

Früher Frühling – früher Herbst?

Beobachtungen und Reflexionen zur Herbstphänologie

Jürg Röthlisberger

The analysis of a great number of observations of autumnal phenology (90 907 records) reveals a rather diverse picture. Due to climate change and rising temperatures late-summer blossoming plants tend to bloom earlier. However, the few species which are true autumn-blossoming plants (*Colchicum*, *Hedera*) do not appear to change their seasonal timing. The leaf-fall of deciduous trees is much more influenced by local conditions than general weather phenomena. Within one species the end of the leaf-fall period is usually more clearly defined than the onset of the colouring of the leaves, which varies a lot more. Observations of these phenomena made in the 1980s might have contributed to the coining of the new term “forest blight”.

Keywords: Blattseneszenz, Herbst-index, Vernalisation, autumnal flowering, phenological methods

Adresse des Autors:

Jürg Röthlisberger
Röthliberg 52
6330 Cham / Schweiz
roethlisbergercham@bluewin.ch

Angenommen: 6. Mai 2010

DOI

<https://doi.org/10.12685/bauhinia.1670>

Das erste Veilchen wird viel häufiger besungen als die Blüte des Heidekrauts (*Calluna vulgaris*), des Efeus (*Hedera helix*) und der Herbstzeitlosen (*Colchicum autumnale*). Die Grundaussage der Frühlingsphänologie ist durch eine Vielzahl von Studien und durch zahlreiche meist ehrenamtliche Beobachter (RÖTHLISBERGER 1997, 2001, 2002) immer stichhaltiger dokumentiert: Die allgemeine Klimaerwärmung führt in Mittel- und Nordeuropa zu einer Verfrühung nahezu aller Phänophasen des ersten Halbjahres (DEFILA & CLOT 2005). Die phänologischen Prozesse dieser Pflanzen werden ausser von der Temperatur von zahlreichen weiteren Faktoren gesteuert, indem sie sich beispielsweise nach der Tageslänge orientieren (SONNEWALD 2008).

Im Herbst präsentiert sich jedoch die Situation viel komplexer. Aufgrund von etwas mehr als 10 Jahren Beobachtungserfahrung erscheinen drei Hypothesen möglich: **(1)** Die Klimaerwärmung führt zu einer Verlängerung der Vegetationszeit. Bioökonomisch wirken sich nicht nur frühere Phänophasen im ersten Halbjahr positiv aus, sondern auch eine Verlängerung der biologischen Aktivität weiter in den Herbst hinein. **(2)** Die biologischen Vorgänge im Herbst – insbesondere der Laubfall – sind primär endogen bedingt. Wenn die Bäume früher austreiben können, werden auch die Prozesse zur Vergilbung der Blätter früher einsetzen, was die Phänophasen im Herbst verfrüht; die ganze Vegetationszeit verlängert sich also nicht, sie verlagert sich bloss innerhalb des Jahres. Man könnte postulieren, die Alterungsprozesse verlaufen bei erhöhter Temperatur schneller; dann würde sich die Vegetationszeit durch die allgemeine Klimaerwärmung sogar verkürzen. **(3)** Herbst- und Frühjahrsphänophasen entwickeln sich mehr oder weniger unabhängig voneinander. Dies ist eine auf den ersten Blick plausible, aber im Grunde genommen absurde Hypothese, da ja bei den meisten Pflanzen und wechselwarmen Tieren der Hauptteil der biolo-

gischen Aktivität zwischen den Frühjahrs- und den Herbst-Phänophasen stattfindet und diese sich entsprechend gegenseitig beeinflussen.

Auswahl der untersuchten Arten

Die für die Frühlingsphänologie gültigen Auswahlkriterien (siehe z.B. RÖTHLISBERGER 2002, BRÜGGER & VASSELLA 2003) gelten grundsätzlich auch bei der Suche nach geeigneten Arten für die Herbstphänologie, indem eine «ideale» Phänologiepflanze vor allem folgende fünf Eigenschaften aufweist: **(1)** Klar abgegrenzte und eindeutig definierbare Phänophasen: Blüte, Frucht-reife, Blattverfärbung, Laubfall usw. **(2)** Einigermassen häufiges Vorkommen über viele Höhenstufen und Regionen. **(3)** Im Gelände leicht kenntlich und mit den Nachbararten nicht durch Bastarde und Zwischenformen verbunden. **(4)** In der zeitlichen Abfolge und Ausprägung der Phänophasen primär von der Temperatur und von der Tageslänge abhängig, möglichst wenig von anderen ökologischen Faktoren (z.B. Niederschlag, Wind, Schadinsekten, pH-Wert des Bodens usw.). **(5)** Rekonstruktion der Phänophasen auch bei Herbarpräparaten und Bildmaterial möglich.

Die «ideale» Herbstphänologie-Pflanze gibt es jedoch nicht. Alle nachstehend angeführten Beispiele erfüllen die genannten Kriterien höchstens in Annäherung.

Methoden

Nur teilweise konnte ich mich an BRÜGGER & VASSELLA (2003) orientieren, da ich zum Zeitpunkt ihrer Publikation schon sieben Beobachtungsjahre mit der zu einem guten Teil selber entwickelten Prozentmethode durchlaufen hatte. Dies wurde in einem Vortrag am 9. Schweizerischen Phänologietag in Zug dargestellt und begründet (25. Oktober 2008, Zusammenfassung in RÖTHLISBERGER 2008).

Am aussichtsreichsten scheint mir immer noch die Direktprotokollierung mit möglichst langjährigen Beobachtern und gleichem Beobachtungsmaterial (siehe z.B. DEFILA 1992, VASSELLA 1997, UEHLINGER 2001, BRÜGGER & VASSELLA 2003).

Grundsätzlich wurden Beobachtungen aus der ganzen Schweiz protokolliert und in die Dateien aufgenommen. Durch meinen Wohnort ergab sich aber ein deutlicher Schwerpunkt auf den Kanton Zug und seine nähere Umgebung. Ein Grossteil der Informationen stammt aus dem Bereich der Koordinaten von 665 bis 690 und von 210 bis 247 und aus Höhen von 370 bis 1200 m ü. M. Soweit nichts anderes angegeben, wurden für Durchschnitte und Extremwerte nur Beobachtungen aus dem Mittelland und den Nordalpen verwendet.

In meinen Untersuchungen gilt eine Blüte als geöffnet, sobald sich ihr Schauapparat entfaltet hat und die inneren Blütenorgane in artspezifischer Weise sichtbar werden. Die eigentliche

Blühphase dauert bis zum Erschlaffen der Blütenhülle und dem Ende der Pollenausstreung. 100% Blüte dokumentieren den maximalen Anteil an geöffneten Blüten; 100% Blüte bedeuten in den seltensten Fällen die Öffnung sämtlicher Blüten, sondern jenes Stadium, in welchem sich die Zahl noch nicht geöffneten und schon verwelkter Blüten einigermaßen die Waage halten. Vorher und nachher wird der Blühanteil in % der vermuteten Maximalblüte geschätzt. Eine vereinzelte geöffnete Blüte wird mit mindestens 1% bezeichnet, auch wenn sie, verglichen mit dem Gesamtbestand, einen viel kleineren Bruchteil ausmacht. Um einzelnen Extremwerten nicht zu viel Gewicht zu verleihen, habe ich bei häufigeren Pflanzen oft auch mit dem fünfmaligen Aufblühen oder der fünfmaligen Vollblüte an geographisch verschiedenen Standorten gearbeitet.

Um das Ausmass von Blattverfärbung und Blattfall quantifizieren zu können, habe ich einen «Herbstindex» konzipiert; er entspricht den Stadien 91 bis 97 der BBCH-Skala (HACK et al 1992). Zum Prozentsatz vollgrüner Blätter wird der halbe Prozentsatz verfärbter Blätter gezählt (unabhängig davon, ob noch hellgrün, gelb oder gelbbraun), während die abgestorbenen bzw. abgefallenen Blätter mit 0 bewertet werden. So beginnt jeder Baum mit 100 und erreicht mit dem Abschluss der Blattseneszenz den Wert 0. «Beginn der Blattverfärbung» im Sinne von BRÜGGER & VASSELLA (2003) entspricht etwa einem Index von 80, «allgemeine Blattverfärbung» einem solchen von etwa 30, und der «allgemeine Blattfall» wird zirka bei Index 20 erreicht.

Bei den Ergebnissen der Holzpflanzen handelt es sich zum grösseren Teil um Durchschnitte von kleinen Gruppen. Diese Durchschnitte wurden als Gesamteindruck ermittelt und nicht auf rechnerischem Weg (Einzelabschätzungen mit anschließender Division durch die Zahl der Individuen). Mit der gewählten Methode erhielten grosse und kräftige Individuen also mehr Gewicht. Nur die Zuger Beobachtungen an hochwüchsigen Bäumen (insbesondere *Fagus*, *Acer*, *Aesculus*, *Juglans*, *Betula*, *Fraxinus*, *Larix*, *Quercus*, *Tilia*) betreffen überwiegend Einzelindividuen, so dass sich ihre Variationen in den Phänophasen als echte Reaktionen eines genetisch unveränderten Individuums interpretieren lassen.

Bei den Kräutern führt nur ein Überwiegen der vegetativen Vermehrung lokal zu genetisch einigermaßen einheitlichen Beständen. In dieser Untersuchung sind es: Schmalblättriges Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*), Wasserdost (*Eupatorium cannabinum*), Staudenknöterich (*Reynoutria cuspidata* s.l.), neophytische Goldruten (*Solidago canadensis* und *S. gigantea*). Bei vielen anderen untersuchten Spätblühern dominieren genetische Veränderungen durch Zufälle und Selektion; es sind dies Heidekraut (*Calluna vulgaris*), Silberdistel (*Carlina acaulis*), Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*), gefranste Enziane (ganze Gattung *Gentianella*), Rührmichnichtan (*Impatiens noli-tangere*), Mauerlattich (*Mycelis muralis*), Purpurlattich (*Prenanthes purpurea*), Wilde Goldrute (*Solidago virgaurea*), Mais (*Zea mays*).



Abb. 1: Herbstfärbung der Buche (*Fagus sylvatica*) in der Landschaft. Es erscheint fast unmöglich, bei alten Fotografien den genauen Herbstzustand zu rekonstruieren.

Die Anwendung anderer zeitlich weiter zurückreichender Methoden hat sich als nicht praktikabel erwiesen. Der Versuch, aus Herbarbelegen den Zustand der Herbstfärbung zu eruieren, bleibt wohl auf lange Zeit aussichtslos, und die Farbveränderungen alten Filmmaterials verunmöglichen eine Rekonstruktion der Phänophasen mittels Fotografien (Abb. 1). Selbst die Intensivmethoden mit phänologischen Gärten (SCHNELLE 1981) oder gar mit normierten Klimakammern (GUGERLI 2001) haben die Schwierigkeiten bis jetzt nicht gelöst.

Veränderungen der Phänologie der Herbstblüher

Der wohlbekannte und durch die BBCH-Skala (LANCASHIRE et al. 1991, HACK et al. 1992) codierte Lebenszyklus der Pflanze beginnt mit der Keimung, gefolgt von der Entwicklung der Sprosse und Wurzeln sowie der Bildung und Entfaltung der Blätter. Erst wenn diese durch die Photosynthese genügend Energie gewonnen haben, entwickeln sich Blüten und Früchte. Bei einjährigen Pflanzen lässt sich diese Reihenfolge grundsätzlich nicht umkehren. Durch Verlängerung der vegetativen Phase mit später Blütezeit können zwar mehr Nährstoffe gesammelt werden; aber in unserem Klima bleibt entsprechend weniger Zeit für Blüte und Fruchtbildung bis zum herbstlichen Kälteeinbruch.

Mehrjährige Pflanzen haben prinzipiell die Möglichkeit, die Winterruhe in einer beliebigen Phase des Entwicklungszyklus einzuschalten. Nur zwei Herbstblüher unserer einheimischen Flora sind diesbezüglich Sonderfälle und schliessen die Frucht-reife erst im Jahr nach der Blüte ab: die Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*) und der Efeu (*Hedera helix*) (Abb. 2).

Von den in der Zwiebel gespeicherten Reservestoffen des Frühjahres angetrieben, erscheint ungefähr ab Mitte August wie aus dem Nichts der obere Teil der grossen, lilaroten Blüten der **Herbstzeitlosen**. Der Fruchtknoten bleibt unter dem Boden in der Zwiebel versteckt. Wer eine vorher unbekannte kleine Gruppe von Blüten sieht, weiss in der Regel nicht, ob es sich um die ersten Vorläufer, um eine kleine Population in Vollblüte oder um wenige Nachzügler einer viel grösseren Population handelt. Im Vorfrühling erscheinen die zuerst fast senkrecht gestellten Blätter, und aus den längst befruchteten Samenanlagen entwickelt sich eine Frucht, welche ungefähr Ende April/Anfang Mai über den Boden emporgehoben wird. Nachdem sich die Frucht geöffnet hat und die Samen ausgestreut sind, beginnen alle oberirdischen Teile zu vergilben und zu verwelken. Erst im Spätsommer werden die Pflanzen wieder sichtbar.

Für die vorliegende Untersuchung standen 1585 Einzelbeobachtungen zur Verfügung. Davon wurden 44 aus Herbarbelegen rekonstruiert; die meisten anderen sind Feldnotizen aus den Jahren 1997–2009. Die Beobachtungsorte erstreckten sich über Meereshöhen von 300 bis 1775 m ü. M. Aufgrund der vorliegenden Daten entspricht die Herbstzeitlose in Bezug auf die Blüte einer Lang-Kurztagepflanze im Sinne von SONNEWALD

(2008). Sie beginnt auszutreiben, sobald die Tage im Spätsommer merklich kürzer werden. Mit den Extremfrühwerten 4. August 1899 und 1923, 5. August 2003 sowie 6. August 1998 streut der Beginn der Blühphase relativ wenig; später Blühbeginn am 29. August 2001, am 30. August 2004 und vor allem nach einem total verregneten Vormonat erst am 5. September 2006. In ähnlichen Bereichen bewegt sich die Streuung, wenn – um Extremwerte auszuschliessen – das Aufblühen an mindestens 5 verschiedenen Orten als Kriterium genommen wird oder das unabhängige fünfmalige Erreichen der Vollblüte (Abb. 3). Nach den ersten Frösten – in höheren Lagen also relativ bald – geht die Blühphase zu Ende. In tieferen Lagen habe ich aber immer wieder späte Einzelblüten beobachtet (Extremwerte 9. Dezember 2008, 12. Dezember 2005 und 6. Januar 2008), die letzten Blüten meist auffallend hell und mit kleinen geraden Perigonblättern.

Der Herbarbeleg einer blühenden Pflanze vom 27. Februar 1913 am Walenstadterberg/SG bildet die Überleitung zu den seltenen meist vereinzelt Blüten im Frühling, welche in den Herbarien wohl übervertreten sind. Das Herbarium Zürich besitzt insgesamt sechs solcher Belege aus verschiedensten Landesgegenden vom 12. März bis zum 16. Mai. Früher wurde den Frühjahrsblüten gelegentlich ein selbständiger systematischer Wert zugebilligt (*Colchicum autumnale* L. var. *vernum* SCHRANK). Isoliert steht im Zürcher Herbar die Dokumentation eines grösseren Bestandes vom 18. Februar 1934: «Am Linthdamm, oberhalb Benken, nasser Lehm Boden, Molinietum, künstlicher Flussdamm, ca. 100 Exemplare, nur an dieser Stelle beobachtet. Die Blüten stechen (wie Soldanellen) durch die Schneeflecken. J. Bär.» Hingewiesen sei noch auf die seltene Missbildung von Einzelblüten mit meist auffallend schmalen Perigonblättern innerhalb einer grünen vitalen Blattrosette (in Zürich vier Herbarbelege von 1893 bis 1953, alle vom Spätfrühling).

Im generativen Bereich besitzt der **Efeu** einen ähnlichen Rhythmus wie die Herbstzeitlose. 3346 Einzelbeobachtungen verteilen sich allerdings nur von 197 bis 1010 m ü. M., weil die immergrüne Pflanze extreme winterliche Kälte schlecht erträgt. Die grossen Kletterpflanzen bleiben über das ganze Jahr optisch präsent; so gibt es bei mehrjährigen Beobachtungsreihen keine Zweifel über die genetische Identität der Untersuchungsobjekte. Die Streubreite des Blühbeginns auf der Alpennordseite ist etwas geringer als bei der Herbstzeitlosen: frühestens 12. August 2007, 14. August 2009, 18. August 2003; spätestens 31. August 2001, 1. September 1999, 7. September 2006, wiederum ein sehr deutlicher Hinweis auf eine Lang-Kurztagepflanze.

Der weitere Verlauf des Lebenszyklus zeigt grosse Variabilität. Entsprechend stärker wird dann die Streuung für das fünfmalige Erreichen der Maximalblüte (Abb. 4); ein geringer Regenguss genügt, um die hinfälligen Perigonblätter und Staubblätter zum Verschwinden zu bringen; wenige milde Herbsttage lassen aber wiederum zahlreiche weitere Dolden aufblühen. Häufig bereitet



Abb. 2: Blüte des Efeus (*Heder helix*).

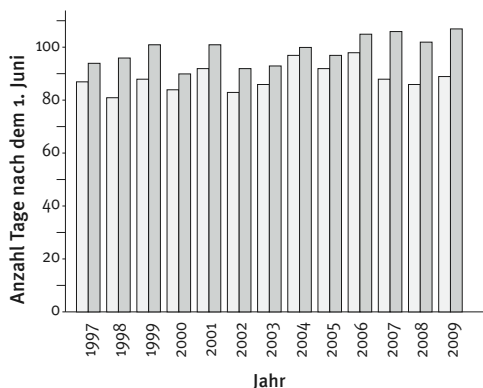


Abb. 3

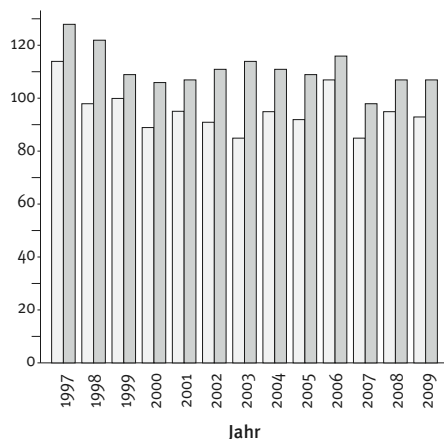
Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*)

Abb. 4

Efeu (*Hedera helix*)

- Aufblühen
- Vollblüte

Abb. 3: Mindestens fünfmaliges Aufblühen resp. Erreichen der Vollblüte der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*) 1997–2009.

Abb. 4: Mindestens fünfmaliges Aufblühen resp. Erreichen der Vollblüte des Efeus (*Hedera helix*) 1997–2009.

es Mühe, das Blühmaximum genau einzuschätzen und richtig zu datieren. Die Vollblüte der zentralen Hauptdolden wurde bei einem rasch nachfolgenden Kälteeinbruch als Hauptblüte betrachtet. In anderen Jahren bleibt das Wetter aber freundlich, womit sich die Hauptblütezeit und das Blühmaximum verspäten. Die frei lebenden Efeu-Wildformen verfügen noch über einen zweiten Mechanismus zur Limitierung der Blüte: Schon bald nach der Bestäubung beginnen die Früchte zu wachsen, was den Nebendolden die Lebenskraft entzieht. Der Anteil der ungeöffnet abfallenden Blütenknospen und der später doch noch aufblühenden Seitendolden ist stark witterungsabhängig und lässt sich zu Beginn der Blühphase kaum voraussagen.

Anders ist die Situation bei vielen Efeu-Gartenformen (f. *arborescens*): Neben der geringeren Kletterleistung mit entsprechend tief stehenden Blütendolden ist meist auch der Fruchtansatz reduziert, so dass die Seitendolden viel weniger beeinträchtigt werden. In milden Jahren ist voll blühender Garten-Efeu im November keine Seltenheit. Ohne frühe scharfe Fröste kann er sich bis weit in den Winter hinein halten (Extremwerte 2. Januar 2006, 3. Januar 2008, 11. Januar 2005).

Die Reifung der Beeren erfolgt beim Wild-Efeu sprunghaft, in ersten Ansätzen oft wenige Wochen nach der Blüte, aber an der gleichen Pflanze trotzdem als Vollreife erst im Frühling. Auch hier gibt es nochmals eine Selektion zu Lasten der schwächeren Dolden. In meinen Dateien besitze ich keine einzige Angabe über Frühjahrsblüte des Efeus; hingegen habe ich mehrere solcher Herbarbelege gefunden. Da die gleichen Bogen aber auch reife Früchte enthalten, besteht die Unsicherheit, ob der ursprünglich im Frühjahr gesammelte Beleg nachträglich mit einem blühenden Zweig ergänzt worden war, ohne dies beim Datum zu vermerken.

Der dritte gut dokumentierte Spätblüher ist das **Heidekraut** (*Calluna vulgaris*). Die ausführliche blütenbiologische Abhand-

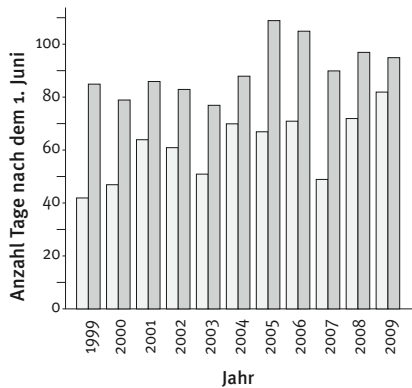


Abb. 5
Heidekraut (*Calluna vulgaris*)

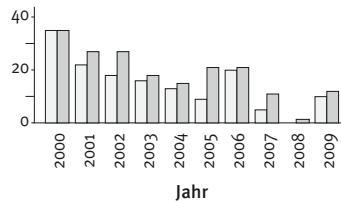


Abb. 6
Mauerlattich (*Myelis muralis*)

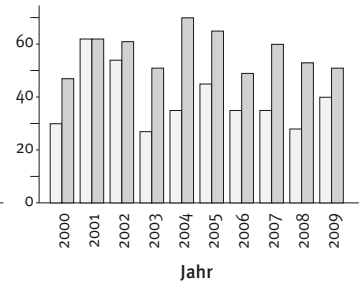


Abb. 7
Purpurlattich (*Prenanthes purpurea*)

lung von NORDHAGEN (1937) bestätigt hier ein nahezu vollständiges Ausreifen und Ausstreuen der Samen noch im laufenden Jahr. Trotz 1025 Einzelbeobachtungen in verschiedensten Höhenstufen (Extremwerte 205 m bis 2335 m) zeigt sich keinerlei Korrelation zwischen Blühbeginn und Höhe über Meer. Die drei Jahre mit den frühesten Beobachtungen waren 2003 im extrem heissen Frühsommer am 22. Juni (1675 m ü. M., Göscheneralp/UR), am 12. Juli 1999 (1020 m ü. M., Zugerberg/ZG) sowie am 13. Juli 2000 (405 m ü. M., Biasca/TI). Das liegt fast im gleichen Rahmen wie die frühesten im Herbarium Zürich vorgefundenen eindeutig blühenden Belege: 4. Juli 1897 und 14. Juli 1895 (Katzensee/ZH), 8. Juli 1905 in Vollblüte (bei La Bâtiaz, Martigny), 15. Juli 1865 (Schloss Beroldingen, Seelisberg/UR) sowie 17. Juli 1906 (Gufelstock/GL). Die hier stärkere Streuung lässt sich auch an einem Einzelbestand bestätigen, welcher seit 1999 alljährlich dokumentiert wird (975 m ü. M., Zugerberg, Koordinaten 683 680/222 050, Abb. 5). Die komplexe Blühabfolge (NORDHAGEN 1937) führt in der Regel nach 2 bis 4 Wochen zur Vollblüte mit einem Schauapparat, der von den viel längeren und auffälligen Kelchblättern gebildet wird. Diese charakteristische Entwicklung während und nach der Blütezeit ermöglicht auch bei Herbarpräparaten eine relativ gute Interpretation des Blühzustandes (insgesamt 127 untersuchte Herbarbelege).

Einige Wochen früher würde eine breitere Artenauswahl zur Verfügung stehen, welche aber als Sommerblüher anzusehen sind. Über grössere Datensammlungen verfüge ich bei Mauerlattich (*Myelis muralis*), Purpurlattich (*Prenanthes purpurea*), Fuchs-Kreuzkraut (*Senecio ovatus*), Goldruten (*Solidago virgaurea*, *gigantea* und *canadensis*), Wasserdost (*Eupatorium cannabinum*), Schmalblättriges Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*), Rührmichnichtan (*Impatiens noli-tangere*) und Mais (*Zea mays*). Sie alle erfüllen in Bezug auf das Blühverhalten die eingangs genannten Kriterien für eine ideale Phänologiepflanze ziemlich

Abb. 5: Über 11 Jahre beobachtetes Aufblühen resp. Vollblüte des stets gleichen Heidekraut-Bestandes (*Calluna vulgaris*) 1999–2009.

Abb. 6: Mindestens fünfmaliges Aufblühen resp. Vollblüte des Mauerlattichs (*Myelis muralis*) 2000–2009.

Abb. 7: Mindestens fünfmaliges Aufblühen resp. Vollblüte des Purpurlattichs (*Prenanthes purpurea*) 2000–2009.



Abb. 8: Starke Ansätze zu sequenzieller Blattseneszenz bei einer als Parkbaum gepflanzten Platane (*Platanus hybridus*).

Bis in den September hinein mindestens teilweiser Ersatz der vergilbten und abgefallenen Blätter.

Arten mit sequenzieller Blattseneszenz sind für die Prozentabschätzung der Herbstphänophasen ungeeignet.

gut. Eher in höheren Lagen würden sich auch verschiedene Enzianarten eignen, beispielsweise Schwalbenwurz-Enzian (*Gentiana asclepiadea*), Purpur-Enzian (*Gentiana purpurea*) sowie fast alle zur Gattung *Gentianella* gehörenden Arten (gefranzte Enziane um *G. ciliata*, *G. campestris* und *G. germanica*). Viele dieser Arten zeigen in warmen Jahren sehr schön die Verfrühungstendenz im Sinne von Hypothese 2, beispielsweise der **Mauerlattich** (Abb. 6), kaum hingegen der **Purpurlattich** (Abb. 7) (siehe auch RUTISHAUSER 2008, RÖTHLISBERGER 2008, DEFILA 2008).

Blattseneszenz

Zusammenfassende Darstellungen zur Physiologie der herbstlichen Blattverfärbung finden sich u.a. bei LARCHER (2001), WEILER (2002) und SONNEWALD (2008). Es wird unterschieden zwischen einer sequenziellen und einer synchronen Seneszenz. Im ersten Fall verfärben sich nur die ältesten Blätter, und häufig wird ein Teil der Abbauprodukte für den Aufbau neuer Blätter verwendet. Die eigentliche Herbstfärbung ist eine synchrone Seneszenz, welche alle Blätter gleichzeitig erfasst. In der Praxis vermischen sich die beiden Formen, wie bei einzelnen Arten kommentiert wird (Abb. 8).

Die präsentierten und erläuterten Seneszenz-Phänophasen sind vom Aufwand her das Kernstück der vorliegenden Arbeit. Trotzdem bin ich bei der Interpretation bis jetzt nicht über punktuelle Vermutungen hinausgekommen, eine Situation, die auch in der Literatur vielerorts ihren Niederschlag findet (siehe z.B. ADDICOTT 1968, LARCHER 2001, DEFILA 2008).

Buche (*Fagus sylvatica*)

Die mit 11 925 Einzeldaten (1997–2009) am besten repräsentierte Buche verfügt über einige Eigenschaften der idealen Phänologiepflanze: häufig von den Tieflagen bis rund 1200 m ü. M., leicht kenntlich, spektakuläre Herbstfärbung, klarer Abschluss der Seneszenz. Ausgeklammert blieben alle Zierformen.

Die Blattverfärbung erfolgt innerhalb des Individuums ziemlich synchron; die von LARCHER (2001) beschriebene räumliche Sukzedenz findet sich in meinen Untersuchungen höchstens ansatzweise. Deutliche Verspätungen in Blattverfärbung und Laubfall zeigen manchmal Regenerationstrieb aus Baumstümpfen sowie heckenartig geschnittene Waldrandexemplare. Bisweilen kommt es auch vor, dass einzelne zwei- bis zehnjährige Jungpflanzen noch fast grün dastehen, während ihre gleich grossen Nachbarn schon völlig entlaubt sind. Lokale Wirbel von Herbststürmen können auch die noch wenig verfärbten und im Extremfall sogar die voll grünen Blätter von den Bäumen reissen, während unter windarmen Bedingungen ein Grossteil der Blätter auch nach dem vollständigen Absterben hängen bleibt, bei gewissen Sippen manchmal bis zum Blattaustrieb im Frühling.

Abb. 10 a zeigt drei einzelne Bäume (Buche 1–3) mit individuellen, aber für die Gesamtpopulation typischen Seneszenzmustern. Bei **Buche 1** beginnt die Seneszenz sehr früh im Juli, im Extremfall bereits im Mai/Juni; es folgt über viele Wochen ein mehr oder weniger stabiles Gleichgewicht zwischen grünen, verfärbten und abgestorbenen Blättern. Dieses Muster kann sich beim gleichen Baum über mehrere Jahre wiederholen, ohne dass er abstirbt; trotz bereits erkennbarer Blattverfärbung erbringt er dabei wahrscheinlich noch eine beträchtliche Photosyntheseleistung. An **Buche 2** bleibt die Blattverfärbung lange Zeit minimal – entsprechend unsicher in der Beobachtung –, vermutlich beschränkt auf wenige physiologisch ungünstig stehende oder beschädigte Zweige. Häufig entsteht am gleichen Individuum für einige Tage bis maximal wenige Wochen eng nebeneinander ein Mosaik verschiedenster Abbau- und Verfärbungsstadien (Abb. 9). Nur für **Buche 3** konzentriert sich die Seneszenz ausschliesslich auf die wenigen Wochen bis maximal zwei Monate im Herbst. Je nach Individuum kann sich der Beginn der Blattverfärbung um bis zu fünf Monate verschieben; viel geringer erscheint die Streuung bei Ende der Seneszenz, wo Abweichungen um mehr als einen Monat extreme Ausnahmen sind (Abb. 11).

Im Gegensatz zum Frühjahr ist bei der Buche herbstliches Erfrieren der Blätter selten. Im aktuellen Reaktionsmuster erscheinen die Buchen mit dem Ende der Herbstphänophasen optimal an die Umwelt angepasst, nicht aber mit ihrem Beginn.



Abb. 9: Herbstfärbung einer Buche (*Fagus sylvatica*). Neben allgemeinen und lokalen Umweltfaktoren beeinflusst auch die Position der einzelnen Blätter innerhalb des Baumes die Geschwindigkeit der Blattalterung.

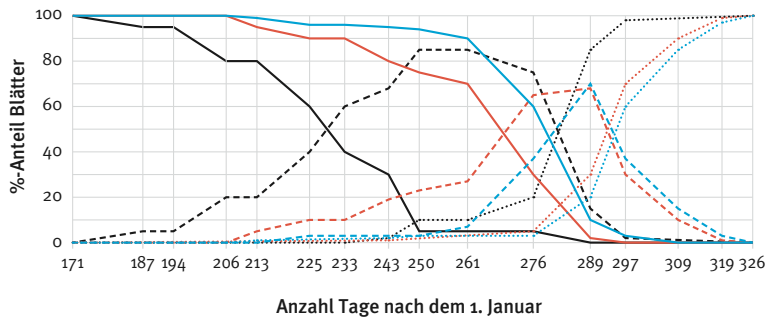
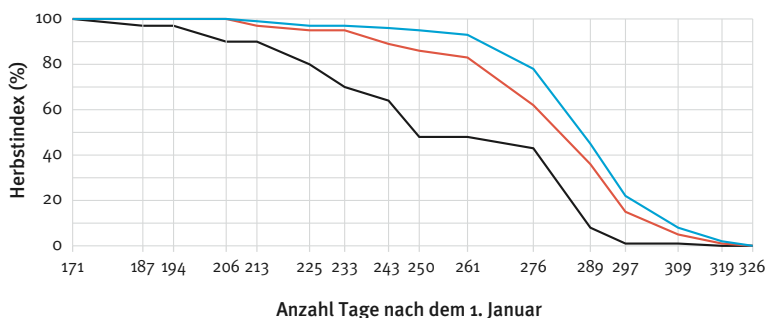


Abb. 10 a–b: Drei Buchen (*Fagus sylvatica*) vom Zugerberg-Westhang.

Abb. 10 a: Unterschiedlicher Verlauf der Blattseneszenz



Abb. 10 b: Herbstindex (vgl. S. 95)



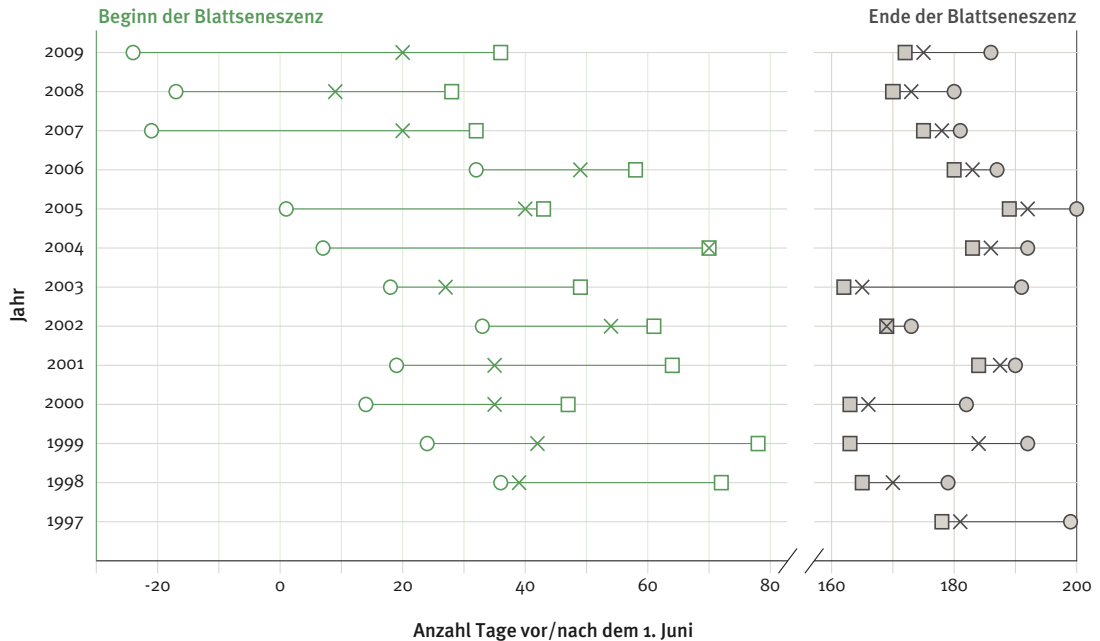


Abb. 11: Vergleich zwischen Beginn und Ende der Blattseneszenz bei der Buche (*Fagus sylvatica*).

- Erster beobachteter Baum mit Blattverfärbung.
- × Mindestens 5 Bäume mit Blattverfärbung beobachtet.
- Mindestens 10 Bäume mit Blattverfärbung beobachtet.
- Mindestens 10 Bäume mit noch nicht abgeschlossener Blattseneszenz.
- × Mindestens 5 Bäume mit noch nicht abgeschlossener Blattseneszenz.
- Letzter beobachteter Baum mit noch nicht abgeschlossener Blattseneszenz.

Hasel (*Corylus avellana*)

Der quantitative Aufwand bei der Untersuchung der Hasel (*Corylus avellana* s.l., 11 137 Einzelbeobachtungen) war mit demjenigen der Buche vergleichbar. Aufgrund der vor dem Laubaustrieb meist vollständig abgeschlossenen Blühphase und der geringeren Endgrösse der zuerst austreibenden Blätter präsentiert sie sich als sehr günstige Phänologiepflanze. Ihre Fähigkeit, auch nach extremem Rückschnitt wieder auszutreiben, weist auf grosse interne Energiereserven hin. Dadurch verkräftet die Hasel an trockenen und mageren Standorten auch einen vorzeitigen Verlust ihrer Blätter, ohne dass der Austrieb in der nächsten Vegetationsperiode wesentlich beeinträchtigt würde. Die zuerst entwickelten, kleinen Blätter stehen nach dem vollen Laubaustrieb offensichtlich in ungünstiger Position (Abb. 12). Auch unter guten Standortbedingungen verfärben sie oft schon im Hochsommer und fallen ab. Ihr Anteil an der gesamten Belaubung ist aber gering, und bei zu weiten Untersuchungsintervallen am gleichen Standort (in den Sommerferien) werden sie allzu oft komplett übersehen. Unter günstigen Lebensbedingungen schreitet die Seneszenz nur sehr langsam voran, der Grossteil der Blätter vergilbt und fällt ungefähr ab Mitte September. Bei mässiger Trockenheit verfärben sich grosse Teile des Laubs bereits im Juli oder August in einen oliven Farbton, bleiben aber fast gleich lang an der Pflanze erhalten wie unter günstigen Bedingungen (Abb. 13).

Schwächere Seitentriebe an verholzten mehrjährigen Ästen schliessen ihr Jahreswachstum in der Regel nach der Ausbildung weniger Blätter mit einer Knospe ab. Langtriebe, welche beson-

ders häufig nach Verletzungen und Rückschnitten wachsen, setzen ihr Wachstum fort und bilden häufig sogar bis in den Herbst hinein neue Blätter. In milden Spätherbstmonaten verzögert sich an den Langtrieben der Laubfall gegenüber der allgemeinen Blattseneszenz um mehrere Wochen. In den meisten Beobachtungsjahren wurden vereinzelte noch mehr oder weniger vitale Blätter bis zum Jahresende beobachtet (Extremwerte 16. Januar 2010, 19. Januar 2001, 1. Februar 2003, 1. März 2008). Bei frühen Kälteeinbrüchen – das letzte Mal im Oktober 2009 – wurden in Lagen über ca. 600 m ü. M. häufig Haseln mit teilweise erfrorenen Blättern festgestellt. Frostempfindlichkeit im Herbst dürfte einer der Gründe sein, warum die Hasel selten über 1400 m ü. M. steigt.

Obwohl das Absterben der letzten Blätter zeitlich oft gar nicht so weit vom Austreiben der ersten Kätzchen entfernt liegt, lässt sich trotz ausführlicher Dokumentation (RÖTHLISBERGER 2002, sowie unveröffentlichte Notizen für die Folgejahre) keine klare Korrelation zwischen dem zeitlichen Ablauf der Herbst- und der Frühlingsphasen ausmachen. Keine Indizien sprechen bis jetzt für ein verbreitetes Vorkommen von mutierten Haselsträuchern ohne endogene Winterruhe (THOMPSON et al. 1985).



Abb. 12: Herbstfärbung der Hasel (*Corylus avellana*) Detail: die Position der Blätter innerhalb des Zweiges scheint grösseren Einfluss auf die Blattseneszenz zu haben als beispielsweise eine mechanische Beschädigung durch Hagel.

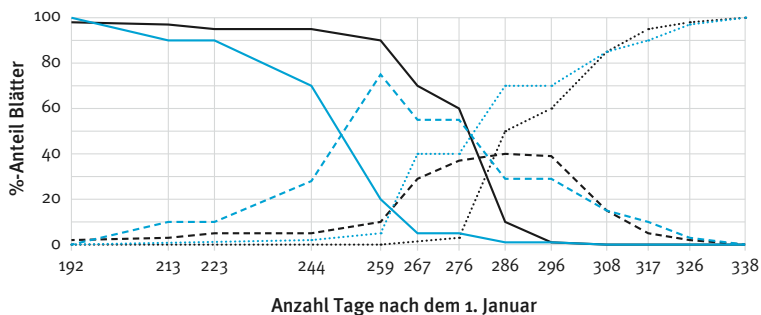


Abb. 13: Zwei Haseln (*Corylus avellana*) vom Zugerberg-Westhang.

Abb 13 a: Blattseneszenz: Hasel 2 zeigt im Bereich der Tage 259 bis 296 einen auffallend hohen Anteil verfärbter Blätter und damit ein relativ stabiles Zwischen-Gleichgewicht.

— grün
- - - - - verfärbt
..... abgestorben
Hasel 1 Hasel 2

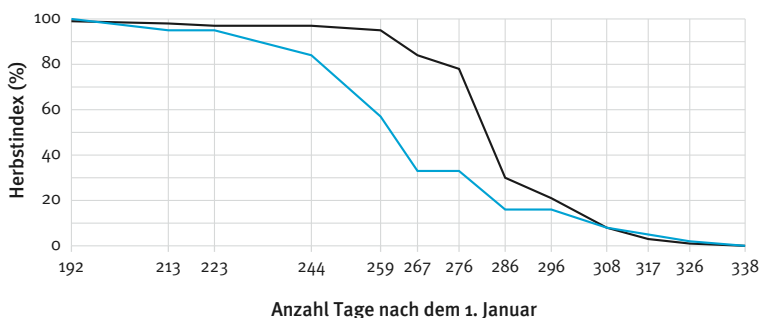


Abb 13 b: Herbstindex (vgl. S. 95). Auffallend ist das viel langsamere Absinken des Herbstindex bei Hasel 2.

— Herbstindex
— Herbstindex
Hasel 1 Hasel 2

Weitere Herbstfärbungsmuster

Weitere Holzpflanzen werden nur kurz behandelt, einesteils wegen noch schwierigerer Interpretation, andererseits wegen einer kleineren Zahl von Untersuchungsobjekten. **Linden** (*Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *T. euchlora* und Zwischenformen) zeigen unter günstigen Bedingungen ein ähnliches Herbstverhalten wie Buchen. Allerdings leiden Einzelbäume besonders in Siedlungsgebieten oft an Trockenheitsstress, was dort bereits im Hochsommer zu partieller Vergilbung mit Blattfall führen kann. Wenn der Regen wieder einsetzt, bleiben die noch vitalen Blätter bis zum normalen herbstlichen Laubfall erhalten.

Auch **Roskastanien** (*Aesculus hippocastanum*, seltener *Aesculus carnea*) entlauben unter Stressbedingungen oft vorzeitig. Manchmal treiben die gleichen Bäume in einem günstigen Herbst wieder aus und blühen sogar. Ein Baum im Stadtzuger Rötelquartier spross und blühte sogar drei Jahre nacheinander im Herbst (2005–2007). Seither scheint er allerdings deutlich geschwächt.

Für die **Birke** (meist *Betula pendula*, in Siedlungsgebieten häufig auch hybridogene Gartenformen) lässt sich der umfangreiche Bestand an Untersuchungsdaten bis jetzt kaum vernünftig interpretieren. Fast immer im Juli – gelegentlich sogar im Juni – wird eine unterschiedliche Menge bereits vergilbter Blätter beobachtet. Umgekehrt ist das Ende des Blattfalls meist sehr spät, wobei im Gegensatz zu vielen anderen Baumarten die Blätter im Wipfelbereich am längsten grün bleiben (späteste Beobachtungen vollgrüner Blätter: 11. Dezember 2003, je 14. Dezember 1997 und 1998, 23. Dezember 2009). Da die vergilbten Blätter ziemlich rasch abfallen und die Bäume auch vor Beginn des Blattfalls unterschiedlich dicht belaubt sind, erscheint eine zuverlässige Schätzung des Herbstzustandes sehr schwierig.

Ahorne (*Acer pseudoplatanus* und *A. platanoides*) zeigen im Herbstmuster gewisse Anklänge an die Hasel. Zu Beginn des Laubaustriebs bilden sie ebenfalls kleinere Blätter mit vorzeitiger Vergilbungstendenz, allerdings spärlicher als die Hasel. Ähnlich wie bei der Rosskastanie lässt sich der Beginn der Blattverfärbung schlecht abschätzen, weil viele Blätter schon im Sommer durch Pilze und andere Parasiten beeinträchtigt werden.

Wenn die Blätter der **Eichen** (*Quercus robur*) nicht von Mehltau befallen sind, bleiben sie meist länger grün als die unmittelbar daneben stehenden Buchen. Da der Blattfall aber wesentlich rascher erfolgt, gibt es in Bezug auf den Winterbeginn kaum Unterschiede zu diesen. Hier treffen die weiter unten genannten allgemeinen Aussagen von WEILER (2002) am besten zu.

Optisch imponiert in den Zentral- und Südalpen die Gelbfärbung der **Lärchen** (*Larix decidua*), welche der Laie bei Postkartenwetter oberhalb der spätherbstlichen Nebelgrenze am besten erfassen kann. Eine fundiertere Untersuchung erscheint bis jetzt aufgrund des permanenten Nadelverlusts im Laufe des Sommers und der bis in den Spätsommer gleichzeitig stattfindenden Neubildung von Nadeln an Langtrieben sowie dem Einfluss

des Lärchenwicklers und weiterer Epidemien, welche alle paar Jahre die Phänophasen durcheinander bringen, nicht möglich. Erschwerend kommt dazu, dass die meisten Tiefland-Lärchen zu Bastardschwärmen zwischen den beiden Hauptarten *Larix decidua* und *L. kaempferi* gehören.

Herbst ohne Farbenpracht

Die Gelb- oder Rotfärbung vieler Herbstblätter entsteht durch den Chlorophyllabbau, während die physiologisch weniger wertvollen gelben Xanthophylle und roten Anthocyane zusammen mit weiteren Sekundärstoffen nicht abgebaut werden. Besonders wichtig sind für die Pflanzen die aus dem Chlorophyllabbau entstehenden und als Minifaktor vorliegenden Stickstoffionen. Reichliche Stickstoffzufuhr vermag daher die Herbstfärbung etwas zu verzögern (ADDICOTT 1968). Nur wenige Pflanzen verfügen dank symbiontischer Knöllchenbakterien stets über genügend Stickstoff. Neben den Leguminosen sind dies unter den einheimischen Holzpflanzen vor allem alle drei Erlenarten (*Alnus incana*, *A. glutinosa*, *A. viridis*) (Abb. 14), so wie Schwarzer und Roter Holunder (*Sambucus nigra*, *S. racemosa*), welche auf den herbstlichen Chlorophyllabbau verzichten. Deshalb habe ich Erlen nur am Rand in die Untersuchungen einbezogen. Stärker berücksichtigt habe ich den **Schwarzen Holunder**. Trotz nur geringfügig sichtbarer Verfärbung lässt sich das Erschlaffen der Blätter im Herbst mindestens teilweise als Seneszenz interpretieren. Zur Untersuchung reizte zudem der extrem späte Abschluss des Blattfalls. Kleine Gruppen voll oder halb vitaler Blätter an den Zweigenden um den Jahreswechsel und bis in den Januar sind keine Seltenheit. Vereinzelt beobachtete ich in wärmeren Lagen sogar Sträucher, welche die letzten vorjährigen Blätter bis zum neuen Laubaustrieb hielten.

Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse bei der **Esche** (*Fraxinus excelsior* s.l.). Vermutlich ist das Ausmass der Herbstfärbung sowohl vom Standort als auch von der genetischen Disposition abhängig (Details zur Systematik siehe BOVET 1958). Dies veranlasste mich zur Beschränkung meiner Beobachtungen auf den Blattfall von 0 bis 100 Prozent. Vorzeitiger Blattfall erscheint hier meist durch Trockenheit bedingt. Verzögerte Entlaubung findet sich bei Jungpflanzen und sehr oft bei den wirt verzweigten Regenerationsschossen aus Baumstümpfen. Unter guten Standortbedingungen finden 80 Prozent des Blattfalls meist innerhalb von einer bis zweier Wochen statt.

Schlussfolgerungen

Die Pflanzen- und Tierwelt kann grundsätzlich auf drei Arten auf die Veränderungen der Umwelt reagieren: **(1)** Wechsel des Artenspektrums, im konkreten Fall einer allgemeinen Erwärmung also häufigeres Vorkommen und Neueinwanderung von Arten aus wärmeren Gebieten; Ansteigen der Höhenstufen, umgekehrt Abnahme von Kälte liebenden Arten, bei Arten mit



Abb. 14: Herbst ohne Farbenpracht: Die Erle (hier Blätter der Grauerle, *Alnus incana*) verzichtet auf den herbstlichen Chlorophyllabbau.

ungefähr gleich bleibender Häufigkeit auch Verschiebung innerhalb des Areal in kältere Teilbereiche (neben vielen anderen Autoren auch RÖTHLISBERGER 1992, 1995, 1999, 2005, 2007, 2010). **(2)** Innerhalb einer einigermaßen homogen aussehenden Art Bevorzugung jener Individuen, die etwas besser an bestimmte Varianten des Klimas – zum Beispiel höhere Temperaturen – angepasst sind, durch unterschiedliche Fortpflanzungschancen allmähliche Veränderung des Genpools. **(3)** Verschiebung der Phänophasen durch quantitative oder qualitative Änderung der Lebensleistungen genetisch unveränderter Individuen.

Verschiedene Autoren (zusammengefasst in WEILER 2002) betonen, dass der Chlorophyllabbau und die damit verbundene Verfärbung ein in wenigen Tagen ablaufender Prozess sei. Dies dürfte oftmals auch zutreffen, insbesondere wenn eine über das vom Baum verkraftbare Mass hinaus gehende Trockenheit oder ein plötzlicher vorzeitiger Kälteeinbruch eintritt. Meine Resultate manifestieren aber fast durchwegs viel längere Perioden, welche sich bei Hasel (*Corylus avellana*), Birke (*Betula pendula*) und Schwarzem Holunder (*Sambucus nigra*) bis über ein halbes Jahr erstrecken können. Aber auch bei Ahorn (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*), Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*), Buche (*Fagus sylvatica*), Lärche (*Larix decidua*, *L. kaempferi* und Zwischenformen) und Linde (*Tilia platyphyllos*, *T. cordata*, *T. eu-chlora* und Zwischenformen) dauert die herbstliche Laubseneszenz meist zwei Monate und mehr. Lediglich bei der Esche (*Fraxinus excelsior* s.l.) und der Stieleiche (*Quercus robur*) habe ich unter günstigen Lebensbedingungen kürzere Seneszenzen beobachtet.

Nur gerade für die Herbstzeitlose erscheint Hypothese 3 einer von den Frühjahrsphasen unabhängigen Herbstphänologie logisch, weil die Pflanze im Hochsommer tatsächlich ihre Leistung auf ein Minimum reduziert. Für alle anderen untersuchten Krautpflanzen erwartet man eigentlich eine Korrelation zwischen einer allgemeinen Verfrühung – unter der Voraussetzung, dass endogene Prozesse dominieren (Hypothese 2) – oder einer Verlängerung der Vegetationszeit (Hypothese 1), wenn sich entweder das Individuum (vor allem bei langlebigen Bäumen) oder der Genpool (bei kurzlebigeren Pflanzen mit überwiegend geschlechtlicher Vermehrung) der allgemeinen Erwärmung anpassen. Leider heben sich diese Tendenzen zu einem guten Teil gegenseitig auf.

Vorläufiges Fazit aus den Untersuchungen ist ein Trend zu einer Verlängerung der saisonalen Seneszenz. Insbesondere die Blattverfärbung beginnt im Vergleich mit den summarischen Referenzpublikationen (DEFILA 1992, BRÜGGER & VASSELLA 2003) in sehr vielen Fällen deutlich verfrüht, wobei neben der Verfrühung des Blattaustriebs und der Beschleunigung endogener Prozesse wohl auch die Zunahme der Stressfaktoren eine grosse Rolle spielt (LARCHER 2001). Einiges spricht dafür, dass sich diese Entwicklung vor allem in den Jahren um 1980 zugespitzt hat. Durch intensive Ausweitung der Siedlungsgebiete und die

gleichzeitige Zunahme der Schadstoffemissionen insbesondere an die Luft, entstanden für viele Bäume genau jene Stressfaktoren, welche das vorzeitige Vergilben der Blätter veranlassen. Zuerst mehr intuitiv durch naturinteressierte Laien, später dokumentiert durch Waldschadeninventare der Forstämter, wurde eine Intensivierung und Verlängerung der herbstlichen Seneszenz festgestellt, welche in den Jahren 1982 bis 1985 den Begriff des Waldsterbens entstehen liess (LICHTENTHALER & BUSCHMANN 1986). Allerdings verfügte man kaum über zuverlässige Informationen zum Zustand vor dieser Zeit. 25 Jahre später wissen wir, dass die damals festgestellten Schadwirkungen in diesem Ausmass nicht zum Absterben ganzer Wälder führten, wohl aber zu manchmal einschneidenden Änderungen des Artenbestands, der Ökotypen und der Physiognomie.

Ausblick

«Als kausalanalytische Wissenschaft steht die Phänologie immer noch in ihren Anfängen. Die Aufdeckung von Auslösern phänologischer Ereignisse ist schwierig. Allzu viele Faktoren überlagern sich; ein wirksamer Impuls, etwa die Überschreitung einer Temperaturschwelle, wird durch eine Vielzahl von inneren und äusseren Gegebenheiten modifiziert; auch die Witterung und der Stofftrag der Pflanze im Vorjahr wirken nach.» (LARCHER 2001). Leider ist diesem Zitat aktuell immer noch voll beizupflichten: «Ob bei den Herbstphasen ein Trend zu früheren oder späteren Eintrittsterminen vorliegt, konnte bisher nicht gesichert festgestellt werden.» (DEFILA 2008). Die statistische Analyse meiner Daten durch den Diplomanden Thomas Neuenschwander (Sommer 2008) ergab das ziemlich ernüchternde Resultat, indem keine zeitlichen Korrelationen ausreichende statistische Signifikanz aufwiesen. Im Vergleich ein Beispiel aus der Literatur: In dem für die Ostalpen ausserordentlich warmen Jahr 1994 (KOCH 1994) erfolgte zwar eine deutliche Verfrühung aller Phänophasen gegenüber den Mittelwerten 1961–1977 (ROLLER 1978). Aber gerade für die uns am meisten interessierende Blattverfärbung der Buche imponierten vor allem die grosse Streubreite und die kaum sichtbare Differenzierung nach der Meereshöhe; zu berücksichtigen gewesen wäre überdies die Korrelation zur Trockenheit, auf welche die Buche sehr sensibel reagiert.

Schon ADDICOTT (1968) hat vor vierzig Jahren versucht, die entscheidenden Faktoren zusammenzufassen. Seine tabellarisch dargestellten Aussagen zu den wohl wichtigsten Faktoren Temperatur und Feuchtigkeit bestätigen vor allem die Schwierigkeiten, die zweifellos vorhandenen Änderungen zu quantifizieren.

Auch die vorliegende Arbeit, die sich mit 90 907 ausgewerteten Einzelbeobachtungen mittlerweile über 13 Beobachtungsjahre erstreckt, kann keine allgemein gültigen Antworten geben. Im aktuellen Arbeitsstand muss ich mich mit der Präsentation

einer Datenbank mit möglichst reproduzierbaren Daten begnügen, welche vielleicht für die Zukunft im Vergleich mit anderen Untersuchungen fundiertere Schlussfolgerungen erlaubt.

Dank

Der Autor dankt allen Personen, die zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben. Es sind dies insbesondere das Redaktionsteam der BAUHINIA, Dr. François Jeanneret, Thomas Neuenschwander, Dr. This Rutishauser, Dr. Claudio Defila und viele weitere Mitglieder des Phänologiekreises, das Personal des Zürcher Universitätsherbars, die temporären Mitarbeiter für phänologische Herbstbeobachtungen, Fabian Uffer, Zürich, für die Mithilfe bei den Grafiken, und Margrit Oetiker-Odermatt, Oberdorf/NW, für das Abstract.

Dokumentation

Die Dokumentation für die vorliegende Arbeit ist in Excel-Dateien gespeichert. Sie umfasst zum Zeitpunkt des Redaktionsschlusses für den vorliegenden Artikel (Anzahl Einzelbeobachtungen jeweils in Klammer):

a) Blüh-Phänophasen: Heidekraut, *Calluna vulgaris* (1025); Silberdistel, *Carlina acaulis* s.l. (110); Herbstzeitlose, *Colchicum autumnale* (1585); Weidenröschen, *Epilobium angustifolium* (1179); Wasserdost, *Eupatorium cannabinum* (1109); Enzian-Arten, *Gentiana* und *Gentianella* (397); Efeu, *Hedera helix* (3346); Rührmichnichtan, *Impatiens noli-tangere* (346); Mauerlattich, *Myelis muralis* (1357); Staudenknöterich, *Reynoutria japonica* s.l. (347); Purpurlattich, *Prenanthes purpurea* (1220); Fuchs-Kreuzkraut, *Senecio ovatus* und weitere *Senecio*-Arten (561); Goldruten, *Solidago virgaurea*, *S. gigantea*, *S. canadensis* (1505); Mais, *Zea mays* (830); verschiedene (15 448); **Total 30 365**

b) Phänophasen zu Blattverfärbung und Laubfall: Ahorne, *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. campestre* (2509); Rosskastanien, Kastanien, Nussbaum, *Aesculus*, *Castanea*, *Juglans* (3719); Birken, *Betula pendula* und Gartenformen (7046); Haseln, *Corylus* meist *avellana* (11 137); Buche, *Fagus sylvatica* (11 925); Esche, *Fraxinus excelsior* (5539); Lärchen, *Larix decidua*, *L. kaempferi* etc. (2640); Eiche, *Quercus* meist *robur* (1309); Schwarzer Holunder, *Sambucus nigra* (3126); Linden, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *T. euchlora* etc. (1030); verschiedene (9132); **Total 59 112**

c) Beobachtungen zu Fruchtreife: Brombeere, *Rubus fruticosus* s.l. (406); verschiedene (1024); **Total 1430**

Die vollständige Datei wird mit Sicherheitskopien an folgenden Orten deponiert: Basler Botanische Gesellschaft, Geographisches Institut der Universität Bern, Naturmuseum Luzern, Botanische Institute aller schweizerischen Universitäten. Weitere Exemplare können zum Selbstkostenpreis beim Autor bezogen werden.

Literatur

- ADDICOTT FT (1968) Environmental factors in the physiology of abscission. *Plant Physiol* 43: 1471–1479
- BOVET J (1958) Contribution à l'étude des «Races écologiques» du frêne, *Fraxinus excelsior* L.. Schweiz Z Forstwesen 109: 536–546
- BRÜGGER R & VASSELLA A (2003) Pflanzen im Wandel der Jahreszeiten. Verlag Geographica Bernensia, Bern
- DEFILA C (1992) Pflanzenphänologischer Kalender ausgewählter Stationen in der Schweiz 1951–1990. Klimatologie der Schweiz 30/L, Beihefte zu den Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt Zürich
- DEFILA C & CLOT B (2005) Phytophenological trends in the Swiss Alps, 1951–2002. *Meteorol Z* 14/2: 191–196
- DEFILA C (2008) Beeinflusst der Herbst die Dauer der Vegetationsperiode? Schweizer phänologischer Rundbrief, Sommer 2008, 9: 5
- GUGERLI F (2001) Reaktion von Tundrapflanzen auf Klimaerwärmung – Resultate aus einem circumpolar-alpinen Grossversuch. In: Haudenschild R (Hrsg) Die Polarforschung als Schlüssel zum Verständnis der globalen Veränderungen. Schweizerische Kommission für Polarforschung SKP, Bern: 31–38
- HACK H, BLEIHOLDER H, BUHR L, MEIER U, SCHNOCK-FRICKE U, WEBER E & WITZENBERGER A (1992) Einheitliche Codierung der phänologischen Entwicklungsstadien mono- und dikotyler Pflanzen. Erweiterte BBCH-Skala. *Nachrichtenbl Deut Pflanzenschutzd* 44 (12): 265–270
- KOCH E (1994) Phänologische Jahresübersicht für Österreich im Jahr 1994. *Wetter und Leben* 46: 237–240
- LANCASHIRE PD, BLEIHOLDER H, VAN DEN BOOM T, LANGELOUDEKE P, STRAUSS R, WEBER E & WITZENBERGER A (1991) A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Ann appl Biol* 119: 561–601
- LARCHER W (2001) Ökophysiologie der Pflanzen. 6. Aufl, Eugen Ulmer, Stuttgart
- LICHTENTHALER H K & BUSCHMANN C (1986) Das Waldsterben aus botanischer Sicht. Verlauf, Ursachen und Massnahmen. Braun G. Buchverlag, Aachen
- NORDHAGEN R (1937) Studien über die monotypische Gattung *Calluna* Salisb. I. Bergens. *Mus Arb Naturvidensk Rekke* 1937: 1–55
- ROLLER M (1978) Neue Normalwerte der Höhenabhängigkeit phänologischer Phasen in den Ostalpen. *Jb Zentralanst Met Geodyn Wien Anh.* 6: 57–69
- RÖTHLISBERGER J (1992) Wandel der Zuger Flora – Wandel eines Ökosystems. Veröff d Kantonsschule Zug, Heft 6. Neue Druckerei Speck, Zug
- RÖTHLISBERGER J (1995) Der Güterbahnhof als floristisches Raritätenkabinett. *Mitt Naturf Ges Luzern* 34: 31–83
- RÖTHLISBERGER J (1997) Blümlein im lauwarmen Winter. Veröff d Kantonsschule Zug, Heft 11. Neue Druckerei Speck, Zug
- RÖTHLISBERGER J (1999) *Eragrostis pilosa* (L.) P.B. (Poaceae) in der Schweiz – Geschichte einer Wiedereroberung? *Cour Forsch-Inst Senckenberg, Frankfurt a M* 215: 171–176
- RÖTHLISBERGER J (2001) Little flowers in a mild Winter. In: Burga & Kratochwil (eds), *Biomonitoring – General and Applied Aspects on a Regional and Global Scale. Tasks for Vegetations Science* 35, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 125–142
- RÖTHLISBERGER J (2002) Ist der Januar ein Frühlingsmonat? Phänologischer Frühlingsseinzug in der Zentralschweiz. *Mitt d Naturf Ges Luzern* 37: 243–266
- RÖTHLISBERGER J (2005) Die Gattung *Eragrostis* in der Schweiz – eine Standortbestimmung. *Bauhinia* 19: 15–28
- RÖTHLISBERGER J (2007) Aktuelle Verbreitung der Gattung *Chamaesyce* (Euphorbiaceae) in der Schweiz. *Bauhinia* 20: 19–33
- RÖTHLISBERGER J (2008) Ansätze zur Herbstphänologie – und etwas mehr. Schweizer phänologischer Rundbrief, Sommer 2008, 9: 3–4
- RÖTHLISBERGER J (2010) Pflanzen und Tiere, die wandern. In: Zug. Nahfern. Gemeinnützige Gesellschaft des Kantons Zug (Hrsg) *Zuger Neujahrsblatt* 124–132
- RUTISHAUSER T (2008) Herbstphänologie – ungelöste Rätsel, Schweizer phänologischer Rundbrief, Sommer 2008, 9: 1

SCHNELLE F (1981) Lange phänologische Beobachtungsreihen in West-, Mittel- und Osteuropa. Berichte des Deutschen Wetterdienstes, Nr. 158, Offenbach am Main

SONNEWALD U (2008) Entwicklungsphysiologie. In: Strasburger E, Lehrbuch der Botanik. Spektrum. Akademischer Verlag, Regensburg, 36. Aufl: 375–483

THOMPSON M M, SMITH D C & BURGESS J E (1985) Nondormant mutants in a temperate tree species *Corylus avellana* L. TAG 70: 687–692

UEHLINGER A (2001) Phänologie. Neujahrsblatt Naturforsch Gesellschaft Schaffhausen 53

VASSELLA A (1997) Phänologische Beobachtungen des Bernischen Forstdienstes von 1869–1882: Witterungseinflüsse und Vergleich mit heurigen Beobachtungen. Phänologie von Waldbäumen, Buwal 1997, Umwelt-Materialien 73: 9–75

WEILER E W (2002) Entwicklungsphysiologie. In: Strasburger E, Lehrbuch der Botanik. 35. Aufl. Spektrum, Akad Verlag, Regensburg: 361–456