfluß der

Umwelt ablaufen. Bisher haben BUCHHOLZ (1922), sowie BUCHHOLZ u. BLAKESLEE (1929) lediglich festgestellt, daß zwischen Gameten und Embryonen eine Selektion stattfindet. Diese Vorstellung setzte sich in ihrer Konsequenz in der Pflanzenzüchtung nicht durch. Es wird bis heute kaum beachtet, daß schon mit Beginn der sporophytischen Phase, also bei der Samenentwicklung, Vorgänge einsetzen können, die zu einer Selektion führen. Noch weniger berücksichtigt man, daß selektive Vorgänge auch in der gametophytischen Phase, d. h. bei der Befruchtung, beim Wachstum des Pollenschlauches, bei der Eizellenbildung und bei der Pollenbildung ablaufen. In der Pflanzenzüchtung kommt es aber darauf an, sämtliche Selektionsvorgänge, sowohl jene in den verschiedenen Stadien des Sporophyten als auch jene beim Gametophyten, sinnvoll auszunutzen. Gerade bei den neuen Verfahren der Kreuzungszüchtung ist dies nach Ansicht des Verfassers besonders wichtig.

Für die modernen Verfahren der Kreuzungszüchtung bei Fremdbefruchtern ist es typisch, daß in Form einer Hybridsorte positive Kombinationseffekte<sup>1</sup> ausgenutzt werden. Positive Kombinationseffekte können nur entstehen, wenn Kreuzungspartner mit einer guten Kombinationseignung zur Herstellung des Hybridsaatgutes verwendet werden. Für die Züchtung ist es daher wichtig, die Kombinationseignung der Kreuzungspartner zu ermitteln. Diese selbstverständliche Forderung ist aber außerordentlich schwer zu erfüllen. Die Kreuzungspartner müssen im Laufe der Züchtung auf ihre Kombinationseignung getestet werden. Zu diesem Zweck sind verschiedene Verfahren entwickelt worden (dialleler Kreuzungstest, zyklischer Kreuzungstest und Polycross-Test). Alle diese Testverfahren bestehen grundsätzlich aus zwei Teilen, der Kreuzung und der Prüfung. Von dem Kombinationseffekt der Kreuzungsnachkommenschaft wird dann auf die Kombinationseignung der Kreuzungspartner geschlossen. Nun ist es aber eine bekannte, für die Züchter deprimierende Tatsache, daß sich die in einem Testverfahren ermittelte Kombinationseignung häufig nicht reproduzieren läßt. An Vorschlägen zur Beseitigung dieser Schwierigkeiten hat es nicht gefehlt. Alle Vorschläge beruhen auf empirischen Grundlagen und beziehen sich vor allem auf die Prüfung, d. h. also auf den zweiten Teil des Testverfahrens. Schon JOHNSON und HAYES (1936) machten darauf auf-

merksam, daß die Prüfung nicht an einem, sondern an mehreren Standorten erfolgen sollte. Auch heute werden dieselben Empfehlungen mit Nachdruck von SCHNELL (1960) und FERWERDA (1962) ausgesprochen. Beide Autoren beziehen sich dabei auf Untersuchungen von SPRAGUE und FEDERER (1951) sowie SPRAGUE (1955), die Beziehungen zwischen dem Kombinationseffekt einerseits sowie dem Jahr und dem Standort der Prüfung andererseits nachgewiesen haben.

Mit einer erhöhten Anzahl von Prüfungsstandorten und Prüfungsjahren je Kreuzungsnachkommenschaft dürfte sich die Kombinationseignung zweifellos besser als bisher ermitteln lassen. Trotzdem wird es häufig nicht gelingen, die mit dem Testverfahren ermittelten positiven Kombinationseffekte bei der Herstellung des Handelssaatgutes in vollem Umfang zu reproduzieren. Dafür gibt es nach Ansicht des Verfassers zwei Gründe:

1. Im Testverfahren werden die Kreuzungen ohne Berücksichtigung der Umweltbedingungen durchgeführt.
2. Die Kreuzungen für das Testverfahren und die Herstellung des Handelssaatgutes finden nicht unter einheitlichen Umweltbedingungen statt.

Beim Testverfahren hat man nur den zweiten Teil, die Prüfung, entscheidend verbessert, dagegen den ersten Teil, die Kreuzung, kaum beachtet. Beim Testen legte man nur auf die Kreuzung an sich Wert und berücksichtigte nicht, unter welchen Umweltbedingungen gekreuzt wurde. Bisher hat HENDERSON (1952) lediglich erwähnt, daß für die Ermittlung der Kombinationseignung auch die Umweltbedingungen, unter denen die Kreuzung stattfindet, von Bedeutung sind. In der züchterischen Praxis ist es aber leider die Regel, beim Testen nur unter den zufälligen Bedingungen des Zuchortes zu kreuzen. Durch die Kreuzung an einem Ort kann aber nach den bisherigen Überlegungen die Selektion bei den Gametophyten und in den frühen Stadien des Sporophyten nur völlig einseitig wirken. Die Einseitigkeit der Kreuzungsnachkommenschaften kann dann durch noch so viele Prüfungen nicht wieder behoben werden. Man prüft also auf breitester Basis eine Kreuzungsnachkommenschaft, die unter den zufälligen Bedingungen eines Standortes entstanden ist. Es lassen sich aber relativ einfach die vielen Möglichkeiten einer Selektion beim Gametophyten in das Testverfahren einbeziehen, wenn man nicht nur unter verschiedenen Umwelt-

<sup>1</sup> nach KAMPE (1963)

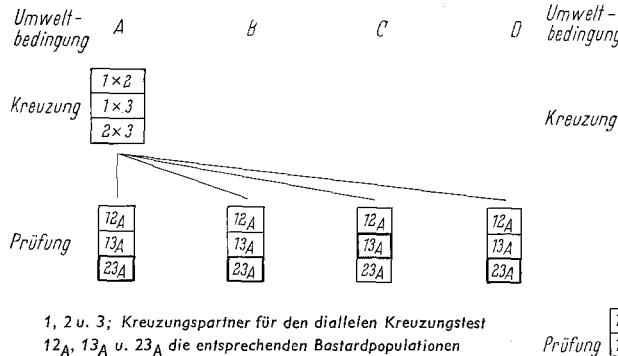


Abb. 3. Ermittlung der Kombinationseignung, Testkreuzung unter einer Umweltbedingung, Prüfung unter mehreren Umweltbedingungen.

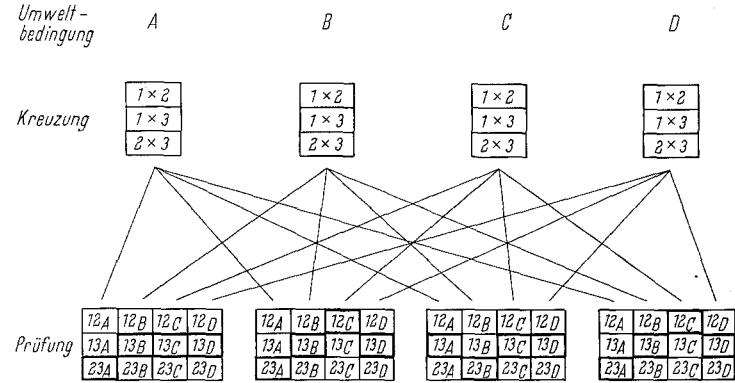


Abb. 4. Ermittlung der Kombinationseignung, Testkreuzung und Prüfung unter mehreren Umweltbedingungen.

bedingungen prüft, sondern auch unter verschiedenen Umweltbedingungen kreuzt.

An einem Modellbeispiel sollen diese Verhältnisse demonstriert werden. Nach der bisherigen Arbeitsweise (Kreuzung unter einer Umweltbedingung, Prüfung unter mehreren Umweltbedingungen) wäre die Bastardpopulation 23 am günstigsten zu beurteilen und die Kreuzungspartner 2 und 3 hätten die beste Kombinationseignung (Abb. 3). Auf Grund der vorgeschlagenen Arbeitsweise (sowohl Kreuzung als auch Prüfung unter mehreren Umweltbedingungen) ist die Bastardpopulation 13 züchterisch am wertvollsten, und es zeigt sich, daß die Kreuzungseltern 1 und 3 die tatsächlich beste Kombinationseignung haben (Abb. 4).

Bisher sind die von uns herausgestellten Gesichtspunkte — wenn auch unbewußt und vor allen Dingen unvollständig — nur bei dem Zuchtverfahren der wiederkehrenden Selektion berücksichtigt worden. Bei diesem Verfahren muß nicht nur die Prüfung der Kreuzungsnachkommenschaften, sondern auch die Kreuzung der Ausgangspartner jährlich wiederholt werden, d. h. unter den von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Umweltbedingungen. Dadurch kann die tatsächliche Kombinationseignung der Kreuzungspartner besser erkannt werden als bei einer einmaligen Kreuzung. Das Verfahren der wiederkehrenden Selektion hat aus diesem Grunde für die Pflanzenzüchtung eine große Bedeutung. Die konsequente Weiterentwicklung dieses Verfahrens muß entsprechend unseren Erörterungen dahin führen, daß nicht nur von Jahr zu Jahr, sondern auch in jedem Jahr unter verschiedenen Umweltbedingungen gekreuzt wird.

Der zweite Grund für die Schwierigkeiten bei der züchterischen Ausnutzung der Kombinationseffekte liegt darin, daß die Kreuzungen bei dem Testverfahren und bei der Herstellung des Handelssaatgutes nicht unter einheitlichen Umweltbedingungen durchgeführt werden. Die Testkreuzungen finden heute meistens am Zuchttort selbst statt, das Hybridsaatgut dagegen wird in einem beliebigen Vermehrungsbetrieb sehr oft unter anderen Umweltbedingungen erzeugt. Am deutlichsten wird diese Tatsache bei der Auslandsvermehrung von Hybridsorten, wenn z. B. die Testkreuzung in Deutschland vorgenommen und das Hybridsaatgut in Ungarn oder Bulgarien hergestellt wird. Nach all unseren Überlegungen kann aber nicht damit gerechnet werden, daß unter ungleichen Umweltbedingungen Bastardpopulationen mit gleichen Kombinationseffekten entstehen. Nur wenn die Kreuzungen für die Gewinnung des Handelssaatgutes unter annähernd ähnlichen Umweltbedingungen durchgeführt werden wie die Testkreuzungen, können die getesteten positiven Kombinationseffekte in einer Hybridsorte voll ausgenutzt werden.

### Zusammenfassung

1. *Digitalis purpurea* L. ( $2n = 56$ ) und *Digitalis lutea* L. ( $2n = 112$ ) wurden in beiden Richtungen gekreuzt. Die Kreuzungspartner standen zunächst unter gleichen, dann aber vom Schossen bis zur Samenbildung unter drei verschiedenen Umweltbedingungen: a) Normale Kultur, b) Lichtmangelkultur, c) Trockenkultur. Damit ließen die befruchtungsbiologischen Prozesse von der Gametenbildung

bis zur Samenentwicklung unter verschiedenen Umweltbedingungen ab.

2. Die Umweltbedingungen beeinflußten die Größe der Bastardpopulation stark.

3. Die Umweltbedingungen hatten auch auf die Zusammensetzung der einzelnen Bastardpopulationen einen Einfluß, und zwar in bezug auf Blütenfarbe, Blütenzeichnung, Schosse und Auswinterung.

4. *Digitalis purpurea* und *Digitalis lutea* waren gegenüber den Umweltbedingungen unterschiedlich empfindlich. Bei *Digitalis purpurea* machten sich in den Bastardpopulationen Außeneinflüsse besonders bemerkbar.

5. Die Umweltbedingungen wirken auf die befruchtungsbiologischen Prozesse ein. Dadurch kommt es zu einer Selektion beim Gametophyten bzw. bei den embryonalen Stadien der Sporophyten.

6. Für die modernen Verfahren der Kreuzungszüchtung bei Fremdbefruchtung werden besondere Vorschläge gemacht. Die Kombinationseignung der Kreuzungspartner läßt sich nur dann sicher erkennen, wenn die Testkreuzungen unter verschiedenen Umweltbedingungen vorgenommen werden. Ein getesterter positiver Kombinationseffekt kann nur dann tatsächlich in der Hybridsorte ausgenutzt werden, wenn Testkreuzung und Erzeugung des Handelssaatgutes unter den gleichen Umweltbedingungen vorgenommen werden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Dr. h. c. BECKER gilt an dieser Stelle mein ganz besonderer Dank. M. t. vie'seitigen Anregungen führte er mich zu dem Problem der Wechselbeziehungen zwischen Umwelt und Population. In vielen fruchtbaren Diskussionen erhielt ich für die Abfassung der vorliegenden Arbeit wertvolle Hinweise.

Für die zuverlässige Mithilfe bei der Durchführung der Versuche und deren Auswertung danke ich allen beteiligten Mitarbeitern vielmals.

### Literatur

1. BECKER, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmowirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Z. Vererbungsl. **60**, 17–38 (1932). — 2. BECKER, G.: Darwin und die Pflanzenzüchtung. Ber. u. Vortr. Dt. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **IV**, 1959, 99–113 (1960). — 3. BRADLEY, M. V., W. H. GRIGGS and H. T. HARTMANN: Studies on self- and crosspollination of olives under varying temperature conditions. Calif. Agric. **15**, 4–5 (1961). — 4. BRAEMER, L., J. WELTÉ et P. LAVIALLE: L'hybridisation dans le genre *Digitalis* L., *Digitalis purpurascens* Roth. Bull. Soc. Bot. France **74**, 351–355 (1927). — 5. BUCHHOLZ, J. T.: Developmental selection in vascular plants. Bot. Gaz. **73**, 249–286 (1922). — 6. BUCHHOLZ, J. T., and A. F. BLAKESLEE: Pollen-tube growth in crosses between balanced chromosomal types of *Datura stramonium*. Genetics **14**, 538–568 (1929). — 7. BURNHAM, C. R.: Differential fertilisation in the Bt Pr linkage group of maize. J. Amer. Soc. Agron. **28**, 968–975 (1936). — 8. BUXTON, B. H. and S. O. S. DARK: Hybrids of *Digitalis dubia* and *D. Mertonensis* with various other species. J. Genetics **29**, 109–122 (1934). — 9. CALCANDI, V., I. ZAMFIRESCU u. I. CIROPOL-CALCANDI: Untersuchungen über die herzwirksamen Glykoside einiger Digitalis-hybriden. Pharmazie **16**, 475–477 (1961). — 10. COLE, J. R., and O. GISVOLD: A preliminary phytochemical investigation of *Digitalis lutea* first year growth. J. Amer. pharmac. Sci. **47**, 654–656 (1958). — 11. CORRENS, C.: Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitz. Ber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. **51**, 685–717 (1917). — 12. CORRENS, C.: Alkohol und Zahlenverhältnis der Geschlechter bei einer getrenntgeschlechtlichen Pflanze (*Melandrium*). Naturwiss. **10**,

- 1049–1052 (1922a). — 13. CORRENS, C.: Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerampfer (*Rumex Acetosa*). Biol. Zbl. 42, 465–480 (1922b). — 14. CORRENS, C.: Nicht mendelnde Vererbung Hdb. Vererbungswiss. II. Berlin: Gebr. Borntraeger 1937. — 15. FERWERDA, F. P.: Results of one cycle of recurrent selection in rye. Euphytica 11, 221–228 (1962). — 16. GÄRTNER, C. F. v.: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart: Hering u. Comp. 1849. — 17. GRÖBER, K.: Ein neuartig balanciertes Letalfaktoren-System bei *Lycopersicon esculentum* Mill. Kulturpflanze VIII, 33–89 (1960). — 18. GROHNE, U.: Untersuchungen zur Frage der Lichtkeimung von *Digitalis purpurea* L. Biol. Zbl. 71, 10–42 (1952). — 19. HAASE-BESSEL, G.: *Digitalis*-studien I. Z. Vererbungsl. 16, 293–314 (1916). — 20. HARTE, C.: Untersuchungen über die Nachkommenschaft von Heterozygoten der graminifolia-Koppelungsgruppe von *Antirrhinum majus*. Z. Vererbungsl. 84, 480–507 (1952). — 21. HARTE, C.: Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz in der Samenanlage bei *Oenothera* unter Verwendung der Letalfaktoren als Markierungsgene. II. Die Umweltkomponente der Variabilität. Z. Vererbungsl. 89, 497–507 (1958). — 22. HENDERSON, C. R.: Specific and general combining ability. Heterosis. Iowa State College Press. Amer. 352–370 (1952). — 23. HERIBERT-NILSSON, N.: Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarciana*. Hereditas 1, 41–67 (1920). — 24. JOHNSON, I. J., and H. K. HAYES: The combining ability of inbred lines of Golden Bantam sweet corn. J. Amer. Soc. Agron. 28, 246–252 (1936). — 25. KAMPE, F. W.: Betrachtungen und Untersuchungen zur Züchtung der Säzwiebel (*Allium cepa* L. var. *cepa*). Diss. Ldw. Fak. Univ. Halle-Wittenberg 1963. — 26. KAPPERT, H.: Grundriß der gärtnerischen Pflanzenzüchtung. Berlin: Parey 1934. — 27. KAPPERT, H.: Über den Rezessivenausfall in den Kreuzungen gewisser blau- und weißblühender Leinsorten II. Z. Vererbungsl. 70, 73–95 (1935). — 28. KAPPERT, H.: Die Genetik der immerspaltenden Levkojen (*Matthiola incana*). Z. Vererbungsl. 73, 233–281 (1937). — 29. KOELREUTER, J. T.: Digitales hybridae. Acta Acad. Sci. Imp. Petropolitanae 1777. Pars Prior, 215–233 (1778). — 30. LINDER, R.: Faktorielle Pollenletalität. Z. Vererbungsl. 92, 1–7 (1961). — 31. LINNERT, G.: Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen. II. Chromosoma 3, 399–417 (1949). — 32. LONGLEY, A. E.: A gametophyte factor on chromosome 5 of corn. Genetics 46, 641–647 (1961). — 33. MEUSEL, H.: Verbreitungskarten mitteldeutscher Leitpflanzen, 2. Reihe. Hercynia 1, 318–326 (1938). — 34. MICHAELIS, P.: Zur Kenntnis einiger *Digitalis*-Bastarde. Biol. Zbl. 51, 124–134 (1931). — 35. MÜNTZING, A.: Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Hereditas 18, 33–55 (1933). — 36. NELSON, O. E.: Non-reciprocal cross-sterility in maize. Genetics 37, 101–124 (1952). — 37. OEHLER, E.: Art- und Gattungskreuzung. Hdb. Pflanzenzüchtg. 2. Aufl. 1, 563–611. Berlin u. Hamburg: Parey 1958. — 38. OLAH, L. v.: Genomutationes en las plantas medicinales *Datura stramonium* L., *Digitalis lanata* Ehrh. × *D. lutea* L. = *Digitalis santacatalinensis* n. sp. art. Lilloa 25, 629–646 (1952). — 39. REIMANN-  
PHILIPP, R.: Untersuchungen über die Vererbung des *grandiflora*-Merkmals bei *Petunia × hybrida* Vilm. Z. Pflanzenzüchtung 48, 143–176 (1962). — 40. RENNER, O.: Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. Bot. 13, 609–621 (1921). — 41. RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Hdb. Vererbungswiss. II. Berlin: Gebr. Borntraeger 1929. — 42. RICHTER, C. M.: Untersuchungen zur Physiologie der Befruchtung bei Oenotheren. Z. Bot. 44, 377–407 (1956). — 43. RÖBBELEN, G.: Über die Kreuzungsunverträglichkeit verschiedener *Brassica*-Arten als Folge eines gehemmten Pollenschlauchwachstums. Züchter 30, 300–312 (1960). — 44. SCHLÖSSER, L. A.: Befruchtungsschwierigkeiten bei Autopolyploidien und ihre Überwindung. Züchter 8, 295–301 (1936). — 45. SCHNELL, W.: Über Methoden zur reziproken Verbesserung der Kombinationseignung. Vorträge für Pflanzenzüchter 6, 82–95 (1960). — 46. SCHWARTZ, S. M., and O. GISVOLD: A preliminary phytochemical investigation of *Digitalis lutea* second years growth. J. Amer. pharmac. Sci. 46, 324–329 (1957). — 47. SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? Biol. Zbl. 68, 195–231 (1949). — 48. SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? Biol. Zbl. 71, 152–183 (1952). — 49. SCHWEMMLE, J.: Der Samenansatz bei Kreuzungen mit der *Oenothera Berteriana* ♀ nach Früh- und Spätbestäubung. Planta 49, 135–167 (1957). — 50. SCHWEMMLE, J.: Keimversuche auf genetischer Grundlage. 7. Weitere Versuche mit Samen von Homozygoten. Züchter 31, 146–155 (1961). — 51. SPRAGUE, G. F.: Problems in the estimation and utilization of genetic variability. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 87–92 (1955). — 52. SPRAGUE, G. F., and W. T. FEDERER: A comparison of variance components in corn yield trials. II. Error, year × variety, location × variety and variety components. Agron. J. 43, 535–541 (1951). — 53. SWIRLOWSKY, E.: Hybridologische Studien in der Gattung *Digitalis*. J. Genetics 38, 533–558 (1939). — 54. THOMPSON, W. P.: Causes of difference in success of reciprocal interspecific crosses. Amer. Nat. 64, 407–421 (1930). — 55. TRUSZKOWSKA, W.: Recherches sur le mycotrophisme et le contenu de glucosides chez trois espèces de *Digitalis* dans les associations naturelles et dans les cultures (poln.). Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Sect. C. 5, 279–304 (1950). Ref. in: Ber. wiss. Biol. 73, 207 (1951). — 56. VEIHMEYER, F. J.: Soil moisture. Hdb. Pflanzenphysiologie 3, 64–123. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — 57. VRIES, H. DE: Über amphikline Bastarde. Ber. Dt. Bot. Ges. 33, 461–468 (1915). — 58. WAERDEN, B. L. v. d.: Mathematische Statistik. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957. — 59. WATKINS, A. E.: Hybrid sterility and incompatibility. J. Genetics 25, 125–162 (1932). — 60. WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik, 2. Aufl. Jena: Fischer 1956. — 61. WERNER, K.: Zur Nomenklatur und Taxonomie von *Digitalis* L. Bot. Jahrb. 79, 218–254 (1960). — 62. WERNER, K.: Wuchsform und Verbreitung als Grundlagen der taxonomischen Gliederung von *Digitalis* L. Diss. Math. Naturwiss. Fak. Univ. Halle-Wittenberg 1961. — 63. WHITE, W. P.: Absorption of orally administered cardiac glycosides in cats. J. Amer. pharmac. Sci. 44, 607–610 (1955).