

Ausbreitung von *Ilex aquifolium* als Beitrag zur Laurophyllisierung mitteleuropäischer Wälder?

Prof. Dr. Jörg Ewald

Schlüsselwörter: Biogeographie, Frosthärte, Klimaanpassung, Klimawandel, Neophyten

Zusammenfassung: Mit immergrünem, hartem Laub, geringer Trocken- und hoher Schattentoleranz ist *Ilex aquifolium* die frosttoleranteste unter den laurophyllen Baumarten des ozeanischen Europa, wo nur Relikte des arкто-tertiären Lorbeerwald-Bioms die Eiszeit überlebten. Die im Tessin und in Irland als Laurophyllisierung beschriebene Unterwanderung warmtemperierter Eichenmischwälder mit exotischen Gartenflüchtlingen ist in Mitteleuropa trotz steigender Wintertemperaturen noch nicht feststellbar. Entlang der Randalpen gedeiht *Ilex* aus ungeklärten Gründen in Frosthärtezone 6 und erreicht seine östlichste Verbreitung nördlich der Alpen. Die an Hand von Klimaensembles für 2080 ermittelten Analoggebiete des niederschlagsreichen bayerischen Alpenrandes begünstigen laurophyllie Vegetation, was eine Ausbreitung von *Ilex* und anderen immergrünen Gehölzen im Klimawandel erwarten lässt.

Ilex als laurophyllie Baumart

Ilex aquifolium gehört zu den laurophyllen («lorbeerblättrigen») Baumarten. Diese zeichnen sich wie der namensgebende *Laurus nobilis* durch mittelgroße, ledrige Blätter mit dunkelgrüner Farbe (hohe Schattentoleranz) und glänzender Wachsschicht aus (Wikipedia 2021, Pfadenhauer & Klötzli 2014). Laurophyllie stellt eine Anpassung an ganzjährig feuchtes, subtropisches bis warmtemperiertes Klima dar und geht mit relativ geringer Resistenz gegen Trockenheit (im Vergleich zu mediterranen Hartlaubgehölzen wie *Quercus ilex*) und Frost (im Vergleich zu immergrünen Nadelgehölzen) einher. So besitzt die Epidermis von *Ilex* eine dicke, glänzende Wachsschicht und wird auf der Blattoberseite durch eine Hypodermis versteift (Abbildung 1). Darunter folgt ein mehrzeiliges, von außen dunkelgrün wirkendes Palisaden- und ein lockeres Schwammparenchym, das wie bei *Fagus sylvatica* nach unten von einer einfachen Epidermis ohne besonderen Verdunstungsschutz (Behaarung oder eingesenkte Spaltöffnungen) abgeschlossen wird. Einen vergleichbaren

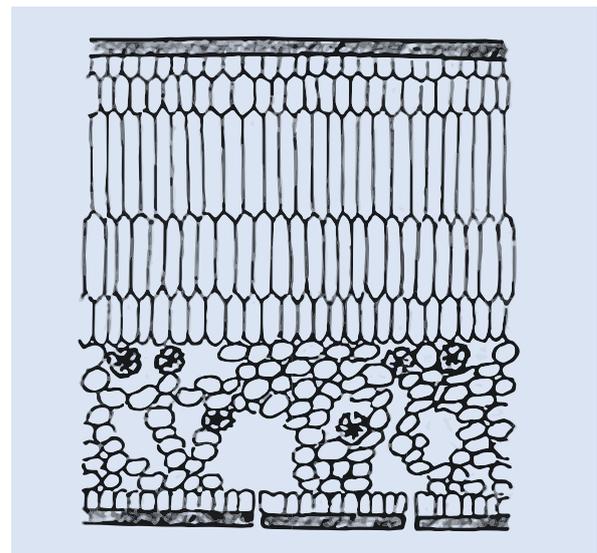
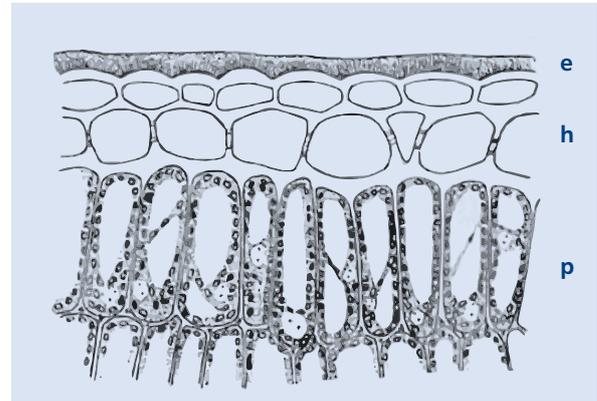


Abbildung 1: Oben: Querschnitt durch das Oberblatt der Stechpalme (*Ilex aquifolium*) mit Epidermis und dicker Wachsschicht (e), steifer Hypodermis (h) und mehrschichtigem Palisadenparenchym (p); unten: Querschnitt durch ein Lichtblatt des Efeus (*Hedera helix*) mit mehrreihigem Palisadenparenchym (obere Zellen verkleinert, chlorophyllarm und »hypodermartig«). Quelle: Hegi (1975)

Gewebeaufbau findet man bei Lichtblättern des Efeu (*Hedera helix*), die Fröste bis zu -25°C tolerieren (Andergassen & Bauer 2002). Stechpalmen werden auf Grund ihres relativ harten Laubes, das u. a. eine gewisse Forstabhärtung erlaubt, zu den sklero-laurophyllen Arten gerechnet (Box 1996). So ertragen abgehärtete *Ilex*-Zweige Fröste bis -18°C , während bei der weich-

laubigeren *Prunus laurocerasus* bei -12°C , bei *Laurus nobilis* bereits bei -10°C Schäden an Laub und Knospen festgestellt wurden (Sakai 1981).

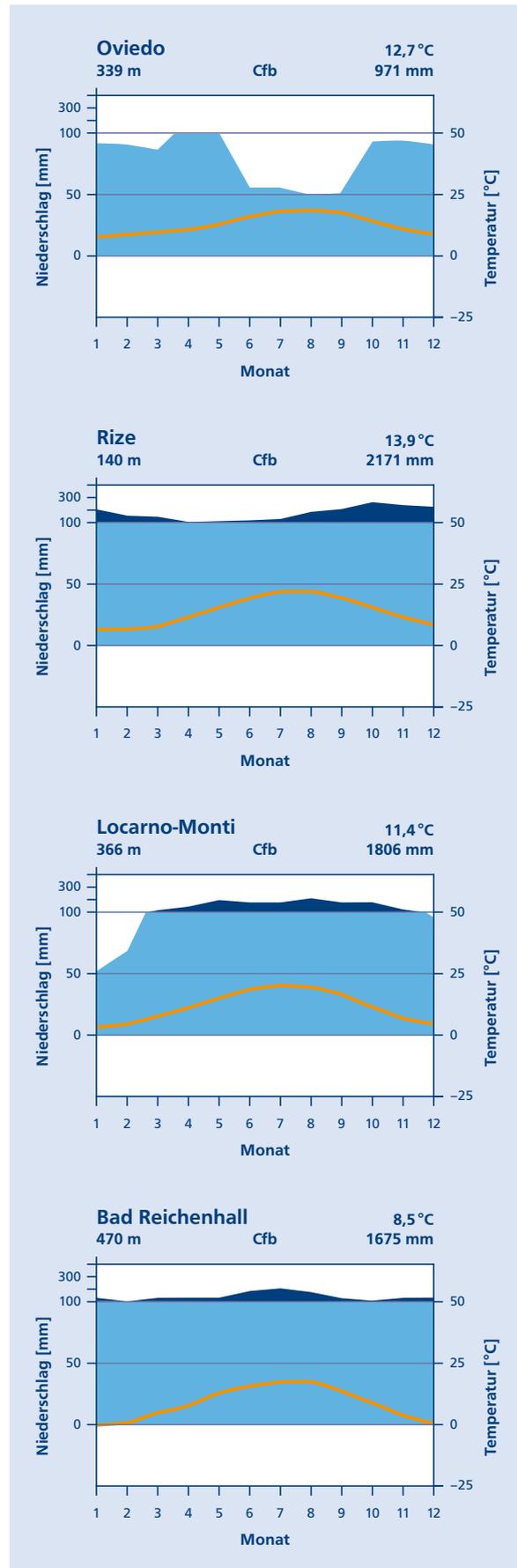
Das Biom der Lorbeerwälder

Als Biom der Lorbeerwälder bezeichnen Walter & Breckle (1999) den Übergangsbereich zwischen subtropischem (Temperaturmittel des kältesten Monats $> 0^{\circ}\text{C}$) und gemäßigttem Klima, der an den Küsten aller Kontinente vorkommt. Schulz (2016) rechnet die äquatornahen Wuchsgebiete zur Ökozone der Immerfeuchten Subtropen, die äquatorfernen zu den Feuchten Mittelbreiten. In Europa gehören die spanischen Atlantik-Provinzen Galizien und Asturien dazu. Alessi et al. (2019) rechnen neben *Ilex Buxus sempervirens*, die Kleinsträucher *Daphne laureola*, *Ruscus hypoglossum* und *R. aculeatus* sowie *Hypericum hircinum* und *H. androsaemum* zu den in Italien heimischen laurophyllen Gehölzen. Den europäischen Lorbeerwäldern stehen die euxinischen Wälder entlang der türkischen Schwarzmeerküste bis zum Westkaukasus nahe, denen die laurophyllen Neophyten *Prunus laurocerasus* und *Rhododendron ponticum* entstammen (Mayer & Aksoy 1986). Die in diesem Gebiet vorkommende Stechpalme (*Ilex colchica*) und Efeu (*Hedera colchica*) werden als eigene Arten betrachtet. (Abbildung 2)

Im Tertiär bedeckte laurophylle Vegetation große Teile der Nordhalbkugel. Seit dem Miozän (23 Mio Jahre vor heute) verschlechterte der Wechsel von Kalt- und Trockenzeiten wiederholt die Lebensbedingungen und brachte vor allem in Europa große Teile dieser Flora mangels erreichbarer Refugien zum Aussterben (Alessi et al. 2019). In der Paläoökologie wurden Pollen oder Großreste der laurophyllen Relikte *Ilex*, *Hedera helix* und *Viscum album* als Indikatoren für nacheiszeitliche Wärmeperioden verwendet (Iversen 1944). Der Efeu ist mit Januarmitteln bis zu -2°C und Minima bis -25°C noch deutlich frosthärter als *Ilex* und erreicht im Osten Lettland und die Ukraine (Metcalf 2005).

Abbildung 2: Klimadiagramme aus den Lorbeerwald-Wuchsgebieten von Asturien (Oviedo, Nord-Spanien) und der türkischen Schwarzmeerküste (Rize) sowie aus dem Tessin (Locarno) und den Berchtesgadener Alpen (Bad Reichenhall, jeweils kollin-submontane Höhenstufe).

Quelle: <https://www.klimadiagramme.de>



Laurophyllisierung als Prozess des Globalen Wandels

Der Begriff »Laurophyllisierung« wurde 1996 zum ersten Mal von Klötzli & Walther (1999) benutzt, um die auffallende Ausbreitung von fremdländischen Gehölzarten in Wäldern des südlichen Tessin zu beschreiben. Dort herrscht eine besonders niederschlagsreiche, warme Variante des gemäßigten Laubwaldklimas (vgl. Station Locarno in Abbildung 2) mit natürlichen Eichenmischwäldern (*Quercus petraea*, *Q. robur*, örtlich *Q. pubescens*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata* und *Prunus avium*), in denen seit langer Zeit Esskastanien kultiviert wurden (Bohn et al. 2004). Nach Einstellung der Niederwaldwirtschaft beherrschen dicht geschlossene, schattige Bestände die Landschaft. In diese laubabwerfenden Wälder wandern seit ca. 1970 von den Siedlungen ausgehend immergrüne, vielfach laurophyll Gehölze wie Hanfpalme (*Trachycarpus fortunei*), Kampferbaum (*Cinnamomum camphora*), Dornige Ölweide (*Eleagnus pungens*) und Japanisches Geißblatt (*Lonicera japonica*) ein, die aus Ostasien stammen, oder wie Lorbeer-Kirsche (*Prunus laurocerasus*) und Echter Lorbeer (*Laurus nobilis*) aus Vorderasien. Zur Jahrtausendwende waren laurophyll Exoten weithin an der Strauchschicht der südtessiner Wälder beteiligt und bildeten an einigen Südhängen bereits Dominanzbestände (Walther 2000).

Nach Carraro et al. (1999) und Walther (2000) wurde dieser Vormarsch durch den Anstieg der mittleren Januartemperatur um 1,5 °C, vor allem aber durch eine deutliche Verringerung der Forsthäufigkeit und -stärke im Lauf des 20. Jahrhunderts begünstigt. So waren für empfindliche laurophyll Gehölze letale Fröste von –10 °C in der ersten Jahrhunderthälfte noch alle 10, Ende des Jahrhunderts nur noch alle 50 Jahre zu erwarten, das rechnerische Wiederkehrintervall von starken Frösten unter –15 °C verlängerte sich von 100 auf 1000 Jahre.

An der kältebedingten Verbreitungsgrenze von laurophyll Baumarten hat neben letalen (Abtöten der ganzen Pflanze) und subletalen (Schädigung von Pflanzenteilen) Frostwirkungen die Länge der Vegetationsperiode (Ausreifen von Samen) eine Bedeutung für die Arealerweiterung im Klimawandel. So begrenzt die sexuelle Reproduktion nach Berger et al. (2007) die Ausbreitung von *Prunus laurocerasus*, nicht jedoch die von *Ilex*. Umstritten ist, in welchem Umfang immergrüne Gehölze milde Perioden im Winter für zusätzlichen Stoffgewinn nutzen. So wiesen Groom et al. (1991) und

Veste & Kriebitzsch (2019) zwar nach, dass Winterzweige von *Ilex* in milden Perioden die Photosynthese hochfahren, doch wird dabei offenbar kein Nettokohlenstoffgewinn erzielt (Wachendorf et al. 2019).

Die Verbreitung von *Ilex* wurde in Anlehnung an Iversen (1944) mit der –0,5 °C-Januar-Isotherme modelliert (Berger et al. 2007). Noch genauer entspricht die in Abbildung 7, Seite 49 in diesem Band dargestellte Frosthärtezone 7b (nach Heinze & Schreiber 1986) mit mittleren absoluten Minima von –12,3 bis –14,9 °C der Arealgrenze. Roloff & Bärtels (2018) empfehlen die gärtnerische Verwendung bis Zone 7a (–15,0 bis –17,7 °C), in der sporadisch lokale Verwilderungen nachgewiesen wurden. Solche Vorposten in Ost-Dänemark und Südschweden wurden von Berger et al. (2007) als Wirkung der Klimaerwärmung interpretiert. In Dänemark hatte sich *Ilex* seit 1960 bis zu 100 km nach Osten ausgebreitet (Bañuelos et al. 2004).

Andererseits zeigen die Untersuchungen von Conedera et al. (2018), wie eng die Laurophyllisierung durch Exoten im Tessin bis heute an lokale Samenquellen aus Gärten und Parks gebunden ist, während der gebietsheimische *Ilex* mit geringer Populationsdichte bis in die von Buchen-Tannenwäldern gebildete Bergwaldstufe (bis ca. 800 m) reicht (Carraro et al. 2020). Selbst in Italien füllen heimische laurophyll Gehölze ihre potentiellen Areale bei weitem nicht aus und konzentrieren sich in der Nähe ihrer mutmaßlichen Refugien, was Alessi et al. (2018) als Ausbreitungslimitierung, z. B. durch Fehlen geeigneter naturnaher Wälder als Trittsteine, interpretieren. In Dänemark wurde nachgewiesen, dass kultivierte Genotypen zur rezenten Ausbreitung beigetragen haben (Skou et al. 2012).

Ein spektakulärer Fall von Laurophyllisierung, der uns zunächst fernliegen mag, ist die Invasion des laurophyll *Rhododendron ponticum* auf den Britischen Inseln. Die Art wurde nicht aus dem Hauptverbreitungsgebiet im Westkaukasus, sondern aus einem winzigen Vorpostenareal in Südspanien (ssp. *cantabriense*) eingeschleppt und erlangte erst nach Einkreuzung (Introgression) von asiatischen Garten-Rhododendren ihre enorme Konkurrenzkraft (Cross 1975). 2001 wurden für seine Bekämpfung in britischen Schutzgebieten umgerechnet rund 800.000 € aufgewendet (Dehnen-Schmutz 2004). In Südwest-Irland unterwandert die Art auf großen Flächen die alten Stieleichenwälder mit Rippenfarn (FFH-Lebensraumtyp 91A0, Habitats Committee 2013) und verdrängt dabei den Unterstand aus *Ilex* mitsamt der Bodenvegetation (Doyle 1999).

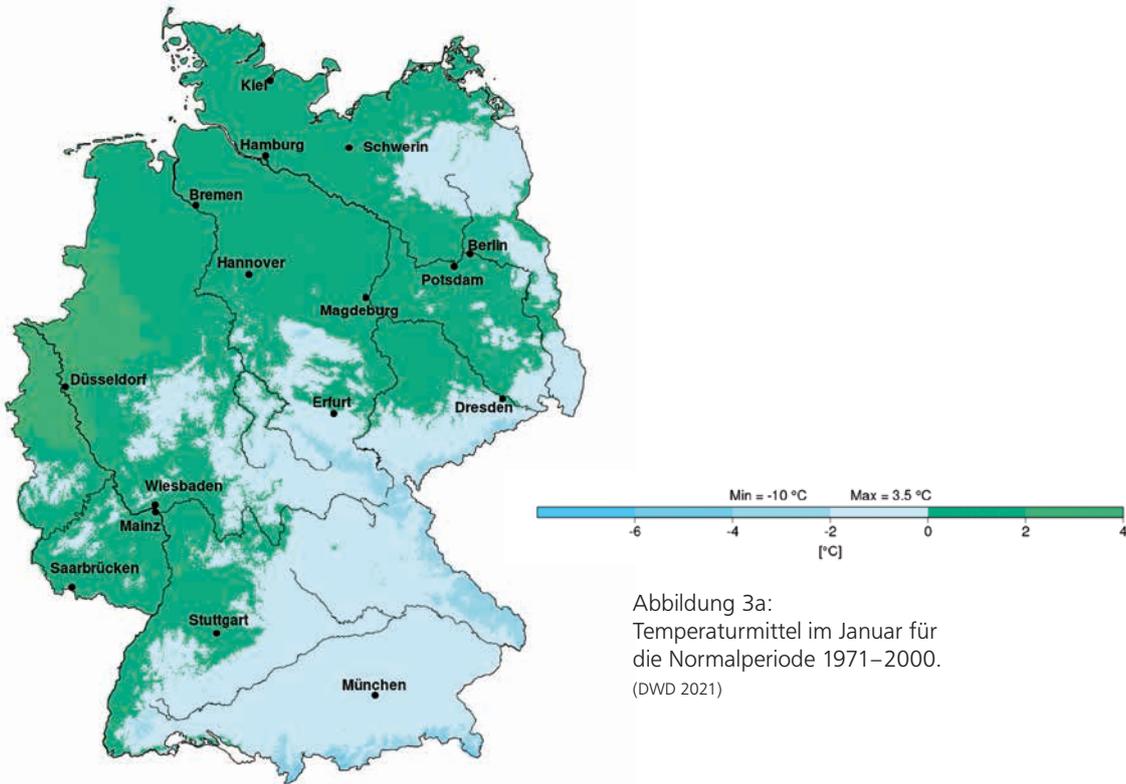


Abbildung 3a:
Temperaturmittel im Januar für
die Normalperiode 1971–2000.
(DWD 2021)



Abbildung 3b: Natürliches Areal von *Ilex aquifolium*
in Deutschland. (nach Daten der Universität Halle, vgl. Meusel et al. 1965)

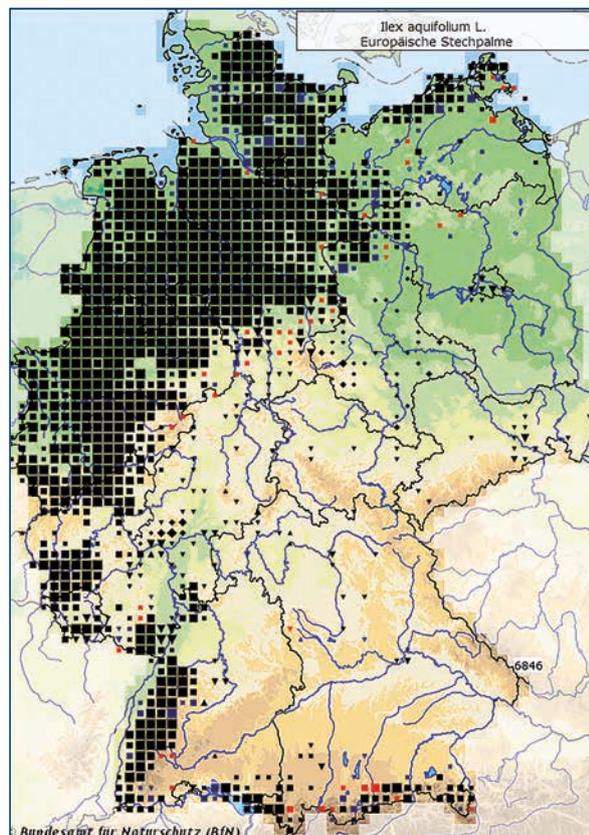


Abbildung 3c: Aktuelle Verbreitung von *Ilex aquifolium*
in Deutschland. Quelle: www.floraweb.de

Ein heimischer Ilex-Wald wird hier also von einem invasiven Exoten ersetzt, dessen Blätter eine höhere Stickstoffnutzungseffizienz und Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Belichtung aufweisen (Niinemets et al. 2003) und sogar Fröste bis $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ tolerieren (Sakai & Larcher 1987). (Abbildung 7, Seite 49 in diesem Band)

Laurophyllisierung in Mitteleuropa?

So spektakulär die Beispiele aus dem Tessin und Großbritannien auch sind, die Anzeichen für eine Laurophyllisierung mitteleuropäischer Wälder halten sich bislang in Grenzen. Pott (1990) erklärt die örtliche Dominanz von *Ilex* in ehemaligen Hutewäldern Nordwestdeutschlands durch die Kombination von generativer Vogelausbreitung, klonaler Ablegerbildung und hoher Schattentoleranz und bescheinigt der Art eine eher rückläufige Tendenz. Im Elbe-Weser-Gebiet war von 1938 bis 1996 jedoch eine Ausbreitung von *Ilex* und *Hedera* zu verzeichnen (Diekmann 2010). Seidling (2001) beschreibt die Ausbreitung von *Taxus* und *Ilex* in Berliner Stadtwäldern. Dierschke (2005) berichtet, dass *Hedera helix* auf nährstoffreichen Waldstandorten um Göttingen vermehrt in die Baumkronen klettert und in der Bodenvegetation an Deckung zugenommen hat, während das Frühjahr immer zeitiger beginnt. Nach Fuchs et al. (2006) verwildern auffallend viele exotische immergrüne Laubgehölze in den Wäldern des Ruhrgebiets ohne jedoch bislang zur Dominanz zu gelangen. Frank (2018) leitet aus gelegentlichen Verwilderungen ein »invasives Potenzial« von *Prunus laurocerasus* ab, die Art gilt jedoch bislang nirgends in Deutschland als eingebürgert (floraweb.de). Auch die Ausbreitung der Laubholzmistel (*Viscum album* ssp. *album*) nach Norden wird als Folge der Klimaerwärmung (Kaiser 2019), die Ausbreitung der Kiefernmistel (ssp. *abietis*) in höhere Lagen der Alpen (Dobbertin et al. 2005) und in Polen (Szmidla et al. 2019) als Indiz für die Schwächung der Wirtsbäume durch Dürre interpretiert. Allerdings sind das subkontinentale Areal und Klimahülle der Mistel nach Jeffree & Jeffree (1996) keineswegs durch Winterkälte begrenzt. Zusammenfassend ist in Deutschland kein großflächiger Trend zur Laurophyllisierung erkennbar.

Ilex am Alpenrand: ein Baum mit Zukunft

Auch wenn Bayern aufgrund seiner südöstlichen Lage nicht besonders prädestiniert für eine Laurophyllisierung ist, verdient die Ausbreitung von *Ilex* & Co. im Klimawandel unsere Aufmerksamkeit. Während die Art in den nordwestlichen Mittelgebirgen Bayerns fehlt, ist das natürliche Vorkommen entlang des Alpenrandes seit langem bekannt (Sendtner 1954, Vollmann 1914). Das klimatisch begünstigte Bodenseebecken stellt sich als Brückenkopf des westlichen Hauptverbreitungsgebietes dar. In den Bergmischwäldern des Westallgäus und angrenzenden Bregenzer Waldes ist *Ilex* unter den Lokalnamen Stechlaub/Stechholder weit verbreitet (Dörr & Lippert 2001) und »wird ... geradezu zum forstlichen Unkraut« (Tschermak 1935). Der von hier nach Osten bis Berchtesgaden (örtlich unter dem Lokalnamen Wachslöb/Waxlaub, vgl. Schmeller & Fromann 1872) und darüber hinaus bis in den Wienerwald reichende Korridor von zerstreuten Vorkommen (Eberle 1961) gibt Rätsel auf. Er reicht deutlich weiter nach Osten als die baltischen Vorposten auf der Insel Rügen und wagt sich damit weit in die Frosthärtezone 6a ($-17,8$ bis $-20,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), im Gebirge sogar bis in Zone 6b vor, wo Kahlforst bis $-23,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ ertragen werden muss. Nach Sendtner (1854) stieg *Ilex* im 19. Jahrhundert in Bayern allerdings nur bis 970 m ü. NN und erreichte 5 m Wuchshöhe. Es ist weder bekannt, ob die Voralpenpopulation Frostereignisse dank Schneebedeckung oder durch höhere Frosttoleranz übersteht, noch ob die in Bauerngärten des Oberlandes häufig anzutreffenden Exemplare ev. besonders frostharte Wildlinge sind. (s. Tabelle 1)

Die Ähnlichkeit der Klimadiagramme in Abbildung 2 zeigt, dass an laurophyllen Arten reiche Analogregionen für niederschlagsreiche Gebiete Mitteleuropas in Frage kommen. In der Referenzperiode war das Klima am bayerischen Nordalpenrand um $4\text{--}5\text{ }^{\circ}\text{C}$ kühler, wies Jahresminima unter $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ auf und wird auf Grund der absoluten Minima den Forsthärtezon 6a/b zugeordnet (Abbildung 7, Seite 49 in diesem Band). Bis 2080 könnte sich am Nordalpenrand nach LWF (2021) ein Klima (definiert durch mittlere Winter- und Sommertemperatur sowie Sommerniederschlag – absolute Minima sind im Modell leider nicht berücksichtigt) einstellen, wie es aktuell in den in Tabelle 1 zusammengestellten Regionen herrscht. Dabei werden in der Tat die Gebiete mit natürlicher (Nordspanien, Westkaukasus) oder neophytischer (Irland, Oberitalien) laurophyller Vegetation getroffen. Hier wie auch im Limousin (West-Frankreich) sind nach Bohn et al. (2004) *Ilex*,

| AELF | Irland/UK | Pyrenäen | Limousin | Burgund | Oberitalien | Dinariden | Kaukasus |
|---------------|------------------------------|--|----------|-----------|---------------------|---------------------|--|
| Traunstein | + | | | | + | + | + |
| Rosenheim | + | + | + | + | + | + | + |
| Miesbach | + | + | + | + | + | + | + |
| Weilheim | + | + | + | + | + | + | + |
| Kaufbeuren | + | + | + | + | + | + | + |
| Kempten | + | + | + | + | + | + | + |
| pNV | F1, F32 | F138,G41, F98, F33 | F82, F16 | F113, F36 | F17, F45 | F87, F47 | F163, F169 |
| Buche | (+) | + | + | + | + | + | <i>F. orientalis</i> |
| Eiche | + | <i>Q. pubescens, Q. ilex</i> | + | + | +, <i>Q. cerris</i> | +, <i>Q. cerris</i> | <i>Q. iberica</i> |
| Esskastanie | (+) | | (+) | | (+) | + | + |
| Hainbuche | | | | + | + | + | +, <i>C. orientalis</i> |
| <i>Ilex</i> | + | + | + | | | | <i>I. colchica</i> |
| <i>Hedera</i> | + | + | + | + | + | + | <i>H. colchica</i> |
| <i>Taxus</i> | | + | | + | | | + |
| Laurophyllie | <i>Rhododendron ponticum</i> | <i>Buxus sempervirens</i> <i>Daphne laureola</i> <i>Pistacia terebinthus</i> | | | | | <i>Prunus laurocerasus</i> <i>Rhododendron ponticum</i> <i>Hedera colchica</i> <i>Ruscus colchicus</i> <i>Daphne pontica</i> |

Tabelle 1: Analoggebiete für den bayerischen Nordalpenrand im Jahr 2080 (nach Bayer, LWF 2021) und ihre natürliche Vegetation (nach Bohn et al. 2004); (+): eingebürgerte Gastbaumart.

Hedera und andere laurophyllie Arten am Aufbau der natürlichen Vegetation beteiligt. Lediglich die Analogregion der Dinariden (ein Gebirge im Binnenland von Ostslowenien, Kroatien und Nordserbien) ist (wegen strengerer Winterfröste?) nicht besonders bekannt für laurophyllen Unterwuchs – interessanterweise kommen jedoch auch hier *Ilex* und *Daphne laureola* vor.

Für den Bergwald des Nordalpenrandes könnte das als Thermophilisierung (Gottfried et al. 2012) bezeichnete Höhersteigen von Pflanzenarten also durchaus eine Laurophyllisierung beinhalten. Als gebietsheimische, in den Alpentälern bereits präsente Arten sind *Ilex* und *Hedera* dafür gut aufgestellt.

Danksagung

Die Recherche zu diesem Beitrag erfolgte im Rahmen des Projektes »Die Stechpalme im Gebiet der bayerischen Voralpen: Vorkommen und Genetik« mit freundlicher Unterstützung durch Heinrich Schäfer, Fischbachau, dem Förderverein des Zentrums Wald-Forst-Holz Weihenstephan und des Bayerischen Forstvereins. Dank gebührt auch Christian Kölling, Tobias Mette, Olaf Schmidt und Hanno Schäfer für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- Alessi, N.; Těšitel, J.; Zerbe, S.; Spada, F.; Agrillo, E.; Wellstein, C. (2019): Ancient refugia and present-day habitat suitability of native laurophylls in Italy. *Journal of Vegetation Science* 30 (3): 564-574. DOI: 10.1111/jvs.12743
- Andergassen, S.; Bauer, H. (2002): Frost hardiness in the juvenile and adult life phase of ivy (*Hedera helix* L.). *Plant Ecology* 161(2): 207-213. DOI: 10.1023/A:1020365422879
- Bañuelos, M.J.; Kollmann, J.; Hartvig, P.; Quevedo, M. (2003): Modelling the distribution of *Ilex aquifolium* at the north-eastern edge of its geographical range. *Nordic Journal of Botany* 23 (1): 129-142. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00374.x
- Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (2021): Klima-analogie-Karten für Bayern. <https://www.lwf.bayern.de/boden-klima/baumartenwahl/068395/index.php> abgerufen am 18.2.2021
- Berger, S.; Söhlke, G.; Walther, G.-R.; Pott, R. (2007): Bioclimatic limits and range shifts of cold-hardy evergreen broad-leaved species at their northern distributional limit in Europe. *Phytocoenologia* 37 (3-4): 523-539. DOI: 10.1127/0340-269X/2007/0037-0523
- Bohn, U.; Gollub, G.; Hettwer, C.; Neuhäuslová, Z.; Raus, T.; Schlüter, H.; Weber, H. (2004): Karte der natürlichen Vegetation Europas/Map of the Natural Vegetation of Europe, Maßstab/Scale 1: 2500000, Interaktive/Interactive CD-ROM. Bonn
- Box, E.O. (1996): Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7 (3): 309-320. DOI: 10.2307/3236274

- Carraro, G.; Gianoni, P.; Kemper, A.; Boggia, S.; Ceschi, I.; Frehner, M. (2020): La vegetazione forestale della Valle Onsernone e le sue tendenze evolutive. Con carta della vegetazione 1:25 000. Bern: Haupt Verlag (Bristol-Schriftenreihe)
- Conedera, M.; Wohlgemuth, T.; Tanadini, M.; Pezzatti, G.B. (2018): Drivers of broadleaved evergreen species spread into deciduous forests in the southern Swiss Alps. *Regional Environmental Change* 18 (2): 425-436. DOI: 10.1007/s10113-017-1212-7
- Cross, J.R. (1975): *Rhododendron ponticum* L. *Journal of Ecology* 63 (1): 345-364. DOI: 10.2307/2258859
- Dehnen-Schmutz, K.; Perrings, C.; Williamson, M. (2004): Controlling *Rhododendron ponticum* in the British Isles: an economic analysis. *Maintaining Forest Biodiversity* 70 (4): 323-332. DOI: 10.1016/j.jenvman.2003.12.009
- Diekmann, M. (2010): Aktuelle Vegetationsveränderungen in Wäldern – Welche Rolle spielt der Klimawandel? *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 22: 57-65
- Dierschke, H. (2005): Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* 66: 187-206
- Dobbertin, M.; Hilker, N.; Rebetz, M.; Zimmermann, N.E.; Wohlgemuth, T.; Rigling, A. (2005): The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland – the result of climate warming? *International Journal of Biometeorology* 50 (1): 40-47. DOI: 10.1007/s00484-005-0263-5
- Doyle, G. (1999): Laurophyllisation in Ireland – the case of *Rhododendron ponticum*. In: F. Klötzli, G.-R. Walther (Hrsg.): *Conference on Recent Shifts in Vegetation Boundaries of Deciduous Forests, Especially Due to General Global Warming*. Basel: Birkhäuser Basel (Monte Verità, Proceedings of the Centro Stefano Franscini Ascona): S. 237-251
- Deutscher Wetterdienst (2021): Deutscher Klimaatlas. https://www.dwd.de/DE/klimaumwelt/klimaatlas/klimaatlas_node.html abgerufen am 19.2.2021
- Eberle, G. (1961): Die Stechpalme (*Ilex aquifolium*), ein Gehölz des Alpenwaldes. *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Alpenpflanzen und -Tiere* 26: 118-121
- Frank, D. (2018): Die Lorbeerkirsche (*Prunus laurocerasus* L.) – ein oft gepflanzter Zierstrauch mit invasivem Potential. *Mitteilungen der floristischen Kartierung Sachsen-Anhalt* 23: 27-39
- Fuchs, R.; Hetzel, I.; Loos, G.H.; Keil, P. (2006): Verwilderte Zier- und Nutzgehölze in Wäldern des Ruhrgebiets. *AFZ/Der Wald* (12/2006): 622-625
- Gottfried, M.; Pauli, H.; Futschik, A.; Akhalkatsi, M.; Barančok, P.; Benito Alonso, J.L. et al. (2012): Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2(2): 111-115. DOI: 10.1038/nclimate1329
- Groom, Q.J.; Baker, N.R.; Long, S.P. (1991): Photoinhibition of holly (*Ilex aquifolium*) in the field during the winter. *Physiologia Plantarum* 83 (4): 585-590. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1991.tb02472.x
- Habitats Committee (2013): *Interpretation Manual of European Union Habitats*, version EUR 28. European Commission, DG-ENV. Available online at http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/Int_Manual_EU28.pdf
- Hegi, G. (1975): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. V. Band, 1. Teil Dicotyledones 3. Teil Linaceae – Violaceae. With assistance of H. Gams, W. Lüdi, H. Beger, J. Braun-Blanquet, A. Thellung, W. Zimmermann. Hamburg: Verlag Paul Parey (*Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, V.1)
- Hegi, G. (1975): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. V. Band 2. Teil Dicotyledones 3. Teil Cactaceae – Cornaceae. With assistance of Herbert Berger, Heinrich Marzell
- Heinze, W.; Schreiber, D. (1984): Eine neue Kartierung der Winterhärtezonen für Gehölze in Mitteleuropa. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 75: 11-56
- Iversen, J. (1944): *Viscum, Hedera* and *Ilex* as Climate Indicators. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar* 66 (3): 463-483. DOI: 10.1080/11035894409445689
- Kaiser, T. (2019): Weitere Neufunde der Laubholz-Mistel (*Viscum album* L. subsp. *album*) in Niedersachsen. *Floristische Notizen aus der Lüneburger Heide* 27: 13-21
- Klötzli, F.; Walther, G.-R. (Hrsg.) (1999): *Conference on Recent Shifts in Vegetation Boundaries of Deciduous Forests, Especially Due to General Global Warming*. Basel: Birkhäuser Basel (Monte Verità, Proceedings of the Centro Stefano Franscini Ascona)
- Mayer, H.; Aksoy, H. (1986): *Wälder der Türkei*. Stuttgart: Fischer
- Metcalfe, D.J. (2005): *Hedera helix* L. *Journal of Ecology* 93 (3): 632-648. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.01021.x
- Niinemets, U.; Valladares, F.; Ceulemans, R. (2003): Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant, Cell & Environment* 26 (6): 941-956. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2003.01027.x
- Pfadenhauer, J.S.; Klötzli, F. (2014): *Vegetation der Erde. Grundlagen, Ökologie, Verbreitung*. Berlin: Springer Berlin
- Pott, R. (1990): Die nacheiszeitliche Ausbreitung und heutige pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium* L. *Tuexenia* 10: 497-512
- Roloff, A.; Bärtels, A. (2018): *Flora der Gehölze. Bestimmung, Eigenschaften, Verwendung*. 5., aktualisierte Auflage. Stuttgart: Ulmer
- Sakai, A. (1981): Freezing Resistance of Broad-Leaved Evergreen Trees in the Warm-Temperate Zone. *Low temperature science*. Ser. B, Biological sciences 38: 1-14
- Sakai, A.; Larcher, W. (1987): *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress*. Berlin: Springer (Ecological studies, 62)
- Sendtner, O. (1854): *Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf die Landeskultur*. München: Literarisch-artistische Anstalt

Schmeller, J.A.; Frommann, G.C. (1872): Bayerisches Wörterbuch. Sammlung von Wörtern und Ausdrücken, die in den lebenden Mundarten sowohl, als in der älteren und ältesten Provincial-Litteratur des Königreichs Bayern, besonders seiner ältern Lande, vorkommen, und in der heutigen allgemein-deutschen Schriftsprache entweder gar nicht, oder nicht in denselben Bedeutungen üblich sind. 2., mit des Verfassers Nachträgen vermehrte Ausgabe/bearb. von G. Karl Frommann, Bd.: 1, Enthaltend Theil I. und II. der ersten Ausgabe. München

Schultz, J. (2016): Die Ökozonen der Erde. 5., vollständig überarbeitete Auflage. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer (UTB Geowissenschaften, Ökologie, Agrarwissenschaften, 1514)

Szmidla, H.; Tkaczyk, M.; Plewa, R.; Tarwacki, G.; Sierota, Z. (2019): Impact of Common Mistletoe (*Viscum album* L.) on Scots Pine Forests – A Call for Action. *Forests* 10 (10): 847. DOI: 10.3390/f10100847

Tschermak, L. (1935): Vorarlberg. In: L. Tschermak (Hrsg.): Die natürliche Verbreitung der Lärche in den Ostalpen. Ein Beitrag zur Ableitung der Standortsansprüche der Lärche. Vienna, s.l.: Springer Vienna: S. 136-146

Veste, M.; Kriebitzsch, W.-U. (2019): Photosyntheseverhalten der Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) in milden Winter in Mitteleuropa: Ein ökophysiologischer Vorteil durch den Klimawandel? *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 189: 143-153

Vollmann, F. (1914): Flora von Bayern. Stuttgart: Ulmer

Wachendorf, M.; Schloz, M.; Küppers, M.; Güney, A.; Veste, M. (2019): Wintertime photosynthesis and spring recovery of *Ilex aquifolium* L. *iForest* 12 (4): 389-396. DOI: 10.3832/ifor2983-012

Walter, H.; Breckle, S.-W. (1999): Vegetation und Klimazonen. Grundriß der globalen Ökologie. 7., völlig neu bearb. und erw. Aufl. Stuttgart: Ulmer (UTB für Wissenschaft Uni-Taschenbücher, 14)

Walther, G.-R. (1999): Distribution and limits of evergreen broad-leaved (laurophyllous) species in Switzerland. *Botanica Helvetica* 109: 153-167. DOI: 10.5169/SEALS-73293

Wikipedia (2021): Laurophyllie. <https://de.wikipedia.org/wiki/Laurophyllie> aufgerufen am 17.2.2021

Keywords: Biogeography, frost hardiness, climate adaptation, climate change, neophytes

Summary: With its evergreen, hard foliage, low tolerance of drought and high tolerance of shade, holly (*Ilex aquifolium*) is the most frost hardy of the laurophyllous tree species in oceanic Europe, where only relicts of the arcto-tertiary laurel forest biome survived the Ice Age. The infiltration of warm temperate mixed oak forests by exotic garden escapees, described as laurophyllisation in Ticino and Ireland, has not yet been established in central Europe, despite rising winter temperatures. Along the edges of the Alps, *Ilex* thrives for as yet unexplained reasons in frost hardiness zone 6, and reaches its easternmost distribution north of the Alps. The analogous areas of the precipitation-rich Bavarian alpine fringe, determined on the basis of climate ensemble predictions for 2080, favour laurophyllous vegetation, so that we can expect holly and other evergreen woody plants to spread in the course of climate change.
