

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

Untersuchungen über die Frostschädigung bei Mais-Jungpflanzen*

Von H. D. KOCH und H. W. MÜLLER

Mit 5 Abbildungen

A. Bedeutung und Problematik

Die Empfindlichkeit der wärmeliebenden Maispflanze gegenüber Spätfrösten im Frühjahr gewinnt an Bedeutung, wenn das Anbauareal dieser Kulturpflanze weiter vergrößert wird. Die rapide Flächenausweitung beschränkte sich nicht nur auf Gebiete, in denen die Maiskultur traditionsmäßig bekannt ist, sie erfaßte auch Klimaräume, die für den Maisanbau weniger geeignet sind (MENERET und LARAMBERGUE 1955; JEMELJANOW, 1957; FENAROLI, 1958; BALURA, 1961).

Die absolute Frostempfindlichkeit begrenzt vielerorts auch den Zeitpunkt der frühen Aussaat. Das kann nicht nur zur Ertrags einbuße führen, es beeinflußt auch die Kornausbildung und die Saatgutqualität (DUNGAN, 1944). Frostschäden nach frühen Maisaussaaten treten im Gebiet der DDR besonders in Südmecklenburg und südlich des Fläming häufiger auf.

Fast alle Gebiete mit leichteren Böden, die auf frühe Maisaussaaten in besonderem Maße angewiesen sind, müssen bis Mitte Mai mit Frösten rechnen. Neue Züchtungen, die Jungpflanzen mit gesteigerter Frostresistenz besitzen, würden wesentlich zur Verbesserung der Ertragsicherheit beitragen können.

Bei anderen wärmeliebenden Kulturpflanzen, insbesondere Kartoffeln, lassen sich beachtliche Sortimentsunterschiede nachweisen (BUKASSOW, 1932; RASUMOW, 1935; STELZNER, 1938; PERLOWA, 1957; FIRBAS und ROSS, 1961, 1962).

Methodische Schwierigkeiten erschweren allerdings die Erarbeitung reproduzierbarer Resultate. Als Reservoir für die erfolgreiche Auslese frostresistenter Einzelpflanzen sind bei den Kartoffeln wie auch bei den Tomaten (FIRBAS, 1960) resistente Wildformen anzusehen.

In den Sammelreferaten von LUYET und GEHENIO (1940) sowie LEWITT (1941, 1958) wird auf die Besonderheiten der Frostresistenzprüfung bei wärmeliebenden Pflanzen hingewiesen. Zur Wirkung von Frosttemperaturen auf Keimpflanzen des Mais muß weiterhin berücksichtigt werden, daß nicht jede Belastung bis zur Überschreitung der Vitalitätsgrenze der Pflanze führen muß. SCARTH (1944) schlägt für nicht eisbeständige Pflanzen, zu denen der Mais zu rechnen ist, eine Unterscheidung der Kälteschädigung von der eigentlichen Frostschädigung vor, wobei erstere gleichwohl durch Frosttemperaturen induziert

werden kann, während letztere erst dann festgestellt werden sollte, wenn es zur Eisbildung im Gewebe gekommen ist. BÉLEHRÁDEK (1935) weist auf eine mögliche Identität der Wirkung von Temperaturen um den Gefrierpunkt und denen unter Null hin, wenn

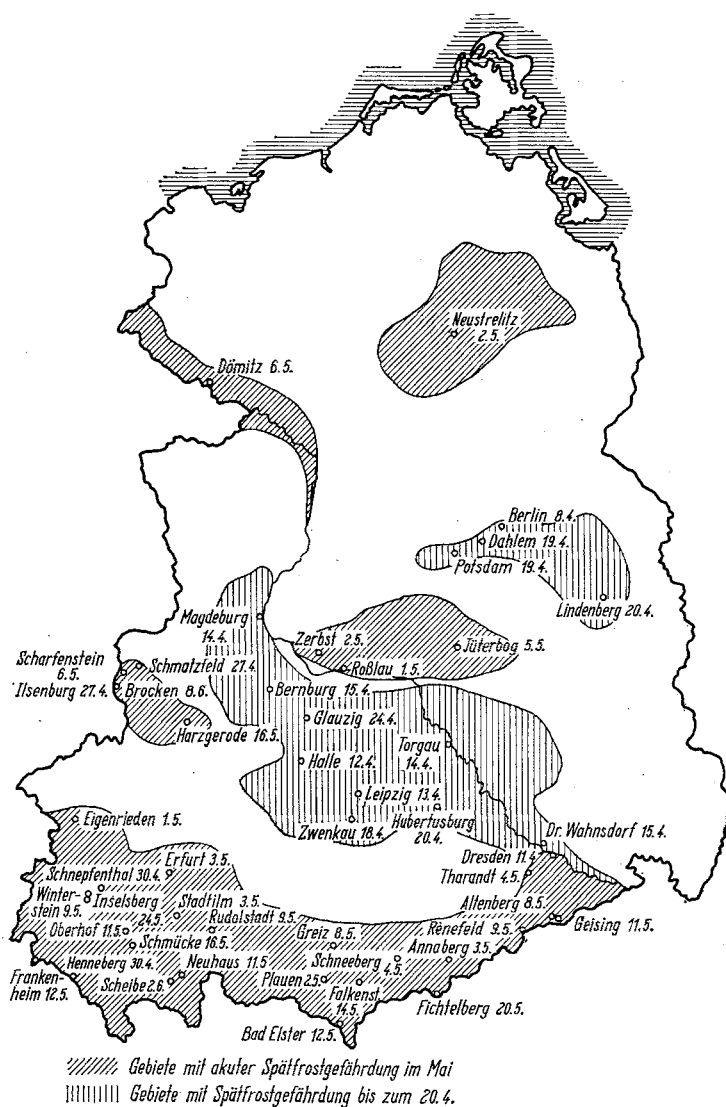


Abb. 1. Mittleres Datum des letzten Frostes in 2 m Höhe 1891...1930.

Eisbildung im Gewebe ausbleibt. SELLSCHOP und SALMON (1928) betonen, daß für diese Temperaturbereiche die Dauer und Intensität der Belastung von großem Einfluß ist. Sie prägen für diese Art der Schädigung den Terminus „chilling“ (Erkältung). Daß diese Art der Schädigung beim Mais von großer praktischer Bedeutung sein kann, bestätigte ÅBERG (1959), der bereits nach mehrstündiger Einwirkung von Temperaturen in Gefrierpunktnähe Schäden an jungen Maispflanzen beobachtete.

* Herrn Prof. Dr. OBERDORF zum 65. Geburtstag gewidmet.

Führt die Intensität der Frostwirkung hingegen bis zur Eisbildung im Gewebe, tritt in kürzester Frist der Tod des betreffenden Organs oder der ganzen Pflanze ein, wie u. a. der Arbeit von ANDREENKO und KUPERMAN (1959) entnommen werden kann.

LEWITT (1958) gibt für nicht eisbeständige Pflanzen, deren Resistenzgrundlage allgemein durch die Verhinderung von Eisbildung im lebenden Gewebe („avoidance“ im Gegensatz zu „tolerance“ der eisbeständigen Pflanze) gekennzeichnet ist, die möglicherweise vorhandene Widerstandsfähigkeit gegen Temperatursenkungen (Isolation gegen Wärmeverluste, Akkumulation von Respirationswärme), die Erniedrigung des Gefrierpunktes des Zellsaftes sowie die Fähigkeit zur Unterkühlung als Resistenzursachen an.

SEEMANN (1942) stellte bei Blatt- und Stengeltemperaturmessungen während Frosteinwirkung der ebenfalls nicht eisbeständigen *Phaseolus*-Bohnen fest, daß während des Abkühlungsvorganges in den Blättern niedrigere Temperaturen als in der sie umgebenden Luft herrschen. Die Stengeltemperaturen blieben dagegen hinter denen der Luft zurück. Ähnliche Beobachtungen machte SHAW (1954) bei Tomaten. SEEMANN (1942) schlußfolgert, daß das Ausmaß der Schädigung durch die unterschiedliche Fähigkeit zur Unterkühlung beeinflußt wird, letztere soll nicht nur im künstlichen Gefrierversuch, sondern auch unter natürlichen Bedingungen von großer Bedeutung sein. ILJIN (1934) hat in früheren Untersuchungen ebenfalls auf die Bedeutung der Unterkühlung hingewiesen. Aufhebung der Unterkühlung und einsetzende Eisbildung führt dann in kurzer Zeit zur ersten Schädigung des Gewebes, eines Organs oder der ganzen Pflanze.

SCHMID (1957) stellte bei Untersuchungen zur Frostwirkung an Tabakpflanzen eine Verschärfung der Schäden mit zunehmender Expositionsdauer fest. Er nimmt an, daß die Dauer der Frosteinwirkung nicht als eigentlicher zeitlicher Faktor wirkte, sondern das Schadbild wird durch die verzögerte Angleichung der Gewebe- an die Lufttemperatur modifiziert.

Zu den Schadbildsymptomen bei Keimpflanzen des Mais nach Frostwirkung führen neben Teilschäden an einzelnen Pflanzen des Bestandes (HOLBERT und BURLISON, 1929; SIDOROW und ZUBKOWA, 1958; ÅBERG und ÅKERBERG, 1958) sowohl MAYERL und KNEISSL (1958) als auch KORNILOW (1957b) typische Alternativschäden an. Nach der letztgenannten Schädigungsart können im Freiland wie auch im Gefrierversuch auf engstem Raum völlig gesund aussehende Pflanzen neben totalgeschädigten beobachtet werden. Diese Tatsache gab vielfach den Anlaß zur züchterischen Bearbeitung des Problems der Frostresistenz, zur Selektion von Einzelpflanzen unter verschärften Bedingungen auf natürlichem und künstlichem Wege. Auch bei anderen nicht eisbeständigen Pflanzenarten war dieser Effekt Ausgangspunkt züchterischer Bestrebungen zur Verbesserung der Frostresistenz (BECKER-DILLINGEN und BARG, 1954; FIRBAS, 1960).

In umfangreichen Arbeiten bemühten sich in der Sowjetunion KORNILOW (1957 a und b) sowie in Österreich MAYERL und KNEISSL (1958) und MAYERL und RATH (1960) um eine züchterische Anwendung einfacher Selektionsverfahren zur Erzielung der Frostresistenz beim Mais.

Seit dem Jahre 1957 werden auch am Institut für Pflanzenzüchtung Bernburg Gefrierversuche mit Mais durchgeführt. Es ging dabei vor allem darum, methodische Voraussetzungen für eine züchterische Bearbeitung des Problems der Frostresistenz beim Mais zu schaffen.

B. Material und Methoden

1. Nach vorangegangenen Tastversuchen sollten zunächst jene Temperaturbereiche, die Frostschäden an jungen Maispflanzen verursachen, definiert werden. Neben der jeweiligen Temperaturtiefe wurde auch die Dauer der Exposition variiert. Darüber hinaus sollte die Wirkung einer Vorbehandlung der Versuchspflanzen bei Temperaturen etwas oberhalb des Gefrierpunktes untersucht werden.

Die Anzucht der Versuchspflanzen erfolgte unter natürlichen Bedingungen des Frühjahrs in Tontöpfen, die im offenen Kaltbeet untergebracht wurden. Die Anzuchtdauer betrug 25 Tage. Auf gleichmäßige Wasserversorgung wurde besonderer Wert gelegt. Bis zum Termin des Gefrierversuches (20. 5. 1957) hatten die Pflanzen das 4. Blatt ausgebildet. Die viertägige „Abhärtung“ vor dem Gefrierversuch wurde bei Temperaturen von $+1^{\circ}\text{C}$ bis $+2^{\circ}\text{C}$ unter Lichteinwirkung vorgenommen. Für die Versuche benutzten wir Zuchtgartenelite der Hartmaissorte 'Schindelmeiser'. Nachfolgende Übersicht gibt Aufschluß über die Faktorenkombinationen:

a) Expositionstemperatur

a_1	$-2,5^{\circ}\text{C}$
a_2	$-3,5^{\circ}\text{C}$
a_3	$-4,5^{\circ}\text{C}$

b) Expositionsdauer

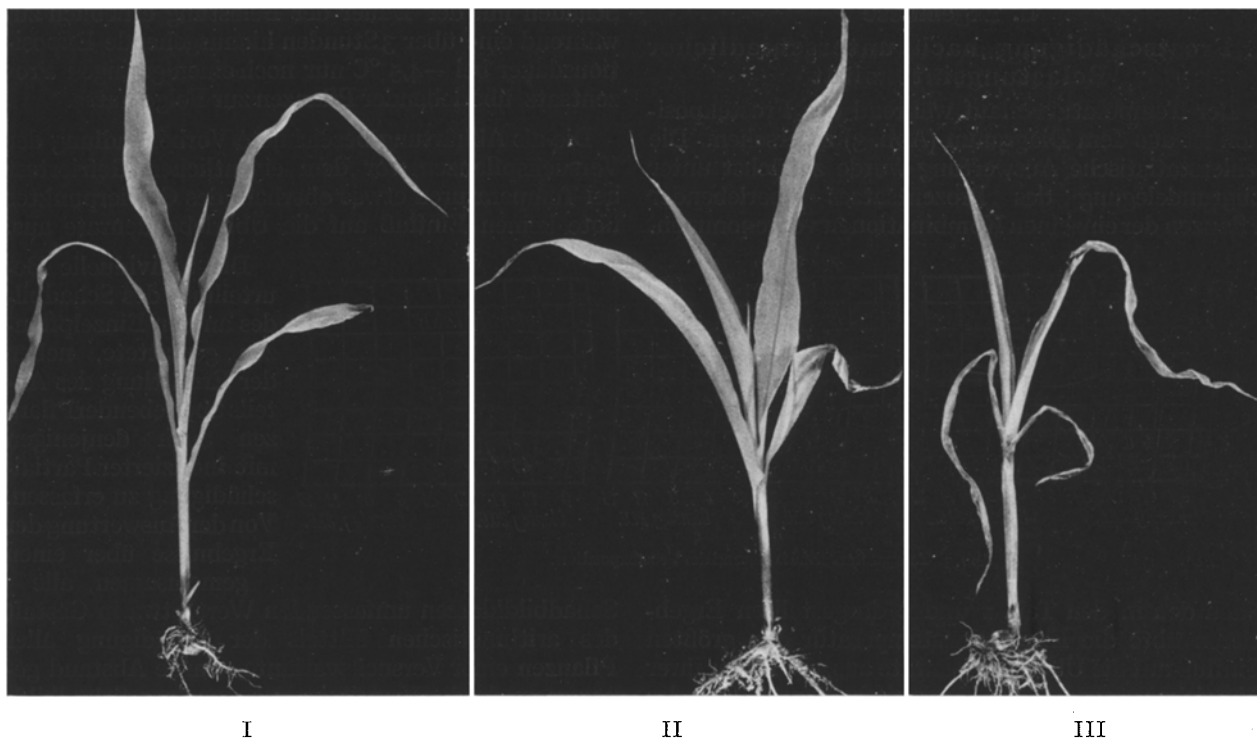
b_1	3 Std. nach Erreichen des Temperaturminimums
b_2	6 Std. nach Erreichen des Temperaturminimums
b_3	9 Std. nach Erreichen des Temperaturminimums

c) Behandlung der Versuchspflanzen vor dem Gefrierversuch

c_1	Frostexposition ohne Vorbehandlung
c_2	4tägige „Abhärtung“ bei $+1^{\circ}\text{C}$ bis $+2^{\circ}\text{C}$ vor der Frostexposition.

Zu Beginn des Gefrierversuches, der im Tiefkühlgewächshaus des Instituts für Pflanzenzüchtung Bernburg vorgenommen wurde, erfolgte die Temperaturniedrigung allmählich, bei $+5^{\circ}\text{C}$ beginnend, bis auf das jeweilige Minimum. Nach Beendigung der Frostexposition verblieben die Versuchspflanzen 24 Stunden bei $+5^{\circ}\text{C}$, um daraufhin bei höheren Temperaturen ($+20^{\circ}\text{C} \pm 3$) im Klimagewächshaus weiter kultiviert zu werden. Die erste Schadbildbeurteilung wurde 2 Tage nach der Frostexposition, individuell für jede Pflanze, nach einer festgelegten Boniturskala vorgenommen. Nach weiteren 10 Tagen erfolgte die endgültige Beurteilung der Schäden nach einer fünfklassigen Skala (s. Abb. 2).

Entsprechend der Pflanzenzahl je Anzuchtgefäß und unter Berücksichtigung einer standortgerechten Verteilung während des Gefrierprozesses wurden die Werte der Pflanzen von jeweils 3 Anzuchtgefäßen (3×7 Pflanzen) zusammengefaßt; für jede Variante wurden 9 Gefäße angezogen.



I

II

III

Abb. 2. Boniturskala der Schadbildklassen
I bis V
(Erläuterungen s. S. 160/161)

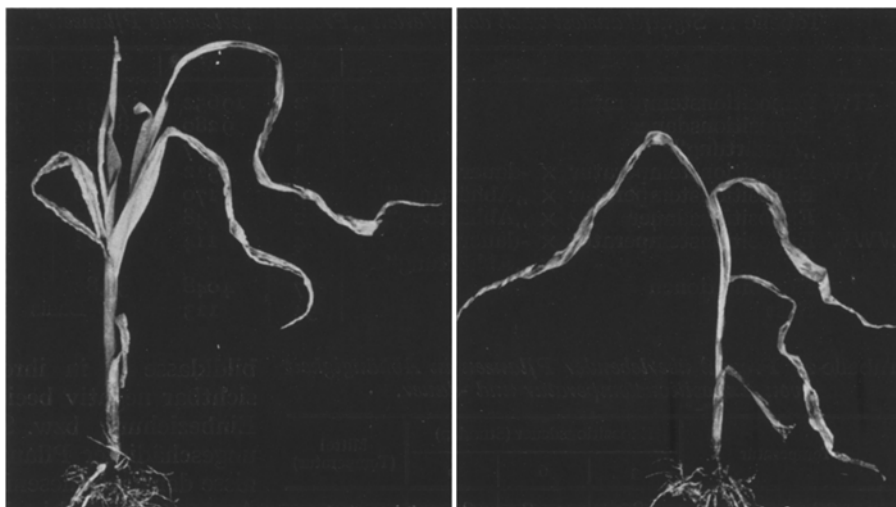
2. Zur Untersuchung des Einflusses unterschiedlichen Pflanzenalters auf das Ausmaß der Schädigung nach Frosteinwirkung wurden 4 Aussaaten in siebentägigen Intervallen im Frühjahr 1957 vorgenommen.

Zur Erzielung eines gleichmäßigen Aufgangs verblieben die Anzuchtgefäße bis zum Aufgang im bewetterten Gewächshaus unter kontrollierten Bedingungen, die weitere Anzucht wurde im offenen Kaltbeet fortgesetzt. Als Versuchssorte diente wiederum 'Schindelmeiser'. Die gesamte Versuchsanordnung wurde zweimal durchgeführt, wobei die Expositionstemperatur und deren Dauer variiert wurden (Tab. 5 bis 7).

Die Anzucht der Pflanzen, die Durchführung der Gefrierversuche (23. /24. 5. 57 und 7. 6. 57), die Nachbehandlung der Versuchspflanzen sowie die Schädigungsbildermittlung wurde wie unter 1. vorgenommen.

3. Im Versuchsjahr 1961 wurde bei einer Anzahl von Sorten und Hybriden die Reaktion auf Frosteinwirkung untersucht, nachdem entsprechende Versuche in den vorangegangenen Jahren erste Schlüsse erlaubten.

Die Versuchspflanzen standen in Pikierkästen, die im offenen Kaltbeet untergebracht wurden. Die Anzuchtdauer betrug 29 bis 32 Tage vom Zeitpunkt der Aussaat an gerechnet (Aussaate am 4. 5. 61, Gefrierversuche 2.—5. 6. 61). Bis zum Behandlungsbeginn



IV

V

hatten die Pflanzen das 3. Blatt vollständig, das 4. Blatt teilweise ausgebildet. Je Versuchssorte wurden 12 mal 20 Pflanzen angezogen. Am Tage des Gefrierversuches wurden die Versuchspflanzen morgens bei Temperaturen von $+10^{\circ}\text{C}$ gehalten. Am Abend des gleichen Tages erfolgte die „Abkühlung“ zunächst auf 0°C . Bei diesen Temperaturen verblieben die Pflanzen für einige Stunden, daran anschließend wurde die eigentliche Frostexposition vorgenommen. Die Frosttemperaturen variierten zwischen $-3,5^{\circ}\text{C}$ und $-4,5^{\circ}\text{C}$ für die einzelnen Wiederholungen. Die Dauer der Exposition unter $\pm 0^{\circ}\text{C}$ betrug 7 Stunden, davon 4 Stunden im jeweiligen Temperaturminimum. Nach Beendigung des Gefrierversuches stieg die Temperatur auf etwa $+10^{\circ}\text{C}$ an.

Am Abend des folgenden Tages wurden die Pflanzen an den Anzuchtort zurückgebracht. Die Beurteilung der aufgetretenen Schäden erfolgte nach dem unter 1. beschriebenen Verfahren.

C. Ergebnisse

1. Frostschädigung nach unterschiedlicher Belastungsintensität

Der Temperaturverlauf während der Frostexposition ist aus dem Diagramm (Abb. 3) zu ersehen. Die fehlerstatistische Auswertung wurde zunächst unter Zugrundelegung des Prozentsatzes überlebender Pflanzen der einzelnen Kombinationen vorgenommen.

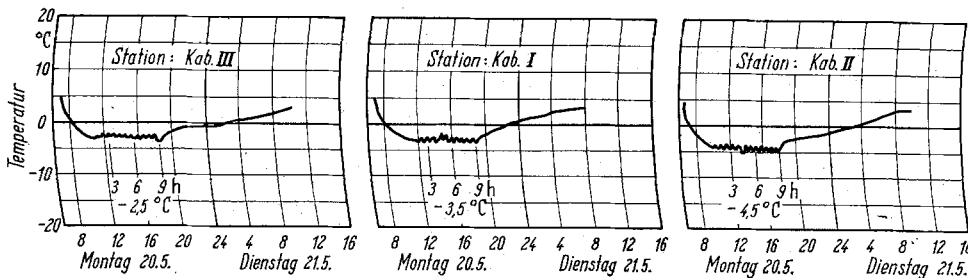


Abb. 3. Temperaturverlauf während der Frostexposition.

Nach den in den Tab. 1 und 2 dargestellten Ergebnissen übte die Expositionstemperatur den größten Einfluß auf die Überlebensrate aus, die Dauer ihrer Einwirkung verursachte eine weitere Verstärkung des Ausmaßes der Schädigung.

Tabelle 1. Signifikanztest nach den Werten „Prozent überlebende Pflanzen“.

	FG	MQ	F-Test	Signif.
HW Expositionstemperatur	2	19652	173,51	+++
Expositionsdauer	2	9280	82,12	+++
„Abhärtung“	1	7	0,86	—
WW Expositionstemperatur × -dauer	4	2512	22,23	+++
Expositionstemperatur × „Abhärtung“	2	170	1,50	—
Expositionsdauer × „Abhärtung“	2	48	0,42	—
WWW Expositionstemperatur × -dauer	4	114	1,01	—
Expositionstemperatur × „Abhärtung“				
Kombinationen	17	4048	35,82	+++
Rest	34	113	Basis	

Tabelle 2. Prozent überlebender Pflanzen in Abhängigkeit von Expositionstemperatur und -dauer.

Temperatur	Expositionsdauer (Stunden)			Mittel (Temperatur)
	3	6	9	
−2,5 °C	98,3	94,8	86,0	93,0
−3,5 °C	97,7	85,5	53,3	78,8
−4,5 °C	79,0	10,3	0,8	30,0
Mittel (Dauer)	91,7	63,5	46,7	

GD 5% = 12,4 für Hauptwirkungen
17,5 für Wechselwirkungen

Die signifikante Wechselwirkung Expositionstemperatur × -dauer deutet auf die unterschiedliche Beeinflussung des Schadbildes durch die Dauer der Belastung in Abhängigkeit von der spezifischen Prüfungstemperatur hin. So vermochte selbst die neunstündige Einwirkung bei −2,5 °C eine nur unwesentliche Verstärkung des Schadbildes hervorzurufen. Im Bereich der zweiten Prüfungstemperatur (−3,5 °C) nahmen die

Schäden mit der Dauer der Belastung erheblich zu, während eine über 3 Stunden hinausgehende Expositionsdauer bei −4,5 °C nur noch einen geringen Prozentsatz überlebender Pflanzen zur Folge hatte.

Die als Abhärtung bezeichnete Vorbehandlung der Versuchspflanzen vor dem eigentlichen Gefrierstest bei Temperaturen etwas oberhalb des Gefrierpunktes übte keinen Einfluß auf die Überlebensrate aus.

Die individuelle Beurteilung des Schadbildes an den Einzelpflanzen gestattete, neben der Ermittlung des Anteils überlebender Pflanzen auch denjenigen mit induzierter Partialschädigung zu erfassen. Von der Auswertung der Ergebnisse über einen gemeinsamen, alle

Schadbildklassen umfassenden Wert, etwa in Gestalt des arithmetischen Mittels der Schädigung aller Pflanzen einer Versuchsvariante, wurde Abstand genommen, da die Verteilung der einzelnen Schadbildklassen nicht der Normalverteilung folgt; des weiteren mußte mit unterschiedlicher Verhaltensweise der einzelnen Varianten gerechnet werden.

In einer weiteren Analyse wurde der Anteil un- und leichtgeschädigter Pflanzen (Schadbildklassen I und II) einer fehlerstatistischen Auswertung unterzogen. Da die Pflanzen der Schad-

bildklasse II in ihrem weiteren Wachstum nicht sichtbar negativ beeinflusst wurden, erscheint deren Einbeziehung bzw. Summierung zum Anteil völlig ungeschädigter Pflanzen gerechtfertigt. Die Ergebnisse der nach diesem Gesichtspunkt durchgeführten Auswertung sind in den Tab. 3 und 4 wiedergegeben.

Beim Vergleich der Werte der Tab. 3 mit denen in Tab. 1 fällt auf, daß nunmehr starke Unterschiede in der Wirkungsweise der als „Abhärtung“ bezeichneten Behandlung der Versuchspflanzen vor dem Gefrierprozeß zu erwarten sind. Entsprechend den in Tab. 4 aufgeführten Werten wurden durch die Vorbehandlung sehr erhebliche Partialschäden im Vergleich zu den nicht vorbehandelten Varianten nach dem Gefrierprozeß festgestellt.

Tabelle 3. Signifikanztest nach dem prozentualen Anteil nicht- und leichtgeschädigter Pflanzen.

	FG	MQ	F-Test	Signif.
HW Expositionstemperatur	2	8182	68,18	+++
Expositionsdauer	2	8578	71,48	+++
„Abhärtung“	1	12881	107,34	+++
WW Expositionstemperatur × -dauer	4	504	4,20	++
Expositionstemperatur × „Abhärtung“	2	2535	21,12	+++
Expositionsdauer × „Abhärtung“	2	360	3,00	—
WWW Expositionstemperatur × -dauer	4	228	1,90	—
Expositionstemperatur × „Abhärtung“				
Kombinationen	17	3242	27,02	+++
Rest	34	120	Basis	

Beobachtungen vor dem Gefrier-test ließen an den Pflanzen der Vorbehandlungsgruppe Turgorschwächungen erkennen, während die Pflanzen ohne „Abhärtung“ voll turgoreszent waren.

Ohne Berücksichtigung der spezifischen Expositionstemperatur und deren Einwirkungsdauer betrug der Pflanzenanteil der Schadbildklassen I und II nach Vorbehandlung 23,2%, dagegen 54,1%, wenn die Pflanzen ohne vorangegangene „Abhärtung“ dem Gefrierprozeß unterworfen wurden.

Tabelle 4. Prozent nicht- und leichtgeschädigter Pflanzen in Abhängigkeit von Expositionstemperatur und -dauer und „Abhärtung“.

Temperatur	Abhärtung	Expositionsdauer (Stunden)			Mittel Temp./ Abh.	Mittel Temperatur
		3	6	9		
-2,5 °C	ohne	96,7	81,0	58,7	78,8	59,2
	mit	60,3	37,7	20,7	39,6	
-3,5 °C	ohne	90,3	79,3	25,0	64,9	40,2
	mit	30,0	14,7	2,0	15,6	
-4,5 °C	ohne	48,0	6,3	1,7	18,7	16,6
	mit	43,7	0,0	0,0	14,6	
Mittel (Dauer)		61,5	36,5	18,0		

GD 5% = 13,6 für Hauptwirkung Temperatur und -dauer
= 6,1 für Hauptwirkung Abhärtung
= 18,2 für Wechselwirkungen

Wie den Werten der Tab. 4 weiter entnommen werden kann, wurden die Teilschäden bereits im Temperaturbereich von -2,5 °C sichtbar und verstärkten sich erheblich mit der Einwirkungsdauer.

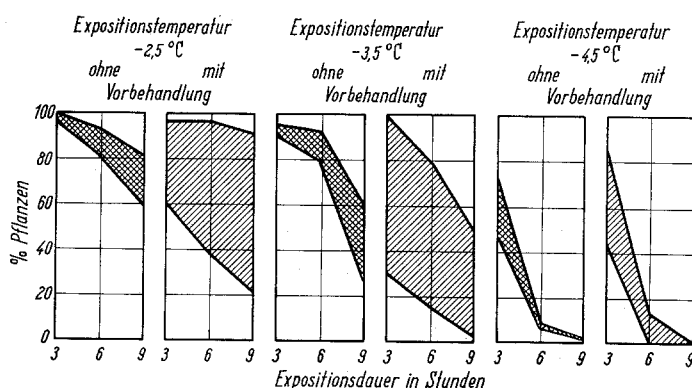


Abb. 4. Frostschädigung in Abhängigkeit von Expositionstemperatur und -dauer unter Berücksichtigung der Vorbehandlung. — Obere Begrenzungslinie = Anteil der überlebenden Pflanzen (Schadbildklasse V); untere Begrenzungslinie = Anteil un- bzw. leichtgeschädigter Pflanzen (Schadbildklassen I + II).

Die nächsttiefere Prüfungstemperatur (-3,5 °C) ließ den Anteil nicht- bzw. leichtgeschädigter Pflanzen nach sechsstündiger Einwirkung auf ein Minimum absinken. Die ohne Vorbehandlung dem Gefrierprozeß unterworfenen Versuchspflanzen reagierten bei begrenzter Expositionszeit stärker alternativ, Teilschäden wurden kaum beobachtet. Mit zunehmender Belastungsdauer verringerte sich der Anteil nicht- bzw. leichtgeschädigter Pflanzen ebenfalls mehr, als der Anteil totalgeschädigter Pflanzen zunahm (s. Abb. 4).

Bei makroskopischer Betrachtung der abgestorbenen Gewebe

teilgeschädigter Pflanzen wurde im Vergleich zu vollständig erfrorenen Pflanzen der Anschein erweckt, als seien erstere eher vertrocknet als direkt erfroren.

Auch die Inserierung der Partialschäden an den Pflanzen, die vornehmlich an den Spitzen der älteren Blätter ihren Anfang nahm, um sich dann weiter auszudehnen, spricht für diese Vermutung. Vollständig erfrorene Pflanzen hingegen ließen den typischen starken Wasseraustritt aus den Geweben nach Beendigung des Auftauprozesses erkennen, Vertrocknung trat erst sekundär als Folgeerscheinung auf.

Die Ergebnisse des vorliegenden Versuches, deren vergleichende Auswertung nach den Kriterien „Prozent überlebender Pflanzen“ und „Anteil nicht- bzw. leichtgeschädigter Pflanzen“, erharteten die bereits an anderer Stelle getroffene Feststellung, daß eine mechanische Auswertung der durch Frostwirkung entstandenen Schäden bei Maispflanzen auf der Grundlage eines einzigen Wertes („mittlere Schädigungsbonitur“) abgelehnt werden muß.

2. Die Beeinflussung des Schadbildes durch das Alter der Pflanzen

Entsprechend der Versuchsfrage wurde in Anlehnung an die in den Tab. 1—4 dargestellten Ergebnisse sowohl Expositionstemperatur als auch -dauer variiert.

Wie aus der Tab. 5 hervorgeht, beeinflusste die Temperatur von -2,5 °C die Überlebensrate auch nach vierstündiger Einwirkungsdauer nur geringfügig. Dagegen führte eine zweistündige Belastung bei -5 °C bereits zu starken Schäden. Die überlebenden Pflanzen der einzelnen Varianten wiesen nur in vereinzelten Fällen Partialschäden auf, was auf die im ganzen gesehen begrenzte Expositionsdauer zurückzuführen ist.

Unter Berücksichtigung der verschiedenen Prüfungstemperaturen ist die hohe Überlebensrate der Variante „spitzende Koeoptile“ beachtlich.

Mit beginnendem Wachstum der Laubblätter nimmt die Schädigung jedoch erheblich zu, die Differenzen zwischen den verschiedenen alten Pflanzen innerhalb des geprüften Bereiches sind nur noch gering. Der leichte Anstieg der Überlebensrate von der älteren zur jüngeren Pflanze ist möglicherweise mit dem stärker werdenden Einfluß des Endosperms in Verbindung zu bringen, wie auch das Verhalten der Varianten zur Zeit des Aufganges erkennen läßt. Zum Verhalten der Variante „spitzende Koeoptile“ kann man dem Boden, der die noch relativ tief liegende Zone des Vegetationskegels zur Zeit des

Tabelle 5. Der Anteil überlebender Pflanzen verschiedenen Alters unter Berücksichtigung von Expositionstemperatur und -dauer (in %).

Alter der Pflanzen Tage nach Aufgang	Expositionstemperatur						Mittel Pflanz.-Alter
	-2,0 °C		Mittel	-5,0 °C		Mittel	
	2 Std.	4 Std.		2 Std.	4 Std.		
21	100,0	88,2	94,1	7,0	10,3	8,6	51,4
14	92,8	74,7	83,8	16,8	5,5	11,2	47,4
7	100,0	91,7	95,8	29,7	20,0	24,8	60,4
während des Aufganges (spitz. Koeoptile)	97,2	100,0	98,6	86,2	75,0	80,6	89,6
Mittel	97,5	88,6	93,1	34,9	27,7	31,3	

GD 5% = 9,8 für HW Pflanzenalter
= 7,0 für HW Expositionstemperatur und -dauer
= 13,8 für WW Pflanzenalter × Expositionstemperatur

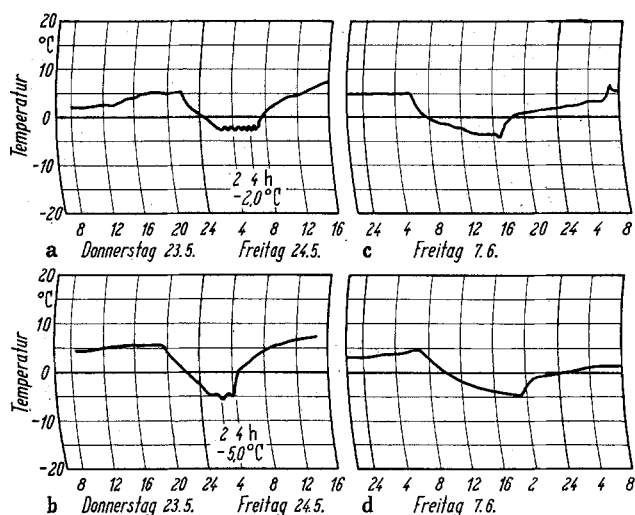


Abb. 5. Temperaturverlauf zur Untersuchung der Frostschädigung in Abhängigkeit vom Pflanzenalter a + b = s. Tab. 5; c + d = s. Tab. 6 und Tab. 7.

Aufgangs umgibt, eine gewisse Schutz- bzw. Isolationswirkung zuschreiben. Dadurch könnte eine Schädigung zeitweilig verhindert werden (s. Abb. 5).

In einem weiteren Versuch wurde unter Beibehaltung der Variation des Pflanzenalters die Expositionsdauer verlängert, die Dauer der Belastung betrug, vom Überschreiten des Gefrierpunktes an gerechnet, 10 Stunden.

Im jeweiligen Temperaturminimum verblieben die Pflanzen 5 Stunden. Zur Variante „spitzende Koleoptile“ muß bemerkt werden, daß das eigentliche Aufgangsstadium bereits überschritten und das erste Blatt sichtbar war. Nach den Ergebnissen, dargestellt in Tab. 6, unterscheidet sich die Überlebensrate der „jüngsten“ Pflanzen kaum mehr von den weiter entwickelten.

Aus den Differenzen in der Überlebensrate kann im Vergleich mit den in Tab. 5 aufgeführten Ergeb-

Tabelle 6. Der Anteil überlebender Pflanzen in Abhängigkeit von der Anzuchtdauer bei variiertter Belastungsintensität (in %).

Alter der Pflanzen Tage nach Aufgang	Temperaturminimum		Mittel Pflanz.-Alter
	-3,8 °C bis -4,2 °C	-4,8 °C bis -5,0 °C	
21	39,0	8,9	24,0
14	50,0	11,8	31,0
7	60,0	12,5	36,2
Sichtbarwerden des 1. Laubblattes nach erfolgtem Aufgang	58,1	26,1	42,1
Mittel-Expositionstemp.	51,8	14,8	

GD 5% = 13,3 für Pflanzenalter
= 9,5 für Expositionstemperatur

Tabelle 7. Der Anteil nicht- bzw. leichtgeschädigter Pflanzen in Abhängigkeit von der Anzuchtdauer bei variiertter Belastungsintensität (in %).

Alter der Pflanzen Tage nach Aufgang	Temperaturminimum		Mittel Pflanzen- Alter
	-3,8 °C bis -4,2 °C	-4,8 °C bis -5,0 °C	
21	14,6	1,8	8,2
14	22,6	4,1	13,4
7	30,8	4,2	17,5
Sichtbarwerden des 1. Laubblattes nach erfolgtem Aufgang	55,6	17,0	36,3
Mittel-Expositionstemp.	30,9	6,8	

GD 5% = 13,5 für HW Pflanzenalter
= 9,7 für HW Expositionstemperatur

nissen festgestellt werden, daß bei verlängerter Exposition die Unterschiede zwischen den verschiedenen alten Pflanzen weiter vermindert sind.

Der geringere Anstieg der Überlebensrate von der älteren zur jüngeren Pflanze ist wiederum zu erkennen. Signifikante Unterschiede sind nur zwischen den beiden extremen Varianten nachweisbar. Der Anteil nicht- bzw. leichtgeschädigter Pflanzen (Pflanzen der Schadbildklassen I und II), dargestellt in Tab. 7, läßt die Unterschiede zwischen den geprüften Varianten stärker in Erscheinung treten. Entsprechend der stärkeren Belastung sank der Anteil der Pflanzen der Schadbildklassen I und II bei den im Wachstum fortgeschrittenen Pflanzen relativ stärker.

3. Verhalten verschiedener Sorten und Hybriden nach Frosteinwirkung

Zu Beginn der Arbeiten wurden einige Maissorten der Institutskollektion auf ihre Resistenz gegenüber Frösten untersucht. Dabei ließ sich eine gewisse Variabilität beobachten. Es handelte sich dabei sowohl um Sorten als auch Hybriden, die den Convarietäten *vulgaris*, *dentiformis* und *aorista* angehören.

Dies deutet bereits darauf hin, daß weder Zuchtverfahren noch Herkunft und Körnerstruktur die Frostresistenz des Maises entscheidend prädestinieren.

Die in Tab. 8 dargestellten Ergebnisse der Untersuchung eines größeren Sortiments wurden nach Exposition unter verbesserten Prüfungsbedingungen, die sich auf insgesamt 12 Wiederholungen verteilten, gewonnen. Neben dem Prozentsatz abgestorbener Pflanzen (Schadbildklasse V), der die Grundlage für die fehlerstatistische Auswertung bildete, sind auch die prozentualen Häufigkeiten der übrigen Schadbildklassen wiedergegeben. Unter Berücksichtigung der mittleren Totschädigung von 35,3% differierten die Extremwerte zwischen 18,0% (Orla 232) und 52,5% (W 240). Diese Ergebnisse erhärten die eingangs genannten Beobachtungen. Eindeutig unterscheidet sich die Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Schadbildklassen. Der mittlere prozentuale Anteil der Pflanzen mit starker Frostschädigung (Schadbildklasse III) ist mit 6,9% nur sehr geringfügig, dagegen wurden leichte Schäden (Schadbildklasse II) wesentlich häufiger beobachtet (im Mittel des Versuches 30,9%).

Es liegt nahe, sortenspezifische Unterschiede hinsichtlich der Häufigkeit des Auftretens der verschiedenen Schadbildklassen anzunehmen. Vergleicht man beispielsweise die zwei im Hinblick auf die Überlebensrate stärker voneinander abweichenden Sorten bzw. Hybriden 'Mieszko' und 'WIR 25', so wird die stärker ausgeprägte alternative Reaktionsweise der Hybride 'WIR 25' gegenüber der Sorte 'Mieszko' deutlich. Auch einige rumänische Hybriden sind durch einen relativ geringen Anteil völlig ungeschädigter Pflanzen gekennzeichnet.

Die Schadbildklasse IV nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als in ihr die Pflanzen zusammengefaßt sind, die nach anfangs starker Sproßschädigung (alle sichtbaren Blätter nach dem Gefrieren abgestorben) durch Regenerationserscheinungen gekennzeichnet sind. Auch bei der Betrachtung des Auftretens dieser Schadbildklasse sind sortenspezifische Unterschiede denkbar (s. hierzu auch Tab. 9).

Die Eingruppierung der Pflanzen in die genannten Schadbildklassen nach der endgültigen Ausdifferenzierung der Schäden legte einen Vergleich dieser Werte mit denen, die unmittelbar nach Beendigung der Frosteinwirkung mittels der sogenannten „Vorbonitur“ gewonnen wurden, nahe.

Es sind daraus Rückschlüsse auf die Fähigkeit, erlittene Partialschäden besser oder schlechter zu überwinden, möglich.

In Tab. 9 sind auszugsweise die Differenzen zwischen den analogen Schadbildklassen der Vor- und endgültigen Bonitur wiedergegeben. Die aufgeführten Sorten bzw. Hybriden entsprechen den Extremen. Alle übrigen Varianten differieren nur geringfügig. Danach ist möglich, daß es sowohl Sorten bzw. Hybriden mit besserem Kompensationsvermögen für erlittene Partialschäden gibt als auch solche, bei denen die Frostwirkung eine längere negative Nachwirkung induziert. Es ist weiteren Versuchen vorbehalten, diese Reaktionsweise einer eingehenden Analyse zu unterziehen.

Ein Vergleich der Sortenreaktion läßt andererseits erkennen, daß zwischen unmittelbarer Frostwirkung und den zum späteren Zeitpunkt erfaßbaren Nachwirkungen kein kausaler Zusammenhang besteht.

D. Diskussion

Das durch Frosteinwirkung verursachte Schadbild an Keimpflanzen beim Mais wird in erheblichem Maße durch die Intensität der Belastung im Hinblick auf die Expositionstemperatur und deren Einwirkungsdauer geprägt. Dies gilt sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht. Nach den Versuchsergebnissen wird die Totalschädigung der Pflanzen durch die Überschreitung des spezifischen Temperaturminimums, in dessen Gefolge es zur Eisbildung in den Pflanzen kommt, verursacht. Das Verhalten ganzer Pflanzenbestände bzw. einer bestimmten Pflanzenzahl unter den Bedingungen des künstlichen Gefrierversuches ist durch die individuelle, variable Reaktion der Einzelpflanzen bedingt.

Tabelle 8. Ergebnisse der Frostresistenzprüfung mit Sorten und Hybriden.

Sorte bzw. Hybride	Herkunft	Prozentualer Anteil der Pflanzen in den Schadbildklassen				
		I	II	III	IV	V
1. Orla 232	Schweiz	30,0	38,5	8,5	5,0	18,0
2. Mieszko	Polen	21,0	41,0	12,0	8,0	18,0
3. Orla 280	Schweiz	28,0	36,0	12,0	3,0	21,0
4. HD 206	Rumänien	16,0	50,0	10,0	2,5	21,5
5. Orla 268	Schweiz	37,0	30,0	9,0	0,5	23,5
6. S 814	DDR	25,0	39,0	5,0	7,0	24,0
7. Pechmannova	CSSR	35,0	27,5	6,5	5,0	26,0
8. Ranni	UdSSR	27,5	39,0	3,5	4,0	26,0
9. Pioneer Gorski	UdSSR	30,0	32,0	6,0	4,0	28,0
10. HD 203	Rumänien	20,0	43,5	6,5	1,5	28,5
11. Strenzfelder	DDR	32,0	30,0	7,0	2,5	28,5
12. Stanowicka	Polen	34,5	25,0	6,5	4,5	29,5
13. Besentschukski	UdSSR	30,5	29,5	7,0	5,0	30,0
14. Sz 76	Ungarn	27,5	36,0	3,0	2,5	31,0
15. S 702	DDR	32,0	28,0	4,0	5,0	31,0
16. Sz 75	Ungarn	24,0	35,0	6,0	2,0	33,0
17. M 85-1	Rumänien	29,0	30,0	6,0	2,0	33,0
18. KC-3	USA	16,0	42,0	6,0	2,0	34,0
19. Zlota Gorecka	Polen	23,0	23,0	11,0	8,5	34,5
20. W 155	USA	24,0	32,0	6,0	3,5	34,5
21. Slavgorod 270	UdSSR	20,5	33,5	6,0	4,5	35,5
22. W 260	USA	20,5	35,0	4,0	4,5	36,0
23. HD 306	Rumänien	20,5	35,0	7,5	1,0	36,0
24. Mv 5	Ungarn	34,0	20,0	6,5	3,0	36,5
25. Dneprowski 56	UdSSR	28,0	25,0	5,5	5,0	36,5
26. S 820	DDR	25,0	27,0	7,0	4,0	37,0
27. Budyuska Krajava	CSSR	34,0	23,5	2,0	3,0	37,5
28. W 210	USA	14,0	34,0	9,0	5,5	37,5
29. KAZ	CSSR	29,5	22,5	5,0	5,5	37,5
30. Orla 254	Schweiz	25,0	27,0	8,0	2,0	38,0
31. HD 405	Rumänien	13,0	33,0	14,0	2,0	38,0
32. F 5	CSSR	25,0	22,0	7,0	7,0	39,0
33. HD 300	Rumänien	10,0	37,0	11,0	3,0	39,0
34. Orla 266	Schweiz	22,0	29,0	4,0	5,0	40,0
35. W 303	USA	28,0	24,0	4,0	4,0	40,0
36. Valticka × Hodominski	CSSR	22,0	28,0	6,5	3,5	40,0
37. Schindelmeiser	DDR	20,5	28,5	4,5	5,5	41,0
38. Hybrid Kollektive	UdSSR	9,0	37,0	8,0	4,5	41,5
39. Sz 71	Ungarn	20,5	27,5	5,5	5,5	42,0
40. Sz 70	Ungarn	15,0	31,0	8,0	3,5	42,5
41. Mahndorfer	DDR	18,5	27,5	6,0	5,0	43,0
42. W 265	USA	11,0	35,5	7,0	3,5	43,0
43. Ran Osmak	Bulgarien	10,0	28,0	13,0	4,0	45,0
44. HD 103	Rumänien	9,0	33,0	10,5	2,5	45,0
45. W 277	USA	15,0	28,0	7,0	3,5	46,5
46. Sz 74	Ungarn	13,0	33,0	5,5	2,0	46,5
47. WIR 25	UdSSR	32,0	11,0	5,0	4,5	47,5
48. W 240	USA	23,0	21,5	2,0	1,0	52,5
GD ₅ % = 13,7 für Einzelvergl. = 9,6 für Test gegen V.M.	V.M.	23,1	30,9	6,9	3,9	35,3

Tabelle 9. Differenzen zwischen den verschiedenen Schadbildklassen der Vor- und endgültigen Bonitur (in %).

(Bezugsbasis: endgültige Bonitur)

Sorte bzw. Hybride	Schadbildklasse			
	I	II	III	IV
1. Orla 280	+21,7	+19,4	+4,7	+3,2
2. Orla 268	+22,6	+11,5	+2,6	+0,0
3. W 210	+7,6	+12,0	+2,4	+4,9
4. Mieszko	+5,8	+10,3	+3,2	+3,9
5. F 5	+6,2	+6,0	+5,0	+8,0
6. S 814	+2,0	+5,6	+4,9	+8,3
7. Pechmannova	-12,6	-4,1	-3,2	-1,2
8. KC 3	-12,1	-5,0	-2,0	-2,0
9. HD 103	-12,5	-6,2	±0,0	-2,0
10. HD 206	-18,7	-6,5	±0,0	-0,5

Auf der Grundlage der Variabilität der Einzelpflanzen ist auch die Wirkung der Dauer der Belastung auf die Überlebensrate zu erklären, wobei geringfügige Standorteffekte das Ergebnis erheblich modifizieren können. Das gilt nicht nur für den Gefrier-

versuch, sondern dürfte auch für die Frostwirkung im Freiland zutreffen.

Aus den Vergleichen zwischen den prozentualen Anteilen der verschiedenen möglichen Schadbildsymptome in Abhängigkeit von der Expositionstemperatur und -dauer kann weiter abgeleitet werden, daß supraminimale Temperaturen zu stärkeren Partialschäden führen, die die Lebensfähigkeit der betroffenen Pflanzen zwar gefährden, jedoch zunächst nicht ernsthaft in Frage stellen. Das Ausmaß dieser Teilschäden wird im Gegensatz zur totalen Frostwirkung durch die Dauer beeinflusst und läßt quantitativ erfaßbare Unterschiede an der Einzelpflanze erwarten.

Die Verlängerung der Belastung bei supraminimalen Temperaturen kann die kürzere Exposition im Bereich der kritischen Temperatur, in deren Gefolge Eisbildung beobachtet wird, nicht ersetzen. Als Resistenzgrundlage für die Verhinderung der Eisbildung im Gewebe bzw. der ganzen Pflanze muß die Unterkühlbarkeit angenommen werden.

Die in den Sortimentsuntersuchungen gefundenen Unterschiede der Überlebensrate weisen danach die Fähigkeit zu stärkerer oder geringerer Unterkühlung aus, die sich über das Verhalten der größeren Zahl der Einzelpflanzen einer Sorte oder Hybride durchsetzt. Die Unterkühlung wird während der Exposition im kritischen Temperaturbereich verschieden schnell aufgehoben. Darin dürfte die Ursache der Dauerwirkung dieser Belastungsform zu suchen sein. Eine organspezifische Unterkühlbarkeit an den Einzelpflanzen ist denkbar, wird jedoch sehr wahrscheinlich von der Geschwindigkeit der Erniedrigung bis zur kritischen Temperatur abhängen. Die typische Alternativschädigung, die völlig gesunde neben totalgeschädigten Pflanzen beobachten läßt, spricht gegen eine ausgeprägtere Organspezifität der Unterkühlbarkeit.

Treten in stärkerem Maße Partialschäden auf, muß vermutet werden, daß es sich hierbei um andere Schadursachen handelt. Die als sogenannte „Abhärtung“ deklarierte Vorbehandlung bei etwas oberhalb des Gefrierpunktes liegenden Temperaturen verursachte bereits Schäden und addierte sich mit der Wirkung der nachfolgenden Frostexposition. Sie war besonders instruktiv im Prüfungsbereich von $-2,5^{\circ}\text{C}$ zu beobachten, ohne jedoch die weitere Lebensfähigkeit auszuschließen. Unter den genannten Versuchsbedingungen haben offensichtlich die zwei voneinander verschiedenen Wirkungsweisen niedriger Temperatur die Gesamtreaktion beeinflusst. Der physikalische Gefrierpunkt von $\pm 0^{\circ}\text{C}$ stellt sicher keine physiologische Grenze bei der Wirkung auf die Pflanze dar, nur werden Temperaturen oberhalb des Gefrierpunktes des Gewebes, also unter dem des physikalischen Nullpunktes intensiver wirken als solche, die geringfügig über dem Nullpunkt liegen. WARTENBERG (1929) bemerkt hierzu nach seinen Untersuchungen mit ebenfalls nicht eisbeständigen *Phaseolus*-Bohnen, daß es keinesfalls identisch ist, ob die Pflanzen schnell bei -4°C oder langsam bei -2°C oder $+2^{\circ}\text{C}$ zugrundegehen. Auch die Schadbildsymptome beim Mais nach Einwirkung supraminimaler Temperaturen stimmen weitgehend mit denen, die bei anderen thermophilen Pflanzen wie Gurken, *Phaseolus*-Bohnen (SPRANGER, 1941) und Kartoffeln (SCHAFFNIT und WILHELM, 1933) gefunden wurden,

überein. Als Schadursachen werden stoffwechselphysiologische und insonderheit Störungen im Wasserhaushalt der Pflanze oder der spezifischen Organe bzw. Gewebe angenommen.

Ob bei der Frostexposition junger Pflanzen des Mais der eine oder andere Prozeß der Schadbildentstehung wirksam ist, wird von der Intensität der Abkühlung (der Geschwindigkeit) und der Erreichung bzw. Dauer der kritischen, zur Eisbildung in der Pflanze führenden Temperatur abhängen. Gleichzeitiges Auftreten beider Schadursachen, sowohl unter natürlichen als auch experimentellen Bedingungen, ist in der Mehrzahl der Fälle anzunehmen.

Für die Durchführung von Frostversuchen an Keimpflanzen des Mais ergibt sich daraus die Konsequenz einer exakten Trennung von Frost- und eigentlichen Erfrierungsschäden. Die in der Tab. 8 dargestellten Ergebnisse der Reaktion von Sorten und Hybriden, nach Schadbildklassen geordnet, ermöglichen diese genauere physiologische Charakteristik des geprüften Materials. Sie läßt aber auch erkennen, daß sich die Rangfolge zwischen den Varianten ändert, je nachdem, ob der Anteil totalgeschädigter oder derjenige völlig ungeschädigter Pflanzen zugrundegelegt wird.

Die alleinige Schadbilddefinition nach Frosteinwirkung sagt aber nichts über die mögliche Beeinflussung des weiteren Wachstums, namentlich der teilgeschädigten Pflanzen, aus. Als Ausdruck besseren oder schlechteren Kompensations- bzw. Regenerationsvermögens sind spezifische Unterschiede zwischen genetisch variablem Material zu erwarten (s. Tab. 9), SIDOROW und ZUBKOWA (1958) nehmen dies ebenfalls an.

Die Tatsache, daß das Ergebnis von Frostversuchen durch die spezifische Konstitution der Pflanzen in bestimmten Grenzen beeinflusst wird, sollte bei der Versuchsdurchführung Beachtung finden. Ein noch möglicher Endospermeinfluß sollte auf jeden Fall ausgeschaltet werden, da das Endosperm selbst stärkeren Modifikationen, insbesondere durch Reife- und Erntebedingungen hervorgerufen, unterliegt. Zum anderen kann die aktive Reaktionsweise der Pflanzen verschleiert werden.

Andere Modifikationsursachen, wie die Beeinflussung der Turgeszenz der Pflanzen (MAYERL und RATH 1960), müssen gleichfalls vermieden werden.

Für die züchterische Bearbeitung des Problems der Frostresistenz bei Keimpflanzen des Mais ergeben sich drei Kriterien, die beachtet werden sollten:

1. Frosttod nach Eisbildung in der Pflanze.
2. Schädigung durch supraminimale Temperaturen unter dem physikalischen Gefrierpunkt.
3. Kompensation bzw. Regeneration der durch Frost verursachten Schäden.

Bei allen genannten Kriterien ist mit einer bestimmten Variationsbreite zu rechnen. Der wirkungsvollen Selektion sollte die Erforschung der möglichen Variabilität vorangehen. Sie wird nicht nur zur Einengung des selektionswürdigen Materials führen und die Effektivität der Selektion erhöhen, sondern darüber hinaus Rückschlüsse auf die Bedeutung der einzelnen Kriterien unter den natürlichen Anbaubedingungen zulassen.

E. Zusammenfassung

1. Mittels künstlicher Gefrierversuche im Tiefkühlgewächshaus in Bernburg wurden Untersuchungen über die Wirkung von Frosttemperaturen auf Jungpflanzen des Mais unter Berücksichtigung des thermophilen Charakters dieser Kulturpflanze vorgenommen.

2. Das Ausmaß der Schädigung wird durch die Intensität der Belastung in Abhängigkeit von der Expositionstemperatur und -dauer modifiziert und führt zu Schadbildsymptomen, die sich quantitativ und qualitativ voneinander trennen lassen. Eine Unterschreitung des kritischen Temperaturminimums, die Eisbildung im Gewebe zur Folge hat, führt in kürzester Zeit zum Tode des betroffenen Organs bzw. der ganzen Pflanze. Als Resistenzgrundlage wird die Unterkühlung angenommen. Kurzfristiges Abkühlen einer bestimmten Pflanzenzahl bis oder unter die kritische Temperatur läßt ausgeprägte Alternativschäden zwischen den Pflanzen bei begrenzter Einwirkungsdauer erwarten. Das Ergebnis wird durch das zufällige Verhalten der Einzelpflanzen innerhalb der gesamten Pflanzenzahl bestimmt. Die Exposition bei supraminimalen Frosttemperaturen kann Partialschäden an der Einzelpflanze zur Folge haben, deren Ausmaß entscheidend durch die spezifische Temperatur und die Belastungsdauer bestimmt wird. Der physikalische Gefrierpunkt (zum Unterschied des Gefrierpunktes des pflanzlichen Gewebes) stellt nach den Untersuchungen keinen physiologischen Grenzwert dar.

Für die genannten Wirkungsbereiche von Frosttemperaturen werden verschiedene physiologische Vorgänge angenommen.

3. Die Konstitution der Pflanzen (Pflanzenalter) modifiziert die Reaktion auf Frosttemperaturen. Eine mögliche Endospermwirkung sollte für die Untersuchung der Frostresistenz an Jungpflanzen beim Mais eliminiert werden.

4. Untersuchungen an einem größeren Sortiment verschiedener Sorten und Hybriden lassen eine gewisse Variabilität der Reaktion auf Frosteinwirkung erkennen.

5. Zur Methodik der Durchführung von Gefrierversuchen und für die züchterische Bearbeitung des Problems der Verringerung von Frostschäden am Mais werden drei Kriterien genannt, die mit der Frostwirkung in Zusammenhang stehen. Die verschiedenen physiologischen Ursachen müssen bei der züchterischen Bearbeitung beachtet werden.

Literatur

1. ÅBERG, E., and E. ÅKERBERG: Cold tolerance studies in maize grown under northern conditions. Kungl. Lantbr. Högskolans, Ann. 24, 477–494 (1958). — 2. ÅBERG, E.: Studier rörande Köldttolerans hos majs. Växtodling (Plant Husbandry) 11, 126–148 (1959). — 3. ANDREENKO, S. S., and F. M. KUPERMAN: Maisphysiologie (russ.). Unionsverlag Moskau 1959. — 4. BALURA, W. I.: Körnermais in der Nichtschwarzerdezone (russ.). Nachr. d. Landw. Wissensch. 6, 19–24 (1961). — 5. BÉLEHRÁDEK, J.: Temperature and living matter. Protoplasma Monographien Bd. 8, Berlin 1935. — 6. BECKER-DILLINGEN, J., and T. BARG: Arbeiten zur Gewinnung frost-

resistenter Tomatenformen. Der Züchter 24, 252–256 (1954). — 7. BUKASSOW, S. M.: Frostresistenz der Kartoffel (russ.). Arb. ü. angew. Botanik, Sel. u. Genetik 11, 3 (1932). — 8. DUNGAN, G. H.: Yield and bushel weight of corn grain as influenced by time of planting. J. Am. Soc. Agron. 36, 166–170 (1944). — 9. FENAROLI, L.: Technical problems of corn growing in Italy. Euphytica 7, 228–236 (1958). — 10. FIRBAS, H.: Betrachtungen zum Problem der Frostresistenzzüchtung von Tomaten. Der Züchter 30, 1–2 (1960). — 11. FIRBAS, H., und H. ROSS: Züchtung auf Frostresistenz bei der Kartoffel. I. Über die Frostresistenz des Laubes von Wildarten und Primitivformen der Kartoffel und ihre Beziehung zur Höhenlage des Artareals. Z. f. Pflanzenzüchtg. 45, 259–298 (1961). — 12. FIRBAS, H., und H. ROSS: Züchtung auf Frostresistenz bei der Kartoffel. II. Über die Frostresistenz der Knolle und ihre Beziehung zur Frostresistenz des Laubes. Z. f. Pflanzenzüchtg. 47, 51–66 (1962). — 13. HOLBERT, J. R., and W. L. BURLISON: Studies of cold resistance and susceptibility in corn. Phytopath. 19, 105–106 (1929). — 14. ILJIN, W. S.: The point of death of plants at low temperature. Zapiski (Bull. Assoc. Russe, Roch. Sci. Pri-gue, Sect. Sci, Nat. et Math.) 1 (VI) 135–160 (1934). — 15. JEMELJANOW, L.: Für eine Vergrößerung der Maisproduktion in den Ländern des sozialistischen Lagers. Intern. Z. der Landw. Nr. 2, 171–183 (1957). — 16. KORNILOW, A. A.: Über die Methodik der Maiszüchtung auf Kälteresistenz (russ.). Sel. und Samenbau 22, 3–7 (1957a). — 17. KORNILOW, A. A.: Kältewiderstandsfähigkeit und Abhärtung bei Maispflanzen (russ.). Dokl. Akad. N. UdSSR 114, 1116–1119 (1957b). — 18. LEWITT, J.: Frost Killing and Hardiness of Plants. Burgess Publishing Co., Minneapolis, 1941. — 19. LEWITT, J.: Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforsch. Bd. VIII, Physiologie des Protoplasmas, 6. Frost, drought and heat resistance. Springer-Verlag, Wien 1958. — 20. LUYET, B. J., and P. M. GEHENIO: The mechanism of injury and death by low temperature. A review. Biodynamica 3 (60), 33–99 (1940). — 21. MAYERL, F., und F. KNEISSL: Die Kälteresistenz bei Maisjungpflanzen. Mitt. d. Saatzucht- u. Versuchsanstalt Gleisdorf, Steiermark, H. 3 (1958). — 22. MAYERL, F., und J. RATH: Beiträge zur Züchtung von Mais auf Kältetoleranz. Mitt. d. Saatz.- u. Versuchsanst. Gleisdorf, Steiermark, H. 4, 1–19 (1960). — 23. MENERET, G., et R. DE LARAMBERGUE: Maishybrides III. Region de l'Est-Central. Bulletin technique d'Information, Paris Nr. 105, 720–726 (1955). — 24. PERLOWA, R. L.: Die biol. Besonderheiten der verschiedenen Kartoffelarten im West-Pamir. Sowjetwissenschaft, Naturw. Beiträge, H. 12, 1300–1324 (1957). — 25. RASUMOW, W. N.: Die Frostresistenz einiger Kartoffelarten (russ.). Arb. ü. angew. Bot., Genet. u. Selektion, Sect. III, 6 (1935). — 26. SCARTH, G. W.: Cell physiological studies of frostresistance. A review. New Phytolog. 43, 1–12 (1944). — 27. SCHAFFNIT, E., und F. WILHELM: Kühlversuche mit verschiedenen ernährten Pflanzen und Untersuchungen über deren Stoffwechselphysiologie. Phytopath. Zeitschr. 5, 505–566 (1933). — 28. SCHMID, K.: Zur Frage der Frostresistenz der Tabakpflanzen. Dtsch. Tabakbau Nr. 12, 13–15 (1957). — 29. SEEMANN, J.: Über die Bedeutung der Unterkühlung für die Selektion frostresistenter Bohnenpflanzen. Der Züchter 14, 258–264 (1942). — 30. SELLSCHOP, P. F., and S. C. SALMON: The influence of chilling above the freezing point on certain crop plants. Journ. Agr. Res. 37, 315 bis 338 (1928). — 31. SIDOROW, F. F., und S. V. ZUBKOWA: Beschreibungen der Kälte- und Frostresistenz des Mais-sortiments (russ.). Bull. All.-Unions-Inst. Pl.-Ind. Leningrad Nr. 4, 10–22 (1958). — 32. SHAW, R. H.: Leaf and air temperatures under freezing conditions. Plant. Physiol. 29, 102–104 (1954). — 33. SPRANGER, E.: Das Erfrieren der Pflanzen über 0 °C mit besonderer Berücksichtigung der Warmhauspflanzen. Gartenbauwiss. 16, 90–128 (1941). — 34. WARTENBERG, H.: Über primäre und sekundäre Kälteresistenz bei Bohnensippen. Planta 7, 347–381 (1929). — 35. STELZNER, G.: Künstliche Selektionsmethoden zur Züchtung frostharter Kartoffeln. Der Züchter 10, 271–275 (1938).