

Die nacheiszeitliche Ausbreitung und heutige pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium* L.

– Richard Pott –

Zusammenfassung

Ursachen und Voraussetzung der Bildung von *Ilex aquifolium*-reichen Waldgesellschaften werden erörtert und diskutiert. Als atlantisch-submediterranes Gehölz, das vor allem früh- und spätfrostgefährdet ist, benötigt *Ilex* auf dem europäischen Festland fast überall eine schützende Baumschicht. Das ist wichtig für die postglaziale Ausbreitung von *Ilex* aus seinen eiszeitlichen Refugien. Die Wege und naturräumlichen Etablierungstendenzen werden nach aktuellen pollenanalytischen Befunden dargestellt. Diese zeigen die multifunktionalen Wirkungskomplexe bei der Ausbreitung von *Ilex* und dessen Einnischung in verschiedene Waldgesellschaften der *Quercetalia robori-petraeae* sowie der *Fagetalia sylvaticae*. Pflanzensoziologisch erfaßt und ausgewertet werden Waldgesellschaften mit reichlichem *Ilex*-Unterwuchs, so das *Fago-Quercetum*, das *Luzulo-Quercetum*, *Luzulo-Fagetum*-Wälder, *Carpinion*-Gesellschaften und anspruchsvollere Kalkbuchenwälder des *Galio odorati-Fagenion*. Dabei zeigt *Ilex* keine direkte Bindung an eine Waldgesellschaft; vielmehr sind die *Ilex*-reichen Wälder weitgehend als Relikte der ehemaligen Waldnutzung, vor allem der Waldweide, aufzufassen.

Abstract

By applying a variety of geobotanical methods (pollen analysis, phytosociology and plant geography), it is possible to reconstruct the immigration of *Ilex aquifolium* from the glacial refugial habitats of Spain to northwestern Europe during the Boreal and Atlantic periods. It is also possible to reconstruct the occurrence of *Ilex* as well as past environments of *Ilex* in specific geographical areas and to establish environmental changes in time and space which have their causes in ecological, especially biotic, edaphic and human factors. *Ilex aquifolium* actually is growing in relict forest, mostly only moderately altered but nonetheless extensively thinned, with an irregular structure. Compared with modern high-forest stands, structural differences in the physiognomy and vegetation stratification and distribution are found, in addition to marked floristic-sociological variations. These are revealed, above all, through increase of thorny shrub species as a result of thinning and grazing. The dominant feature of the facies is *Ilex aquifolium* as a relict of moderate grazing activity. *Ilex aquifolium* is avoided by cattle because of its sharp leaves.

Einleitung

Die Stechpalme oder Hülse (*Ilex aquifolium* L.) ist ein atlantisch-submediterranes Gehölz, das vor allem in den wintermilden Gebieten der West- und Südküsten Europas verbreitet ist. Die aktuelle *Ilex*-Grenze nach Norden und Osten folgt etwa der 0° Januar-Isotherme; sie ist also klimatisch bedingt. Daraus kann man folgern, daß insbesondere die Winterkälte eine Ausbreitung des immergrünen Hartlaubgewächses an der Grenze zur borealen und kontinentalen Klimaregion verhindert. Das Vorkommen von *Ilex aquifolium* wird dabei durch abnehmende Luftfeuchtigkeit und Extremfröste begrenzt; Winterkälte mit Temperaturen unter -20°C sowie öfter sich wiederholendes Zurückfrieren schränken die Konkurrenzkraft der Stechpalme allzu sehr ein. Dieses Phänomen der unmittelbaren Einwirkung des Winterfrostes auf die Vegetationsorgane von *Ilex* war schon DE CANDOLLE (1855) und GRISEBACH (1872) bekannt.

In ihren nördlichen und östlichen Arealgrenzbereichen, z.B. in Jütland (IVERSEN 1944), in Nordwest-Brandenburg sowie im Südwestfälischen Bergland zeigen die meist nur noch strauchförmig wachsenden *Ilex*-Individuen in strengen Wintern vielfach irreversible Frostschädigungen. Obwohl nach CALLAUCH (1983) die Frosthärte von *Ilex aquifolium* auf dem europäischen Festland von Westen nach Osten mit einer klinal gerichteten Variationsbreite

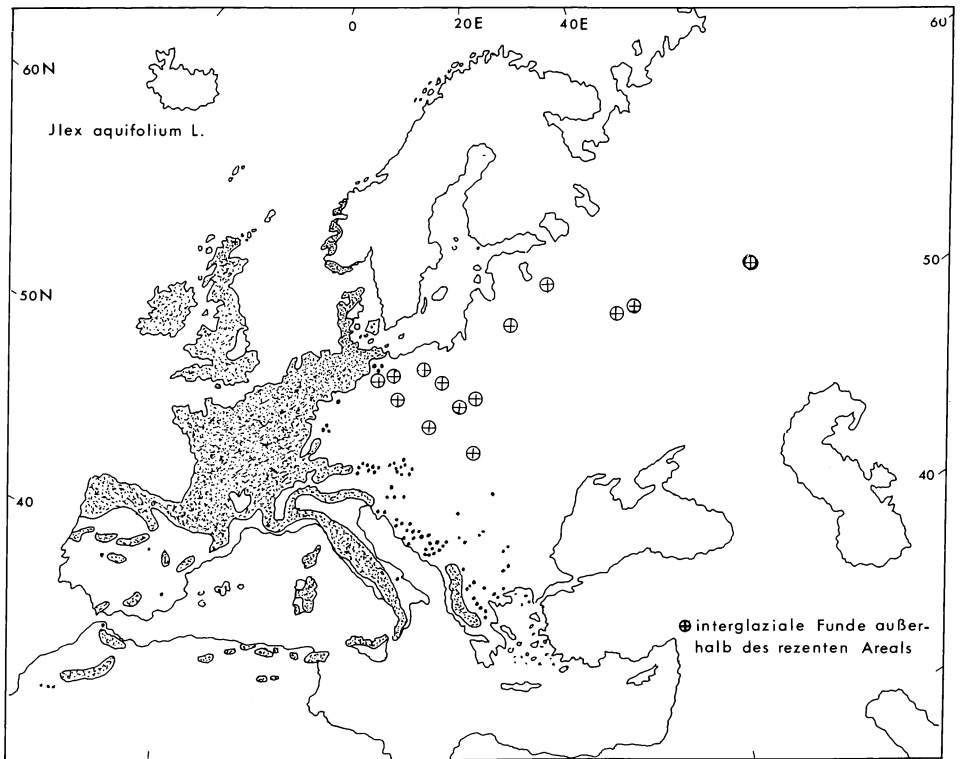


Abb. 1: Verbreitung von *Ilex aquifolium* L. in Europa (nach MEUSEL et al. 1967)

zunimmt, reichen dennoch extreme Minustemperaturen von etwa -22°C aus, um diese langsamwüchsige Art in ihrer Verbreitung einzuengen.

Die Empfindlichkeit der Hülse gegen trockene, strenge Winterkälte zeigt sich auch in ihrer lokalen Verbreitung. Im atlantisch-subatlantischen Übergangsgebiet Nordwestdeutschlands meidet *Ilex* vor allem Osthanglagen, die im Winter trocken-kalten Winden ausgesetzt sein können und bevorzugt statt dessen vielfach die südwestlich exponierten feuchteren Hanglagen. So besitzt *Ilex aquifolium* in Norwegen noch Vorposten bei 63° n. Br., in Schottland geht sie bis zum $59.$ Breitengrad; ihr östlicher Fundort im Küstengebiet Rügens liegt bei 54° , und auf einer Linie von Wien bis zum Bodensee findet sich die Stechpalme an der Nordseite der Alpen (Abb. 1).

Die südliche Verbreitungsgrenze in Europa wird wahrscheinlich durch zunehmende Trockenheit markiert; deshalb ist *Ilex* im Mittelmeergebiet vor allem auf Gebirgslagen und luftfeuchte Sonderstandorte begrenzt. Da die Hülse hinsichtlich der Luftfeuchtigkeit ziemlich anspruchsvoll ist, werden ihre zerstreuten Vorkommen innerhalb des mediterranen Gebietes in den illyrisch-balkanisch-ägäischen Regionen verständlich. Zusammenhängende *Ilex*-Vorkommen im Mittelmeerraum gibt es nur in den Buchenwäldern der Montanstufe des Apennin.

2. Die Verbreitungsentwicklung von *Ilex* in Europa

Aus Fossilfinden ist ersichtlich, daß die Gattung *Ilex* im Tertiär als Bestandteil einer endtertiären subtropischen Vegetation in Europa sehr weit verbreitet war (vgl. FRENZEL 1968, WALTER & STRAKA 1970, WALTER 1986 sowie Abb. 1). *Ilex* war zu der Zeit Bestandteil einer Vegetation, wie wir sie noch heute relikartig beispielsweise in den Lorbeerwäldern der

kanarischen Inseln finden. Für den Zeitraum der pleistozänen Binnenvereisungsphasen darf der südwestmediterrane Raum und auch der makaronesisch-kanarische Archipel als bedeutendes Refugialgebiet für *Ilex* angesehen werden; die dort wachsenden Stechpalmen *Ilex perado* ssp. *platyphylla* und *Ilex canariensis* ähneln der europäischen Stechpalme sehr. Neben den Kanarischen Inseln kommen als eiszeitliche Rückzugsgebiete lokalklimatisch geeignete, kleine Waldinseln in der weiteren Mediterraneis sowie der aralo-kaspische Raum und der Kaukasus in Frage. In den östlichen isolierten Refugialstandorten des Schwarzen Meeres hat offenbar eine glaziale Sippendifferenzierung von *Ilex colchica* und *Ilex spinigera* stattgefunden, welche noch heute über ihren glazialen Refugien nicht hinausgekommen sind (CALLAUCH 1983).

Die westlich vikariierende *Ilex aquifolium* wird unter anderem ihre eiszeitlichen Überdauerungsstandorte im südlichen iberischen Raum gehabt haben. Von hier aus setzte bei allmählicher Klimaverbesserung eine Wanderung in die eisfreien Gebiete des nordwestlichen und zentralen Mitteleuropas ein.

2.1 Die nacheiszeitliche Ausbreitung von *Ilex aquifolium* in Europa

Die Einwanderungs- und Ausbreitungszeiten von *Ilex aquifolium* zeigt Abbildung 2, welche sich auf nachweisliche Pollenfunde stützt. Zahlreiche Angaben von LANG (1970) sind hier ergänzt und zeichnen das charakteristische Bild einer wärmezeitlichen Massenausbreitung aus dem atlantisch-submediterranen Raum, die zu Beginn der Älteren Dryaszeit beginnt (Profil Landos, Massif Central von DE BEAULIEU et al. 1984), sich im Präboreal fortsetzt (GODWIN 1956, OLDFIELD 1964) und im Verlauf des Boreals bereits an die heutige Ostgrenze von *Ilex aquifolium* reicht. Stellenweise ging *Ilex* in kontinentalen Regionen sogar über ihr heutiges Areal hinaus.

Nach den in Abbildung 2 zusammengestellten Pollenfunden hatte *Ilex aquifolium* die damaligen küstennahen Regionen Mitteleuropas bis nach Südnorwegen hin eingenommen und wanderte in späterer Zeit mit beginnender Klimaerwärmung im folgenden Atlantikum massiv in das Binnenland ein. Die Pollenfunde und deren zeitliche Einordnung legen einen postglazialen Wanderweg der Stechpalme nach Nordosten entlang der heutigen Atlantikküste nahe, zu einer Zeit im Boreal, als eine vergleichsweise hohe thermische Qzeanität vor Beginn der Meerestransgressionen den Verlauf von Winterisothermen in Nordwesteuropa den heutigen Verhältnissen offenbar sehr ähnlich gestaltete (s. auch KUBITZKI 1961).

2.2 Faktoren für die *Ilex*-Ausbreitung am Beispiel Nordwestdeutschlands

Die bisher frühesten Nachweise von *Ilex*-Pollen in Nordwestdeutschland (vgl. Abb. 2) aus dem Boreal setzen sich über alle Pollenzonen bis in das Subatlantikum fort, wobei offenbar erst mit dem Eingriff des Menschen in die ehemals geschlossene Waldlandschaft des atlantischen Eichenmischwaldes die Stechpalme bessere Entwicklungsbedingungen finden konnte, wie auch VAN ZEIST (1959), OVERBECK (1975) und HÜPPE et al. (1989) betonen. Das zeigt auch die Abbildung 3 (im Anhang).

Zur Erläuterung dieses Phänomens sollen zunächst einige klärende Grunderscheinungen der regionalen Waldentwicklung Nordwestdeutschlands vorausgeschickt werden: Die Phase des nacheiszeitlichen Klimaoptimums in Atlantikum ist gekennzeichnet durch den totalen Wandel in der Holzartenkombination vorausgegangener borealer Wälder, die sich nunmehr als Eichenmischwälder aus *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Alnus* und *Acer* etablieren. Hier wird auch *Ilex aquifolium* mit unterschiedlichen Mengenanteilen im Unterholz und an den Lichtstellen der natürlichen Wälder gewachsen sein. Neue Pollenanalysen (z.B. POTT 1982, 1985a, KÜSTER 1988) bezeugen außerdem naturräumlich bedingte verschiedenartige Gehölzartenkombinationen und Vegetationsmuster des Eichenmischwaldes, der sich beispielsweise in den pleistozänen Geestlandschaften der nordwesteuropäischen Tiefländer als erlenreicher Typ repräsentiert. Lindenreiche atlantische Eichenmischwälder mit wahrscheinlich beträchtlichem Anteil von *Corylus avellana* im Unterwuchs bestimmen dabei das Vegetationsbild der Mittel-

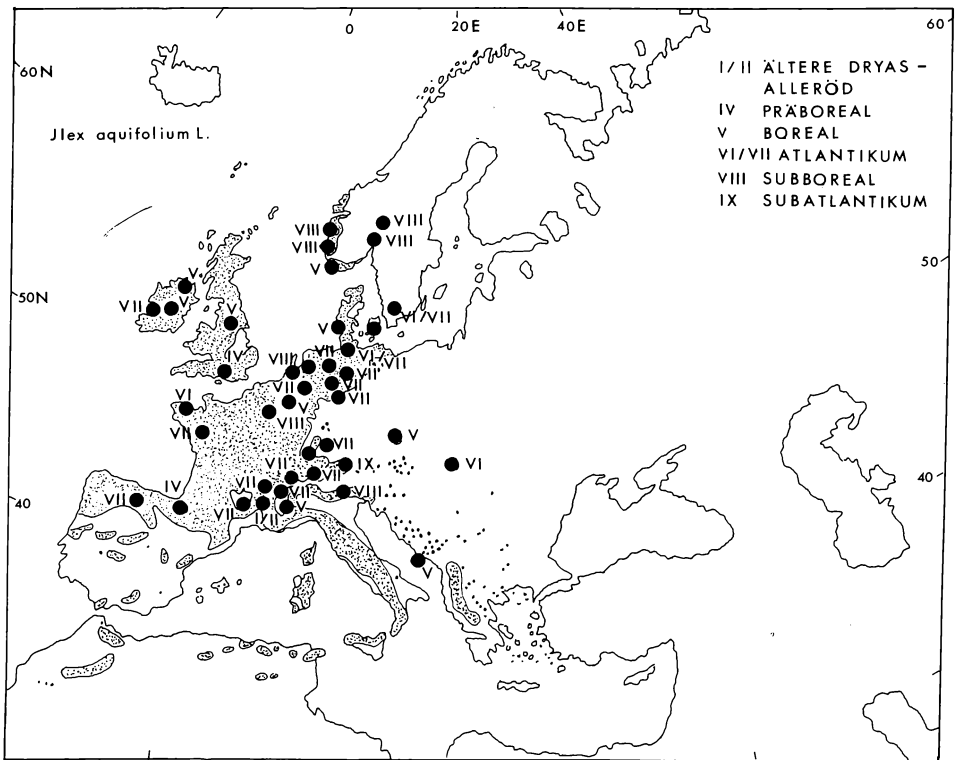


Abb. 2: Heutige Verbreitung von *Ilex aquifolium* L. und nacheiszeitlichen Pollenfunde (erweitert nach LANG 1970).

Frühestes Auftreten von *Ilex*-Pollen nach Angaben von ALETSEE 1959 (Schleswig Holstein, Atlantikum), BARTHELEMY & LECHEVALIER 1984 (Normandie-Atlantikum), BEUG 1961 (Dalmatien-Boreal), BEUG 1964 (Gardasee-Atlantikum), BRADSHAW 1988 (Irland-Atlantikum), CLAUSEN 1957 (DE BEAULIEU et al. 1984 (Loiregebiet-Ältere Dryas/Alleröd), FAEGRI 1960 (Norwegen-Boreal, Subboreal), FLORSCHÜTZ et al. 1962 (Nordspanien-Atlantikum), GODWIN 1956, (England-Präboreal, Boreal), HAFSTEN 1956, 1965 (Südnorwegen-Subboreal), HAYEN 1961 (Nordwestdeutschland-Boreal), JALUT 1967 (Nordwestdeutschland-Boreal), JALUT 1967 (Nordwestfrankreich-Atlantikum), JANSSEN 1960 (Süd-Niederlande-Boreal, Atlantikum), JARAI-KOMLODI 1968 (Ungarn-Atlantikum), KALIS 1988 (Rurtal-Atlantikum), KRAMM 1978 (Nordwestdeutschland-Atlantikum), KUBITZKI 1961 (Nordwestdeutschland-Atlantikum), LANG 1958, 1970 (Süddeutschland-Atlantikum, Subboreal), LANG & TRAUTMANN 1961 (Auvergne-Atlantikum), LOTTER 1988 (Schweiz-Atlantikum), MIKKELSEN 1949, 1952 (Dänemark-Boreal), MÜLLER 1962 (Südwestdeutschland-Atlantikum), MULLENDERS 1960 (Ardennen-Atlantikum), CLAUSSEN 1957 (Schweden-Atlantikum), OLDFIELD 1964 (Südwestfrankreich-Präboreal), OVERBECK 1952, 1975 (Nordwestdeutschland-Atlantikum, Subboreal), POLAK 1959 (Niederlande-Subboreal), POTT 1982, 1985a (Nordwestdeutschland-Atlantikum), RYBNICEK & RYBNICKOVA 1968, (Böhmen-Boreal), SMETTAN 1988 (Süddeutschland-Atlantikum), SMITH 1958 (Irland-Boreal), SOLESNESS & FAEGRI 1952 (Norwegen-Boreal), STRAKA 1958 (Eifel-Subboreal), WEGMÜLLER 1966 (Schweizer Jura-Atlantikum), WELTEN 1982 (Wallis-Boreal, Atlantikum), WIERMANN & SCHULZE 1986 (Nordwestdeutschland-Atlantikum), VAN ZEIST 1959 (Niederlande-Subboreal)

gebirge, und auch im Gebiet der Lößböden ist der Eichenmischwald zumindest während der älteren Periode des Atlantikums durch Lindenreichtum gekennzeichnet (vgl. auch PFAFFENBERG 1933, KRAMM 1980, STALLING 1983, BURRICHTER & POTT 1987). In den atlantischen Mittelgebirgslandschaften dominierte die Eiche. Ulmenreiche Gebiete waren beispielsweise lokal in der Niederrheinischen Bucht, im Harz oder in der Rhön anzutreffen. Der Eichenmischwald war also kein einheitlicher Vegetationstyp des Atlantikums.

Dieses unterschiedliche Muster der Verbreitung und Dominanz der Gehölzarten mag sich auch auf die damalige räumliche Verteilung und die Mengenteile von *Ilex aquifolium* ausge-

wirkt haben, wobei die Hülse auf den nährstoffreicheren Löß- und Kalkstandorten der höheren Lagen in den lindenreichen Eichenmischwäldern wohl bessere Lebensbedingungen vorfand (Abb. 3).

Zusätzlich vollzieht sich an der Wende des Atlantikums zum Subboreal mit der Buchenentfaltung ein bemerkenswerter Wandel im damaligen Waldbild, wobei in den Pollendiagrammen auffällige Korrelationen zwischen einer Ausbreitung von *Fagus sylvatica* und einer stellenweisen Anreicherung von *Ilex aquifolium* mit meist gegenläufigem Verhalten der Pollenspektren zurückgehender *Tilia*-, *Ulmus*-, *Quercus*- sowie *Corylus*-Anteile festzustellen sind (POTT 1989). Infolge von Klimaveränderungen und bedingt durch edaphische und sukzessionsbiologische Phänomene wie Bodenreifung, Waldbodenbesiedlung mit Pionierarten usw. formieren sich nun die Buchenwälder und Buchenmischbestände räumlich und zeitlich differenziert in mehreren Schüben auf Kosten der damaligen Eichenmischwälder (s. auch Abb. 3).

Ulmen- und Lindenrückgang erfolgten bei langsamer Klimaverschlechterung allmählich über einen langen Zeitraum hinweg, so daß vor allem nach Wegfall der Lindenkonkurrenz die Buche dicht schließen und nun allein vorherrschender Waldbaum werden konnte (zu den speziellen Faktoren der Buchenausbreitung s. POTT 1989). Nur die extrem nährstoffarmen bzw. grund- oder stauwasserbeeinflussten Böden und steilsten Trockenhänge blieben dabei buchenfrei.

Während der Buchenausbreitung erfolgten gerade in den randlichen Mittelgebirgen und besonders in den Lößbörden die ersten Eingriffe spätneolithischer bzw. bronzezeitlicher Menschen, wie auch die Siedlungszeigerpollenkurven der Abbildung 3 für verschiedene Naturräume mit unterschiedlichen Zeiten verdeutlichen. Dem charakteristischen Rückgang von Linden- und Ulmen-Pollenfrequenzen steht dabei ein Anstieg von Siedlungszeigern gegenüber, der durch Landnahmeprozesse und Waldweidephänomene mit Waldöffnungen sowie durch neu geschaffene Ersatzstandorte bedingt sein kann. Direkte anthropogene Einwirkungen mit Schneitelwirtschaft oder Nutzung von Lindenborke können darüberhinaus in Verbindung mit der verbleibenden Buchenkonkurrenz den Abfall der Linden- und Ulmen-Pollenfrequenzen intensiviert haben (s. dazu ISENBERG 1979, POTT 1983, BURRICHTER & POTT 1983, BEHRE 1988).

Interessanterweise erscheint auch *Ilex aquifolium* zu Beginn neolithischer Siedlungstätigkeiten verstärkt in solchen Pollendiagrammen (vgl. Abb. 3, Hiddeser Bent, Bühlheimer Heide), die aus Kleinstmooren stammen und das Umfeld anspruchsvoller, aktueller Buchen bzw. Buchenmischwälder widerspiegeln. Dort bildet – wie fast überall im wintermilden, atlantischen Klimabereich Nordwesteuropas – *Ilex aquifolium* noch heute dichte Unterholzbestände vor allem in nur mäßig überformten ehemaligen Waldhutungen bzw. in hofnahen Privatwäldern alter Bauernhöfe, in ehemaligen Bannwäldern (Hiddeser Bent) sowie in schwächer genutzten Waldmarken (Bühlheimer Heide). Der gehäufte, oft faziesbildende *Ilex*-Unterwuchs dürfte in den genannten Waldtypen nach POTT & BURRICHTER (1983) vorwiegend drei Ursachen haben:

- *Ilex aquifolium* wird aufgrund seiner stacheligen Hartlaubblätter weitgehend vom Großvieh gemieden und bei der Waldhude somit positiv ausgelesen.
- Die Fähigkeit zur intensiven vegetativen Vermehrung durch Bewurzelung und Ausschlag der am Boden liegenden Zweige fördert die Expansion und dichte Bestandesbildung dieser Art (s. auch LOHMEYER & BOHN 1973). Sie kann sich im Waldesschatten vollziehen, wirkt sich aber bei etwas stärkerer Belichtung optimal aus, entweder infolge Auflichtung der Wälder oder bei Seitenlicht (Abb. 4). Unter diesen Bedingungen kommt *Ilex* auch zur Blüten- und Fruchtbildung.
- Als atlantisch-submediterranes Gehölz mit den bereits erwähnten mild-humiden Klimagesprächen und langer Vegetationsperiode spielt die Beeinträchtigung durch Früh- und Spätfrostgefährdung die wesentliche Rolle. Diese steigert sich mit zunehmender Ausrichtung nach Osten und steigender Höhe im Bergland. Daher ist *Ilex* an den nördlichen, östlichen und südlichen Arealgrenzen auf einen Überhältererschutz angewiesen, der in ehemals mäßig überformten Hudewäldern ausreichte, aber in stark degradierten Markenwäldern vielfach nicht mehr vorhanden war.



Abb. 4: Dichter *Ilex*-Unterwuchs kennzeichnet die ehemaligen Hude- und Schneitelflächen im Neuenburger Urwald bei Varel i.O. Durch den verschiedenartigen und unregelmäßigen Bestandsaufbau der Baumschicht mit alten Solitäreichen und Schneitelhainbuchen ist eine ausgeprägte Strauchschicht vom meist faziesbildenden *Ilex* ermöglicht.

Das erklärt auch die geringen *Ilex*-Pollenfunde in vielen Mooren des pleistozänen Nordwestdeutschlands (vgl. auch Abb. 3, Speller Dose) und seiner vergleichbaren Nachbargebiete. Hier waren die regenerationsschwachen, bodensaurigen Eichenmischwälder, die ohnehin nur wenig *Ilex* enthielten, vielerorts recht frühzeitig in *Calluna*-Heideflächen und Triftlandschaften verwandelt worden. Wo aber *Ilex aquifolium* auf den verbliebenden Restflächen der Buchen-Eichenwaldgebiete, in staufeuchten Eichen-Hainbuchenwald-Landschaften oder gar in den reinen Buchenwäldern als wichtiges, dann aber durch mäßige Waldhude gefördertes Element erscheint, bezeugt er vielfach den frühen Anfang der Waldweidewirtschaft. Der Kurvenverlauf des *Ilex*-Pollens zeigt weiterhin ein paralleles wie synchrones Verhalten mit siedlungsintensiven Phasen und Siedlungsdepressionen (s. Abb. 3), wobei solche konvergenten Pollenspektren eine hudebedingte Ausbreitung von *Ilex aquifolium* offenkundig erscheinen lassen (vgl. u.a. TROELS-SMITH 1960, POTT 1982, 1985a, 1985b, HÜPPE et al. 1989).

3. Die heutige Verbreitung von *Ilex aquifolium* in Waldgesellschaften Europas

In seiner geographischen Verbreitung zeigt *Ilex* große Koinzidenzen zum heutigen Areal von *Fagus sylvatica*, stellenweise sogar auch Bindungen an die *Abies alba*-Vorkommen des Südens; so ist im gesamten Nordalpenraum die Stechpalme innig an Buchen- und Weißstannenvorkommen gebunden. Als Schattbäume mögen *Fagus* und *Abies* seit jeher eine Funktion als Überhälter gehabt haben. Zahlreiche Buchenwälder der atlantischen Regionen und Buchenmischwaldtypen (z.B. *Abieti-Fagetum*, *Galio-Abietum*) oder gar die montanen Buchenwälder Italiens des *Fagion australo-italicum* weisen eine hohe Anzahl schattenertragender Hartlaub-

gewächse oder immergrüner Arten auf, die diesen sommergrünen Laubwäldern vor allem im Winter den Aspekt einer strukturell besonderen Mischvegetation verleihen. Die montanen italienischen und korsischen Buchenwälder zeigen nach PIGNATTI et al. (1989) an der europäischen Südgrenze der Buche bis nach Sizilien hinein hohe Mengenanteile von *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata* und *Daphne laureola*; sie sind bezeichnenderweise auch als *Aquifolio-Fagetum* von GENTILE (1969) beschrieben worden. Diese Elemente lassen solche Wälder mit zusätzlich hohen Endemitenanteilen als Relikte einer endtertiären Vegetation erscheinen, in der immergrüne und sommergrüne Elemente gemeinsam gedeihen.

Ähnliches mag für die südwesteuropäischen *Ruscus aculeatus*-, *Rubia peregrina*-, *Hedera helix*-, *Buxus sempervirens*- und *Ilex*-reichen Wälder mit Buche gelten (*Rusco-Fagetum*, *Ilici-Fagetum* nach DURIN et al. 1967, TOMBAL 1972, RAMEAU 1985, GEHU & JULVE 1989), wo sklerophylle Hartlaubelemente eine dichte immergrüne Strauchschicht unter laubabwerfenden Bäumen bilden.

Auch auf der Balkanhalbinsel wächst *Ilex aquifolium* in *Taxus*-reichen Buchenmischwäldern – allerdings aus *Fagus orientalis* und *F. moesiaca* (HORVAT, GLAVAC & ELLENBERG 1974, CALLAUCH 1983) –, in denen immergrüne Arten das Bild der Strauchschicht mit *Prunus laurocerasus*, *Hedera helix* und *Rhododendron ponticum* bestimmen. Diese Wälder werden von HORVAT, GLAVAC & ELLENBERG (1974) innerhalb der *Fagetalia sylvaticae* als *Rhododendro pontici-Fagetum orientalis* beschrieben.

In den gemäßigten Klimaregionen Mittel- und Nordwesteuropas zeigt *Ilex* keine feste Bindung an bestimmte Waldgesellschaften der *Quercus-Fagetea*. Im euatlantischen Bereich ist *Ilex aquifolium* eine hochstele Kennart des *Blechno-Quercetum*, wie z.B. im Küstengebiet Irlands, wo es von Haus aus keine Buchen gibt. Auf dem Festland erscheint die Hülse aber am häufigsten in Waldtypen mit Buche, geht jedoch auch in hainbuchenreiche Gehölzgesellschaften und sogar in Auenwälder hinein. Offenbar gibt es innerhalb der *Fagetalia sylvaticae* und *Quercetalia robori-petraeae* eine indirekte, anthropo-zoogen gesteuerte Ausbreitungstendenz von *Ilex* im Schutz sommergrüner Laubwald- und Gebüschgesellschaften.

3.1 Biologische und standörtliche Besonderheiten von *Ilex aquifolium*

Die Stechpalme besitzt eine große Vitalität mit der Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung durch Wurzelsprosse, wobei sich besonders bei starkem Beweidungsdruck die Ablegerzweige im Umkreis bis zu mehreren Metern um ältere Pflanzen ausbreiten können. Wenn dazu die jüngsten Blätter und Knospen befressen werden, kommt es zur seitlichen Verzweigung der Sprosse und zur Bildung teppichartiger Dickichte. Die Hülse wirkt dort, wo sie sich durch Polycormonbildung zwergstrauchartig bis etwa 50 cm hoch flächendeckend ausbreitet, als optimaler Laubfänger. Das hat zur Folge, daß sich derartige Flächen im Feinnivellement der Bodenoberfläche stufenartig von der Umgebung abheben können. *Ilex* ist in der Lage, durch hohe Laubdecken wieder auszutreiben und kann so zahlreiche Konkurrenten in der Krautschicht des Waldes unterdrücken. Seine Ausschlagfähigkeit sowie die zusätzlichen generativen Vermehrungsmöglichkeiten bei meist starkem Fruchtansatz mit Ornithochorie machen somit das verbreitete Vorkommen von *Ilex* verständlich (vgl. SCHULZ-DÖPFNER 1925, RUNGE 1950).

Auch hinsichtlich seiner edaphischen Ansprüche verhält sich *Ilex* indifferent. Er überwiegt zwar auf mäßig trockenen humusreichen Sand- und Lehmböden; bei entsprechenden lokalklimatisch günstigen luftfeuchten und frostgeschützten Situationen geht die Hülse aber auch auf kalkreiche Böden über. Nach PETERKEN & LLOYD (1967) vermag *Ilex* durchaus noch Böden zu bewachsen, die bis zu 80 % Kalk enthalten; sein Fehlen auf südexponierten Kalkstandorten in Mittel- und Südeuropa ist also wiederum klimatisch bedingt.

Als langsamwüchsige Schattholzart erreicht die Stechpalme ein vergleichsweise hohes Mindestalter von 165 Jahren mit Maximalwerten bis zu 300 Jahren (CALLAUCH 1983, OBERDORFER 1983). Seine immergrünen, gewellten, ledrig-starren und meist dornig gezähnten Blätter sind bei älteren Exemplaren aber auch ganzrandig mit flach-ovaler Form. Wo sich *Ilex aquifolium* einmal angesiedelt hat, vermag er also über lange Zeit zu überdauern, solange er nicht durch allzu starke Holzeinschläge oder Aufforstungsmaßnahmen zurückgedrängt wird.

Die früheren *Ilex*-Bestände sind schon wegen ihrer vielfachen Verwendung als Laubfutter eingengt worden, wobei weichgeklopfte Blätter und Jungtriebe als Winterfutter für das Vieh dienten (FOERSTER 1913, 1916); die heutigen Bestände an Stechpalmen sind wegen des Sammelns der rotfrüchtigen Zweige oft bedroht, auch in Gegenden, wo die Hülse keine Seltenheit ist. Deshalb verdient *Ilex* als „Naturdenkmal“ vorwiegend an seinen Arealgrenzen allen Schutz. LEITHAEUSER (1913), FOERSTER (1919), BRINKMANN (1921, 1923) sowie LOESENER (1930) forderten schon in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts die Schonung von *Ilex aquifolium*. HESMER & SCHRÖDER (1963) geben nach archivalischen Untersuchungen sogar für das 16. und 17. Jahrhundert an, daß das Abhauen von Stechpalmen unter Strafe gestellt war.

Im subatlantischen Klimagebiet erlangt *Ilex* seine Wachstumsgrenze bei 10-12 m Höhe als oftmals pyramidenförmig wachsender Baum. Er kann jedoch an der französischen Atlantikküste sowie auf den britischen Inseln im Freiland auch Höhen von 23 Metern erreichen (vgl. auch zahlreiche Angaben bei LOESENER 1919, 1942, HEMPELMANN 1921, LÜSTNER 1921, SCHUHMACHER 1934, OBERKIRCH 1939, MARZELL 1965, PETERKEN & LLOYD 1967).

3.2 Vergesellschaftung von *Ilex aquifolium* in nordwesteuropäischen Wäldern

Wie hoch der *Ilex*-Anteil an der Gehölz- bzw. Krautschicht der natürlichen Waldgesellschaften ursprünglich gewesen ist, läßt sich heute nicht mehr feststellen. Grundsätzlich bleibt aber auch zu bemerken, daß sich *Ilex* innerhalb von gelichteten Buchenwäldern auf die Strauchschicht beschränkt (Abb. 5); in lichten Eichenmischwäldern kann die Stechpalme bei baumförmigen Wuchs dagegen Höhen von gut 7 Metern im Mittel aufweisen.



Abb. 5: Noch heute beweideter Buchenniederwald im Hügellgebiet bei Osnabrück mit dicht schließendem Unterwuchs der verbißresistenten Hülse (*Ilex aquifolium*); Winter 1985.

Die aktuellen *Ilex*-Vorkommen in den Bauernwäldern, markengenossenschaftlichen Hudewaldbezirken oder aufgelassenen, nur schwach überformten ehemaligen Bannwäldern (z.B. Neuenburger Urwald, Hasbruch, Bentheimer Wald) sowie in ehemaligen Niederwaldhütungen stammen meistens aus der Zeit vor den Allmendteilungen des 18. und 19. Jahrhundert bzw. finden sich in rezenten Extensivwäldern (vgl. auch Darstellungen bei POTT 1983, 1985b).

Auf Silikatstandorten lassen sie sich dem Wuchsbereich von *Quercion robori-petraeae* und *Luzulo-Fagenion*-Gesellschaften zuordnen. Ferner finden sie sich aber auch gehäuft in *Carpinion*- und *Fagion*- bzw. *Galio odorati-Fagenion*-Waldgesellschaften (Tab. 1 im Anhang). Der floristische Charakter solcher ehemals extensiv genutzten, *Ilex*-reichen Wälder ist im allgemeinen trotz gewisser Ruderalisations- und Verlichtungseffekte noch gut zu erkennen. Syntaxonomisch sind solche Bestände als *Ilex*-reiche Ausbildungen oder besser als geographische Gebietsausbildungen in Form subatlantischer Vikarianten spezieller Ausgangsgesellschaften zu bewerten. DIERSCHKE (1989) beschreibt für die Eifel einen Hainsimsen-Seggenbuchenwald vom Typ des *Carici-Fagetum luzuletosum* mit *Ilex aquifolium* als Differentialart einer westlich verbreiteten Vikariante, die sich in den Allgäuer Alpen und am westlichen Alpenrand nach MÜLLER (1989) auch im *Seslerio-Fagetum* wiederfindet. Auch in Platterbsen-Waldgersten-Buchenwäldern (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum* = *Melico-Fagetum lathyretosum*) des Teutoburger Waldes, des nördlichen Sauerlandes und der Eifel finden sich *Ilex*-reiche geographische Ausbildungen (BUDE & BROCKHAUS 1954, TRAUTMANN 1973, POTT 1981, 1985b, DIERSCHKE 1989).

Der von BRAUN-BLANQUET (1967) beschriebene westeuropäische Verband *Ilici-Fagion* kann in diesem Zusammenhang ebenfalls als vikarierender Parallelverband zum mitteleuropäischen *Luzulo-Fagion* oder *Luzulo-Fagenion*-Unterverband aufgefaßt werden. So sind auch die *Ilex*-reichen Buchenwälder der Bretagne und Normandie sowie die des Baskenlandes als Vikarianten des subatlantisch-subkontinentalen *Fago-Quercetum* anzusehen, wobei letztere als Hudewälder mit ihrem Stechpalmenreichtum große floristische und strukturelle Verwandtschaft zum *Ilici-Fagetum* zeigen.

Von den westlichen Schweizer Voralpen reichen *Ilex*-haltige Buchenwälder aus dem Gesellschaftsbereich des *Dentario-heptaphyllidi-Fagetum* über den südbadischen Raum bis in das Markgräflerland hinein (s. auch OBERDORFER & MÜLLER 1984, MÜLLER 1989). Am Schwarzwald-Westrand und in den von Westen heraufgreifenden Tälern der niederschlagsreichen, wintermilden Schwarzwald-Vorberge wechselt *Ilex* dagegen auf die sauren Böden der Grundgebirge und Bundsandsteingebiete mit ihren Buchenwäldern vom Typ des *Ilici-Fagetum*.

3.3 *Ilex*-reiche Wälder Nordwestdeutschlands

Aus den Vegetationsaufnahmen der Tabelle 1 wird ersichtlich, daß Struktur und Bestandsaufbau der Wälder durch die ehemaligen Nutzungen entscheidend geprägt sind. Diese Wälder zeichnen sich vielfach durch einen Baumbestand unterschiedlichen Alters und durch Vielgestaltigkeit aus. Ihre meist mächtige *Ilex*-Strauchschicht ist an Verlichtungsstellen zusätzlich durch diverse *Rubus*- und *Crataegus*-Arten gekennzeichnet. Zur physiognomischen Eigenart solcher Waldbestände gehört auch der gewisse Reichtum an *Hedera helix* in der Krautschicht, die wie *Ilex* als Halbschattenpflanze und Tertiärrelikt ebenfalls atlantisch-subatlantisch verbreitet ist.

Ilex aquifolium wird in Nordwestdeutschland an seiner südöstlichen Arealgrenze in den Waldgebirgen des Süderberglandes, im Südosten Westfalens und Nordhessen bzw. im Bergischen Land durch ehemalige Waldfeldbaunutzungen (z.B. bäuerliche Niederwald- und Haubergswirtschaft, s. FRITZ 1951, POTT 1985b) sehr stark zurückgedrängt, so daß die Hülse innerhalb ihres Hauptverbreitungsgebietes im nordwestdeutschen Flachland einer anthropozogenen Förderung, an ihren Arealgrenzen in der Montanstufe bei allzu starker Degradation des Waldbestandes jedoch einer Einengung unterlegen ist.

3.3.1 Verbreitung von *Ilex* in bodensauren Eichenmischwäldern des *Quercion robori-petraeae*

Aus dem Verband der Bodensauren Eichenmischwälder des *Quercion robori-petraeae* sind in Tabelle 1 nur die *Ilex*-reichen Bestände des *Fago-Quercetum* (Nr. 1–18) und des *Luzulo-Quercetum* (Nr. 19–22) dokumentiert. *Ilex* hat auf den flachgründigen, skelettreichen und steilen Hängen des Wuppertales im Raum Solingen innerhalb der *Luzulo-Quercetum*-Wälder nur eine vergleichsweise schwache Wuchskraft. Normalerweise sind derartige, von Traubeneichen (*Quercus petraea*) beherrschte, kleinflächige Hangwälder auch frei von *Ilex*; die beschriebenen Vorkommen müssen also dem subatlantischen Klima dieser Region mit vergleichsweise hohen Niederschlägen von 1100–1250 mm/Jahr zugerechnet werden. In strengen Wintern gehört das nördliche Bergische Land mit mittleren Januartemperaturen von 0,6° C deshalb zu den mildesten Zonen des Rheinischen Schiefergebirges.

Das Verbreitungsgebiet der Bodensauren Eichenmischwälder ist in groben Zügen mit dem pleistozänen Geestbereich Nordwestdeutschlands identisch. Der auf extrem nährstoffarmen Quarzsandböden stockende Birken-Eichenwald (*Betulo-Quercetum*) ist nicht in *Ilex*-reicher Ausbildung vertreten. Die Degradation dieses Waldes durch frühere Extensivnutzungen führte zur verstärkten Podsolierung des Bodens und überwiegend zur Bildung offener, zwergstraucherreicher Heidegesellschaften (vgl. u.a. ELLENBERG 1986, POTT 1988). Aufgrund der geringen Regenerationskraft von Birken-Eichenwäldern fehlte damals der Stechpalme auf den waldarmen Flächen der Schutz einer nicht zu stark gelichteten Baumschicht.

Betulo-Quercetum- und *Fago-Quercetum*-Wälder haben aber hinsichtlich ihrer Verbreitung, Artenzusammensetzung und Ökologie viele Gemeinsamkeiten. Beide sind im potentiellen Waldmosaik der Geest die flächendeckenden Waldgesellschaften (s. auch Vegetationskarte bei BURRICHTER et al. 1988), wobei dem Buchen-Eichenwald stets die besseren Standorte vorgehalten bleiben. Hier finden sich auf trockenen sowie wechselfeuchten, schwach anlehmi-gen Sandböden in wenigen hofnahen Bauernwäldern vor allem Buchen mit großen Anteilen von Trauben- und Stieleichen (*Quercus petraea*, *Q. robur*) zu charakteristischen Gehölzkombinationen zusammen. In diesen Wäldern bildet *Ilex aquifolium* die dichtesten Unterholzbestände des Gebietes, vor allem in den kleinen oder mittelgroßen Parzellen meist bäuerlichen Besitzes sowie in gepflanzten Eichenkämpfen (Tab. 1, Nr. 1–6; vgl. auch HÜPPE et al. 1989). Diese dienen neben ihrer Funktion als Bauholzvorrat für die Errichtung der gebietstypischen Fachwerkhäuser vor allem der herbstlichen Eichelmast. Kennzeichnend für die lichten Eichenbestände ist ein Kronenschluß von nur 70–85%. Zahlreiche baumförmige *Ilex*-Individuen reichen mit fast 10 m Höhe in solitärer Wuchsform sogar bis in die untere Baumschicht hinein. Hier kann sich auch die nordamerikanische Kupfer-Felsenbirne (*Amelanchier lamarckii*) stellenweise zwischen den *Ilex*-Herden gut behaupten. Der atlantisch verbreitete Rankende Lerchensporn (*Cordyialis claviculata*) findet sich ebenfalls gehäuft in den Eichenkämpfen; seine neuerliche Ausbreitung hängt offenbar auch mit kurzfristig hohen Stickstoffangeboten zusammen, die zusätzlich aus N-Depositionen der Luft auf die ursprünglich nährstoffarmen Sandböden gelangen.

Ilex-reiche Buchenmischwälder von Typ des *Fago-Quercetum typicum* (Tab. 1, Nr. 7–13) und des *F.-Q. molinietosum* (Tab. 1, Nr. 14–18) stocken auf kolloid- und damit etwas nährstoffreicheren Sandböden. Sie unterscheiden sich von den vorher beschriebenen Beständen durch ihren relativ hohen Buchenanteil. Durch die hohen Deckungsgrade von *Ilex* werden viele Krautarten – auch die Kennarten der Gesellschaft – ausgedunkelt, so daß die pflanzensoziologische Abgrenzung und Charakterisierung dieser Wälder recht schwierig ist. Beispielsweise ist fast immer *Quercus robur* in den *Ilex*-reichen Buchen-Eichenwäldern vertreten; als Relikte ehemaliger Mast- und Hudenutzungen findet man außerdem hin und wieder Kappungsformen und Verbißmarken alter Masteichen.

3.3.2 Verbreitung von *Ilex* in Silikatbuchenwäldern

Bodensaure Buchenwälder vom Typ des *Luzulo-Fagetum* bzw. *Avenello-Fagetum* sind im nördlichen Sauerland und Bergischen Land (z.B. Raum Ruhrtal bei Hattingen, Wälder südlich von Bochum, sowie bei Wuppertal, vgl. HOLTKÖTTER 1985) stellenweise durch eine hallen-

artige, zum Teil aber stark schattende Baumschicht bestimmt, unter der *Ilex* eine oftmals deckende Strauchschicht bildet (Tab. 1, Nr. 23–26). Vielerorts zeigen die Wälder aber auch Spuren ehemaliger extensiver Wald- und Holznutzungen mit stark verwachsenen, mehrstämmigen Buchen. Die stark schattende Hülse wird zum beherrschenden Element des Unterwuchses, sie bildet stellenweise undurchdringliche Dickichte, die das Aufkommen von Krautelementen unterdrücken. Das nur schwer abbaubare Buchenlaub sammelt sich in den *Ilex*-Büschen und kann dort eine bis zu 20 cm mächtige Rohhumusschicht bilden; Farnreiche Ausbildungen des Hülsen-Buchenwaldes mit *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* und *D. dilatata* finden sich an nordexponierten, lokalklimatisch feuchteren Stellen (s. Tab. 1, Nr. 27–29).

3.3.3 Ilex-reiche Eichen-Hainbuchenwälder

Verglichen mit dem Gebiet des Bodensauren Eichenmischwaldes besitzen die heutigen *Carpinion*-Wuchsbezirke mit zahlreichen kleineren oder auch umfangreicheren Laubwaldinseln noch vielfältige Zeugen der ehemaligen geschlossenen Walddecke. Die meisten Bestände haben sich von den ärgsten Schäden, die ihnen durch ehemalige Waldhude und extensive Holznutzung zugefügt worden sind, wieder erholt und den Charakter, wenn auch nicht natürlicher, so doch naturnaher Wälder angenommen (BURRICHTER et al. 1988).

Auch hinsichtlich der soziologischen Struktur und des Arteninventars unterscheiden sich die Eichen-Hainbuchenwälder aus dem Gesellschaftsbereich des *Stellario-Carpinetum* deutlich von den Waldgesellschaften des *Quercion robori-petraeae* (vgl. Tab. 1). Während innerhalb der *Quercetalia robori-petraeae* anspruchslose Acidophyten maßgeblich den Aufbau der Wälder kennzeichnen, sind es hier innerhalb der *Fagetalia sylvaticae* vor allem die meso- bis eutraphenten Pflanzenarten.

Der Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwald kann nach LOHMEYER (1967) in drei Subassoziationen aufgegliedert werden, die sich ökologisch und floristisch voneinander abheben. Es sind in der Reihenfolge ihrer zunehmenden Trophie-Ansprüche zunächst das *Stellario-Carpinetum perichlymenetosum* (Tab. 1, Nr. 30–35), das *S.-C. typicum* (Nr. 36–41), sowie das *S.-C. stachyretosum* (Nr. 42–46). Gemeinsam ist allen Eichen-Hainbuchenwäldern die Vorherrschaft der Stieleiche und ein hoher Mengenanteil der Hainbuche. Die Strauchschicht mit dichtem *Ilex*-Unterwuchs ist in allen drei Subassoziationen ungefähr gleich mächtig und darf in unseren heutigen schattigen Wirtschafts-Eichen-Hainbuchenwäldern als unnatürlich angesehen werden. Dichte Strauchbestände deuten wiederum auf erhebliche menschliche Störungen in der Vergangenheit hin (BURRICHTER 1969, POTT & BURRICHTER 1982, BURRICHTER et al. 1988). In den *Ilex*-reichen Eichen-Hainbuchenwäldern sind an den kleinen *Ilex*-freien Stellen immer noch Kleinsträucher und Kräuter zu finden, die in den Buchen-Eichenwäldern meistens noch fehlen.

3.3.4 Artenarme und Artenreiche Buchenwälder in Ilex-reicher Ausbildung

Die Buchenwälder auf Kalksteinen und Löß sind in Nordwestdeutschland schon bei Höhenlagen um 50 m über NN typisch entwickelt. Flattergras-reiche Buchenwälder (Tab. 1, Nr. 47–53) auf lößreichen Standorten nehmen hinsichtlich ihrer Trophieansprüche eine Mittelstellung zwischen den acidophytischen *Fago-Quercetum*- bzw. *Luzulo-Fagetum*-Wäldern auf der einen Seite und den anspruchsvollen Waldmeister-Buchenwäldern (*Galio odorati-Fagetum*) auf der anderen Seite ein. Syntaxonomisch wird der Flattergras-Buchenwald dementsprechend auch neuerdings als artenarme Ausbildung der *Galio odorati-Fagenion*-Gesellschaften eingestuft (DIERSCHKE 1989). Da aufgrund der günstigen topographischen und edaphischen Eigenschaften die Wuchsbereiche des Flattergras-Buchenwaldes auf den Lößböden vom frühesten Neolithikum bis heute, also über einen Zeitraum von etwa 6500 Jahren, bevorzugte Siedlungs- und Ackerbaugebiete geblieben sind, sind naturnahe Wälder meist nur noch als kleinflächige Restbestände vorhanden. Die systematische Einordnung solcher Bestände auf meist degradierten, verdichteten oder ausgewaschenen Böden wird infolge des *Ilex*-Reichtums und daraus resultierender labiler Artenkombination bzw. Artenarmut zusätzlich erschwert.

Ilex-reiche Waldmeister-Buchenwälder über meist lößbedecktem Kalk zeigen zwischen den Strüchern eine oftmals gut entwickelte Krautschicht aus anspruchsvollen Basiphyten. Auch hier bezeugen herdenhaft auftretende Perlgrasbestände aus *Melica uniflora* Aushagerungseffekte durch ehemalige Extensivnutzungen. Wie bereits erwähnt, sind hülsenreiche Ausbildungen der anspruchsvollen Buchenwälder wegen der hohen Trockenheit auf klüftigem Kalkstein aber kaum zu finden. Niederwälder im Wuchsbereich potentieller Kalkbuchenwälder sind dagegen bei nur mäßiger Überformung vielfach mit dichten Unterholzbeständen von *Ilex aquifolium* versehen (s. auch Abb. 5). Deren vegetationssystematische Erfassung findet sich bei POTT (1981 und 1985b). Auch solche Typen sind nur als *Ilex*-reiche Ausbildungen spezieller Ausgangsgesellschaften zu werten.

4. Schlußbemerkung

Das Beispiel der Entwicklung heutiger Verbreitungstendenzen von *Ilex aquifolium* zeigt sehr deutlich, wie das gegenwärtige Bild bodenständiger Waldbaumarten in Europa tief in der Vergangenheit verankert ist. Es zeigt sich weiterhin, daß zur konsequenten Erforschung der Pflanzendecke eines Raumes mit pflanzengeographisch-floristischen und pflanzensoziologischen Komponenten auch historisch-genetische Beobachtungsweisen und Gedanken dem besseren Verständnis von Haushalt und Umweltbeziehungen der Pflanzengemeinschaften dienen. Das heutige Bild der Waldvegetation mit den speziellen, z.T. stark abgewandten Holzartenkombinationen, den spezifischen Bestandsstrukturen des natürlichen, naturnahen oder forstwirtschaftlich geprägten Waldes sowie den naturräumlich-zeitlichen Veränderungen der Waldflächen selbst, ist somit das Ergebnis einer langen Entwicklungsgeschichte im Zusammenspiel von Klima, Boden und Mensch.

Literatur

- ALETSEE, L. (1959): Zur Geschichte der Moore und Wälder des nördlichen Holsteins. – Nova Acta Leopoldina N.F. 21, 139: 5–51.
- BARTHELEMY, L., LECHEVALIER, C. (1984): Formation et évolution d' une tourbière Normandie: Le pre Mandit, Gathemo, Manche (France). – Rev. Palaeobiol. Vol. spec. 1–9. Geneve
- BEAULIEU, J.L. de, PONS, A., REILLE, M. (1984): Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la vegetation des monts du Velay, Massif Central, France – Diss. Bot. 72: 45–70. Vaduz.
- BEHRE, K.-E. (1988): The role of man in European vegetation history. – In: HUNTLEY, B., WEBB III, T. (eds.): Vegetation history: 633–672. Dordrecht.
- BEUG, H.J. (1961): Beiträge zur postglazialen Flora- und Vegetationsgeschichte in Süddalmatien: Der See „Malo Jezero“ auf Mljet. – Flora 150: 600–656. Jena.
- (1964): Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte im Gardaseegebiet unter besonderer Berücksichtigung der mediterranen Arten. – Flora 154: 401–444. Jena.
- BRADSHAW, R. W. H. (1988): Spatially-precise studies of forest dynamics. – In: HUNTLEY, B. WEBB III, T.: Vegetation history: 725–751. Dordrecht.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1967): Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. II. Teil. – Vegetatio 14: 1–126. Den Haag.
- BRINKMANN, J. (1921): Schonung des Ilex. – Mitt. Dt. Dendrol. Ges. Jahrb.: 282–284. Darmstadt.
- (1923): Schonet und schützt die Hülse! – Mitt. Dt. Dendrol. Ges. Jahrb.: 212 ff. Darmstadt.
- BURRICHTER, E. (1969): Das Zwillbrocker Venn, Westmünsterland, in moor- und vegetationskundlicher Sicht. – Abh. Landesmus. Naturk. 31 (1). Münster: 60 S.
- , POTT, R. (1983): Verbreitung und Geschichte der Schneitelwirtschaft mit ihren Zeugnissen in Nordwestdeutschland. – Tuexenia 3: 443–453. Göttingen.
- , – (1987): Zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklungsgeschichte von Auenablagerungen im Ahse-Tal bei Soest (Hellwegbörde). – In: KÖHLER, E., WEIN, N. (Hrsg.): Natur- und Kulturräume. Münstersch. Geogr. Arbeiten 27: 129–135. Paderborn.
- , –, FURCH, H. (1988): Die Potentielle natürliche Vegetation. Textteil 42 S. und Karte 1:750.000. Geograph. Landeskundl. Atlas von Westfalen. Hrsg.: Geogr. Kommission f. Westfalen. Münster.

- CALLAUCH, R. (1983): Untersuchungen zur Biologie und Vergesellschaftung der Stechpalme (*Ilex aquifolium*). – Diss. Kassel: 183 S.
- CANDOLLE, A.P. de (1855): *Ilex aquifolium*. *Geographie, Botanique*: 1287 p.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwaldgesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* 1: 107–148. Hannover.
- DURIN, L., GEHU, J. M., NOIRFALISE, A., SOUGNEZ, N. (1967): Les hetraires atlantiques et leur essaim climatique dans le nordouest de la France. – *Bull. Soc. Bot. Nord de la France* 20: 59–89.
- ELLENBERG, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. – Stuttgart: 989 S.
- FAEGRI, K. (1960): *Maps of Distribution of Norwegian Vascular Plants I: Coast Plants*: 1–134. Oslo.
- FLORSCHÜTZE, F., MENENDEZ AMOR, J. (1962): Beitrag zur Kenntnis der quartären Vegetationsgeschichte Nordspaniens. – *Veröff. Geob. Inst. ETH, Rübel* 37: 68–73. Zürich.
- FOERSTER, H. (1913): Die Stechpalme im Bergischen Lande. – *Mitt. Berg. Kom. f. Naturdenkmalpfl.* 1: 11–20. Eberfeld.
- (1916): Die Hülse oder Stechpalme, ein Naturdenkmal. – *Naturdenkmäler* 2,3 (13): 99–145. Berlin.
- (1919): Einiges über *Ilex aquifolium* L. im Bergischen Lande und seinen angrenzenden Gebieten. – *Mitt. Dt. Dendrol. Ges.* 28: 66–69. Darmstadt.
- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nordeuropas. – *Wiesbaden*: 326 S.
- FRITZ, E. (1951): Zur Frage der *Ilex*-Grenze in Südwestfalen. – *Natur u. Heimat* 11: 8–13. Münster.
- GÉHU, J. M., JULVE, Ph. (1989): Die atlantischen Wälder mit Buche: Struktur, Pflanzengeographie, Ökologie, Dynamik und Syntaxonomie. – *Ber. Reinh. Tüxen Ges.* 1: 93–106. Hannover.
- GENTILE, S. (1969): *Sui faggeti dell' Italia Meridionale*. – *Atti Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia ser.* 6 (5).
- GODWIN, H. (1956): *The history of the British flora*. – Cambridge: 384 pp.
- GRISEBACH, A. (1872): *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*. Bd. 1: Leipzig: 603 S.
- HAFSTEN, U. (1956): Pollenanalytische Untersuchungen zur Quartärentwicklung in der Oslofjord area. – *Univ. Bergen Arbok* 1956, *Naturvit. rekke* 8. Bergen: 163 pp.
- (1965): The Norwegian *Cladium mariscus* communities and their post-glacial history. – *Acta Univ. Bergen* 1965, *Ser. Math. Res. Nat.* 4: 1–55. Bergen.
- HAYEN, H. (1961): Zur Kenntnis des Bareler Moores und des dortigen Moorleichen-Fundes von 1784. – *Oldenb. Jahrb.* 60. (2): 69–102. Oldenburg.
- HEMPELMANN, J. (1921): *Ilex aquifolium* im Oldenburger Münsterlande. – *Mitt. Dt. Dendrol. Ges.*: 284 ff. Darmstadt.
- HESMER, H., SCHRÖDER, F.-G. (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächs. Tiefland westl. der Weser u. in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. – *Decheniana Beih.* 11. Bonn: 304 S.
- HOLTKÖTTER, H. W. (1985): *Ilex*-reiche Wälder im nördlichen Bergischen Land. – *Unveröff. Diplomarbeit Bot. Inst. Univ. Münster*. Münster: 64 S.
- HORVAT, J., GLAVAC, V., ELLENBERG, H. (1974): *Vegetation Südeuropas*. – Jena: 768 S.
- HÜPPE, J., POTT, R., STÖRMER, D. (1989): Landschaftsökologisch-vegetationsgeschichtliche Studien im Kiefern-wuchsgebiet der nördlichen Senne. – *Abh. Westf. Mus. f. Naturk.* 51 (3). Münster: 77 S.
- ISENBERG, E. (1979): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte im Gebiet der Grafschaft Bentheim. – *Abh. Landesmus. Naturk.* 41 (2). Münster: 63 S.
- IVERSEN, J. (1944): *Viscum, Hedera and Ilex as climate indicators*. – *Geol. Fören. Stockh. Förh.* 66: 463–483, Stockholm.
- JALUT, G. (1967): Analyse pollinique de la tourbière de l'Archet. – *Pollen et Spores* 9: 305–319. Paris.
- JANSSEN, C.R. (1960): On the lateglacial and postglacial vegetation of South Limburg (Netherlands). – *Wentia* 4: 1–122. Utrecht.
- JARAI-KOMLODI, M. (1968): The late glacial and Holocene Flora of the Hungarian Great Plain. – *Ann. Univ. Sc. Budapest* 9/10: 199–225. Budapest.
- KALIS, A. J. (1988): Zur Umwelt des frühneolithischen Menschen – ein Beitrag der Pollenanalyse. – *Forsch. Ber. Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württ.* 31: 125–137. Stuttgart.
- KRAMM, E. (1978): Pollenanalytische Hochmooruntersuchungen zur Floren- und Siedlungsgeschichte zwischen Ems und Hase. – *Abh. Landesmus. Naturk.* 40 (4). Münster: 44 S.
- (1980): Die Entwicklung der Wälder Westfalens nach der Eiszeit. – *Natur- und Landschaftsk. Westf.* 16 (4): 97–104. Hamm.
- KUBITZKI, K. (1961): Zur Synchronisierung der nordwesteuropäischen Pollendiagramme (mit Beiträgen zur Waldgeschichte Nordwestdeutschlands). – *Flora* 150 (1): 43–72. Jena.

- KÜSTER, H. (1988): Vom Werden einer Kulturlandschaft. – Vegetationsgeschichtliche Studien am Auerberg (Südbayern). – Quellen u. Forsch. zur prähist. und provinzialröm. Archäologie 3: 1–163. Weinheim.
- LANG, G. (1958): Neue Untersuchungen über die spät- und nacheiszeitliche Vegetationsgeschichte des Schwarzwaldes. III. Der Schurmsee im Nord-Schwarzwald. Ein Beitrag zur Kiefernfrage. – Beitr. naturk. Forschg. Südwest.-Dtschl. 18: 20–34. Karlsruhe.
- (1970): Florengeschichte und mediterran-mitteleuropäische Florenbeziehungen. – Feddes Repert. 81 (1–5): 315–335. Berlin.
- , TRAUTMANN, W. (1961): Zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte der Auvergne (Französisches Zentralmassiv). – Flora 150: 11–42. Jena.
- LEITHAEUSER, J. (1913): Die Stechpalme als Kulturdenkmal. – Mitt. Berg. Kom. Naturdenkmalpflege 1: 20 ff. Elberfeld.
- LOESENER, Th. (1919): Die Aquifoliaceen, besonders über Ilex. – Mitt. Dt. Dendrol. Ges. 28: 1–66. Darmstadt.
- (1930): Gefährdung wilder Ilex-Bestände. – Mitt. Dt. Dendrol. Ges. 42: 392–394. Darmstadt.
- (1942): Aquifoliaceae. – Natürl. Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd. 20b: 36–86. Berlin.
- LOHMEYER, W. (1967): Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kern-Münsterlandes und einige seiner Gehölz-Kontaktgesellschaften. – Schriftenr. f. Vegetationskde. 2: 161–180. Bonn-Bad Godesberg.
- , BOHN, U. (1973): Wildsträucher-Sproßkolonien (Polycormone) und ihre Bedeutung für die Vegetationsentwicklung auf brachgefallenem Grünland. – Natur u. Landschaft 48: 75–79. Stuttgart.
- LOTTER, A. (1988): Paläoökologische und paläolimnische Studie des Rotsees bei Luzern. – Diss. Bot. 124. Berlin, Stuttgart: 187 S.
- LÜSTNER, O. (1929): Die Hülse – Mitt. Bez.-Stelle f. Naturdenkmalpflege im Gebiet des Ruhrsiedlungsverbandes zu Essen u.d. Interessentengem. f. Heimatschutz im Industriegebiet zu Essen. 1 (3): 51–55.
- MARZELL, H. (1965): Aquifoliaceae, Stechpalmengewächse. – In HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. V, (1): 234–243. München.
- MEUSEL, H. (1943): Vergleichende Arealkunde. Textband: 1–466. Kartenband: 1–92. Berlin.
- , Jäger, E., RAUSCHERT, S., WEINERT, E. (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. – Textband: 418 S. u. Kartenband 421 S. Jena.
- MIKKELSEN, V.M. (1949): Praestö Fjord. – The development of the post glacial vegetation and a contribution to the history of the Baltic Sea. – Dansk. Bot. Ark 13: 1–171. Kopenhagen.
- (1952): Pollenanalytiske undersøgelser ved Bolle. – In: STEENBERG, A.: Bondehuse og vandmølle i Danmark gennem 2000 ar. Nationalmus. 3. Afd. Arkaeol. Lands byunders 1. Kopenhagen.
- MÜLLER, H. (1962): Pollenanalytische Untersuchung eines Quartärprofils durch die spät- und nacheiszeitlichen Ablagerungen des Schleinses (Südwestdeutschland). – Geol. Jahrb. 79: 493–526. Hannover.
- MÜLLER, Th. (1989): Die artenreichen Rotbuchwälder Süddeutschlands. – Ber. Reinh. Tüxen Ges. 1: 149–163. Hannover.
- MULLENDERS, W. (1960): Contribution à l'étude palynologique des tourbières de la Bar (Dept. des Ardennes). – Pollen et Spores 2: 43–55. Paris.
- OVERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 5. Aufl. – Stuttgart: 1051 S.
- , MÜLLER, Th. (1984): Zur Synsystematik artenreicher Buchenwälder, insbesondere im praealpinen Nordsaum der Alpen. – Phytocoenologia 12 (4): 539–562. Stuttgart-Braunschweig.
- OBERKIRCH, K. (1939): Die Hülse in der rheinischen Flora. – Rhein. Heimatpflege 11 (1/2): 60–77. Essen.
- OLAUSSON, E. (1957): Das Moor Roshultsmyren. – Lunds Univ. Arsskr. N. F. Ard. 2, 53, 12. Lund.
- OLDFIELD, F. (1964): Late quaternary vegetational history in Southwest France. – Pollen et Spores 6: 157–168. Paris.
- OVERBECK, F. (1952): Das Große Moor bei Gifhorn. – Nieders. Amt f. Landespl. u. Statistik. R. A1, 41: 1–63. Hannover.
- (1975): Botanisch-geologische Moorkunde. – Neumünster: 719 S.
- PETERKEN, G.F., LLOYD, P.S. (1967): Biological Flora of the British Isles. – Ilex aquifolium. – Journ. Ecology 55: 841–858. Oxford.
- PPAFFENBERG, K. (1933): Stratigraphische und pollenanalytische Untersuchungen in einigen Mooren nördlich des Wiehengebirges. – Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. 34: 160–193. Hannover.
- PIGNATTI, S., CAMIZ, S., SQUARTINI, P., V. (1989): Chorological and ecological information as basis for the syntaxonomy of beech forests in Italy. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. 1: 73–82. Hannover.
- POLAK, B. (1959): Palynology of the „Uddeler Meer“. – Acta Bot. Neerl. 9: 547–571. Amsterdam.

- POTT, R. (1981): Der Einfluß der Niederholzwirtschaft auf die Physiognomie und die floristisch-soziologische Struktur von Kalkbuchenwäldern. – *Tuexenia* 1: 233–242. Göttingen.
- (1982): Das Naturschutzgebiet „Hiddeser Bent-Donoper Teich“ in vegetationsgeschichtlicher und pflanzensoziologischer Sicht. – *Abh. Westf. Mus. Naturk.* 44 (3). Münster: 108 S.
- (1983): Geschichte der Hude- und Schneitelwirtschaft in Norwestdeutschland und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. – *Oldenb. Jahrb.* 83: 357–373. Oldenburg.
- (1985a): Beiträge zur Wald- und Siedlungsentwicklung des westfälischen Berg- und Hügellandes auf Grund neuer pollenanalytischer Untersuchungen. – In: POTT, R. et al.: *Vegetationsgeographische Studien in Nordrhein-Westfalen. – Siedlung und Landschaft in Westfalen 17: 1–37.* Münster.
- (1985b): Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. – *Abh. Westf. Mus. Naturk.* 47 (4). Münster: 75 S.
- (1988): Entstehung von Vegetationstypen und Pflanzengesellschaften unter dem Einfluß des Menschen. – *Düsseld. Geobot. Kolloq.* 5: 27–54. Düsseldorf.
- (1989): Die Formierung von Buchenwaldgesellschaften im Umfeld der Mittelgebirge Nordwestdeutschlands unter dem Einfluß des Menschen. – *Ber. Geob. Inst. Univ. Hann.* 1: 30–44. Hannover.
- , BURRICHTER, E. (1983): Der Bentheimer Wald. Geschichte, Physiognomie und Vegetation eines ehemaligen Hude- und Schneitelwaldes. – *Forstwiss. Centralbl.* 102: 350–361. Hamburg.
- RAMEAU, J.C. (1985): L'intéte chorologique des quelques groupements forestiers du Morvan, France. – *Vegetatio* 59: 47–65.
- RUNGE, F. (1950): Die Standorte der Hülse (*Ilex aquifolium* L.) in der Umgebung des NSG „Heiliges Meer“ bei Hopsen (Westf.). – *Natur u. Heimat* 10 (2): 65–77. Münster.
- RYBNICEK, K., RYBNICKOVA, E. (1968): The History of Flora and Vegetation on the Blato mire in Southeastern Bohemia, Czechoslovakia (Palaeoecological Study). – *Folia Geobot. phytotax.* 3: 117–142. Prag.
- SCHULZ-DÖPFNER, G. (1925): Die Stechpalme (*Ilex aquifolium*). – *Blätter f. Naturk. u. Natursch.* 12: 97–193. Horn.
- SCHUMACHER, A. (1934): *Ilexstudien im Oberbergischen.* – *Abhand. Landesmus. Prov. Westf.* 5 (7): 3–11. Münster.
- SCHWARTZE, P. (1985): *Ilex-reiche Wälder im Münsterland nördlich der Lippe und im Emsland.* – Unveröff. Diplomarbeit Bot. Inst. Univ. Münster: 127 S.
- SMETTAN, H.W. (1988): Naturwissenschaftliche Untersuchungen im Kupfermoor bei Schwäbisch Hall – ein Beitrag zur Moorentwicklung sowie zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte der Haller Ebene. – *Forsch. u. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württ.* 31: 81–115. Stuttgart.
- SMITH, A.G. (1958): Pollenanalytical investigations of the mire at Fallahogy – Td. Co. Derry. – *Proc. Roy. Ir. Acad.* 59. B (16): 329–343. Dublin.
- SOLLESNES, A.F., FAEGRI, K. (1951): Pollenanalytisk undersøgelse av to avleiringer fra Norges sydvestlige Kyst. – *Blyttia*: 41–58. Oslo.
- STALLING, H. (1983): Untersuchung zur nacheiszeitlichen Waldgeschichte des Meißners (Nordhessen). – *Flora* 174: 357–376. Jena.
- STRAKA, H. (1958): Ein spätglaziales Pollendiagramm aus dem Hinkelsmaar bei Manderscheid (Vulkan-eifel). – *Flora* 146: 412–424. Jena.
- TOMBAL, P. (1972): Etude Phytovoénologique et Esquisse Macrobiocoenotique du proclimax forestier (*Ilici-Fagetum*) des Beaux-Monts de Compiègne (Oise-France). – *Bull. Soc. Bot. Nord France* 25: 19–29. Lille.
- TRAUTMANN, W. (1973): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:200.000. – Potentielle natürliche Vegetation – Blatt CC 5502 Köln. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 6: 7–172. Bonn-Bad Godesberg.
- TROELS-SMITH, J. (1960): Ivy, Mistletoe and Elm. Climate indicators. Fodder Plant. – *Danm. Geol. Unders II* (4): 1–24. Kopenhagen.
- WALTER, H. (1986): *Allgemeine Geobotanik.* – Stuttgart: 279 S.
- , STRAKA, H. (1970): *Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik.* – Stuttgart: 478 S.
- WEGMÜLLER, S. (1966): Über die spät- und postglaziale Waldgeschichte des südwestlichen Jura. – *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 48: 1–143. Bern.
- WELTEN, M. (1952): Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des Simmentals. – *Veröff. Geobot. Inst. Rübel.* 26: 1–135. Zürich.
- (1982): *Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern-Wallis. Text- und Kartenband.* – *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Gesell.* 95. Basel, Boston, Stuttgart: 104 S.
- WIERMANN, R., SCHULZE, D. (1986): *Pollenanalytische Untersuchungen im Großen Torfmoor bei Nettelstedt (Kreis Minden-Lübbecke).* – *Abh. Westf. Mus. Naturk.* 48 (2/3): 481–495. Münster.

ZEIST, W. van (1959): Studies on the post-poreal vegetational history of South-eastern Drenthe (Netherlands). – Acta bot. Neerl. 8: 156–184. Amsterdam.

Univ. Prof. Dr. Richard Pott
Institut für Geobotanik
Universität Hannover
Nienburger Straße 17
D-3000 Hannover 1

Tab. 1: Ilex-reiche Bannwälder und Bannwälder aus dem Gesellschaftsbereich der Quercetalia robori-petraeae und Fagetalia sylvaticae Nordwestdeutschlands

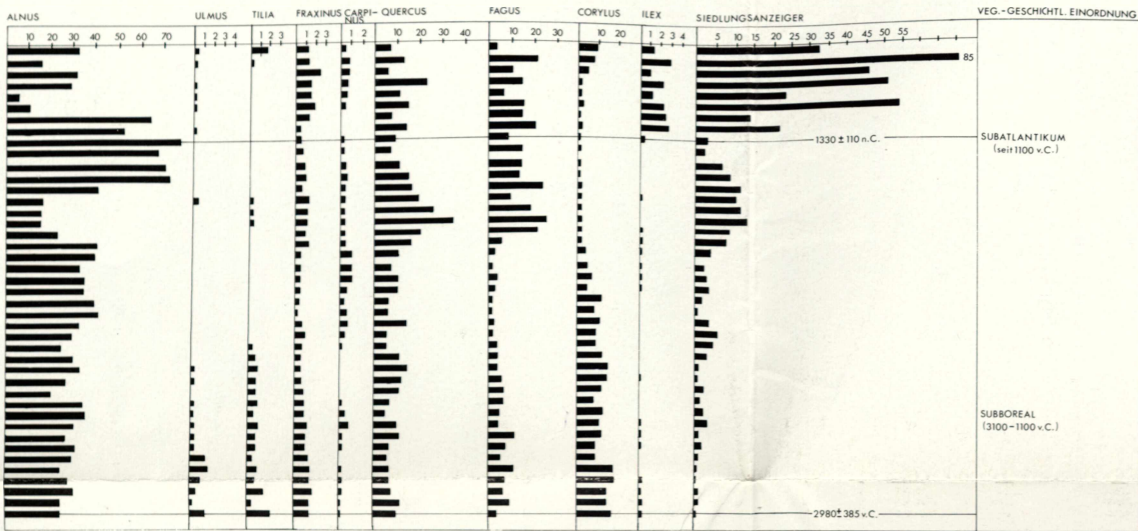
Table with columns for site numbers (Nr. 1-6, 7-13, 14-18, 19-22, 23-26, 27-29, 30-35, 36-41, 42-46, 47-53, 54-60) and rows for species including Fagus sylvatica, Quercus robur, Quercus petraea, Carpinus betulus, Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus, Betula pendula, and various other species. The table contains presence/absence data and counts for each species across the different sites.

ferner in Nr. 1: Convallaria majalis + (D-Quercion rob.-petr.); Nr. 2: Plagiothecium sylvaticum +; Nr. 7: Pinus sylvestris B. 2; Nr. 13: Prunus serotina +; Nr. 14: Salix cinerea +; Nr. 18: Lysimachia vulgaris +; Nr. 21: Senecio fuchsii +; Nr. 22: Blechnum spicant +; Nr. 23: Isopyrum elegans +; Nr. 24: Barbapachium striatum +; Nr. 29: Poa annua +; Nr. 30: Ribes rubrum Str. +; Nr. 43: Campanula trachelium +; Nr. 47: Juncus effusus +; Nr. 54: Brachypodium pinnatum +; Nr. 59: Ribes uva-crispa +; Nr. 60: Brachypodium pinnatum +

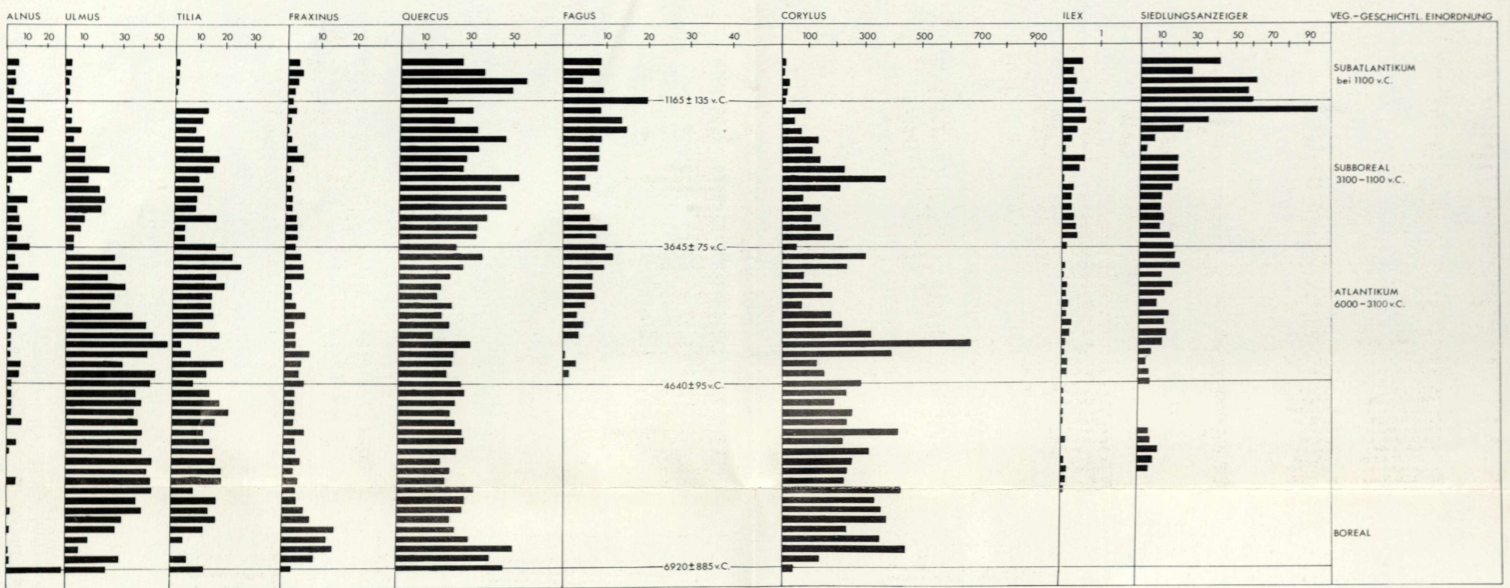
Fundort zu den Aufnahmen: Betulo-Quercetum: Nr. 1 aus SCHWARTZE (1985): Enslend bei Wietsmarschen, Nr. 2-6 dto.; Nr. 7-10 Hofnabe Bannwälder bei Wietsmarschen, Nordhorn, Hohenkriben; Nr. 11-13: Bannwälder bei Tecklenburg; Nr. 14 und 15: St. Arnold bei Rheine; Nr. 16-18: Vorland Teutoburger Wald bei Lengerich, Ladbergen; Nr. 19 und 20: Steilhänge an der Wupper bei Ronscheid; Nr. 21 und 22: aus HOLMÖTTER (1985); Nr. 23-26: Ruhrtal bei Hattingen; Nr. 27-29: Bergisches Land bei Schwerte; Nr. 30: Baumberge bei Tilbeck; Nr. 31-35: Bentheimer Wald bei Bad Bentheim; Nr. 36: Sundern bei Tecklenburg; Nr. 37: Davert bei Lidinghausen; Nr. 38: Bentheimer Wald; Nr. 41-43: Wolbecker Tiergarten bei Münster; Nr. 44: Davert bei Freckenhorst; Nr. 45 und 46: Ketteler Forst bei Everswinkel; Nr. 47: Baumberge bei Darfeld; Nr. 48-53: Baumberge bei Rosel; Nr. 54-56: Baumberge bei Nottuln; Nr. 57: Buchenberg bei Borghorst; Nr. 58-59: Teutoburger Wald bei Lengerich; Nr. 60: Berg. Land aus HOLMÖTTER (1985).

zu R. Pott: Abb. 3: Vergleichende Darstellung naturräumlich unterschiedlicher Pollendiagramme Nordwestdeutschlands mit ihren entsprechenden *Ilex*-Anteilen
 (aus KRAMM 1978, POTT 1982 und 1985a)

Pott: Bühheimer Heide 1984; Kalk-Mittelgebirge 400mNN; pot. nat. Kalkbuchenwälder



Pott: Hiddeser Bent 1982; Lößbedeckte Berghänge Teutob. Wald 170mNN; pot. nat. Buchenwaldgebiet



Kramm: Speller Dose 1978; Geestlandschaft 50mNN; pot. nat. bodensaure Eichenmischwälder

