

<b>Zeitschrift:</b>	Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerischer Forstverein
<b>Band:</b>	146 (1995)
<b>Heft:</b>	5
<b>Artikel:</b>	War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt?
<b>Autor:</b>	Zoller, Heinrich / Haas, Jean Nicolas
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-766964">https://doi.org/10.5169/seals-766964</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 04.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen

## Journal forestier suisse

---

146. Jahrgang

Mai 1995

Nummer 5

### War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt?

Von Heinrich Zoller und Jean Nicolas Haas

*Keywords:* quaternary flora, temperate deciduous woodlands, forest regeneration, virgin structure, megaherbivores, human impact, meadows and steppes, Central Europe.

FDK 15: 182.1: 228: (4)

#### 1. Verschiedene Stellungnahmen seit 130 Jahren

In neuester Zeit wurde von verschiedener Seite kritisiert, dass Pflanzenzoologen und Vegetationsgeschichtler bei der Rekonstruktion der prähistorischen Entwicklung der Landschaft die Einflüsse der herbivoren Gross-Säuger zu wenig berücksichtigt haben: z. B. *Remigius Geiser* (1992: Auch ohne *Homo sapiens* wäre Mitteleuropa von Natur aus eine offene Weidelandschaft)<sup>1</sup> und *Thomas May* (1993: Beeinflussten Gross-Säuger die Waldvegetation der pleistozänen Warmzeiten Mitteleuropas?). Während R. Geiser das Problem eher polemisch und ohne genaue Literaturzitate anpackt, setzt sich Th. May eingehend mit ethologischen, pflanzensoziologischen, forstbotanischen, pollenanalytischen und archäozoologischen Ergebnissen auseinander.

In seiner Argumentation, dass Europa von Natur aus eine offene Parklandschaft gewesen sei, beruft sich R. Geiser (l.c.) unter anderem auch auf *R. Gradmanns* «Steppenheide-Theorie», welche dieser bereits um die Jahrhundertwende in seinem berühmt gewordenen Werk: «Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb» (1898/1900/1950) sehr weitsichtig formuliert hat: «Die

<sup>1</sup> Diese Arbeit veranlasste das Oberforstamt des Kt. Zürich (Schweiz), in einem an H. Zoller gerichteten Schreiben vom März 1994 um eine Stellungnahme zu diesem Problemkreis zu bitten. Im folgenden versuchen wir mit Hilfe der wichtigsten Resultate der Pollenanalyse, Archäobotanik, Archäozoologie, Pflanzensoziologie und Forstbotanik die Frage nach der natürlichen Walddichte im Pleisto- und Holozän zu beantworten. Für interessante Diskussionen zum Thema danken wir N. Bischoff (Ramosch), H. Cramm (Inzlingen), T. Gordon (New Jersey), Th. Hegetschweiler (Zürich), Dr. St. Jacomet (Basel), Dr. A. Rhoads (Philadelphia), Dr. J. Schibler (Basel) und V. Stöcklin (Basel).

Entdeckung, dass während der Diluvialperiode zeitweise ein trockenes Klima geherrscht hat, wodurch das mittlere Europa vorübergehend in eine steppenartige Landschaft verwandelt wurde, ist eben ein Vierteljahrhundert alt. Der erste, der diesen Gedanken ausgesprochen hat, war ein Botaniker, Anton v. Kerner» (Zit. aus 2. Aufl. 1900, 1. Bd., S. 345). A. v. Kernes «Pflanzenleben der Donauländer» (1863) ist eine grossangelegte, pflanzengeographische Monographie, die ebenfalls klassisch geworden ist und in der schon über 30 Jahre früher postuliert wurde, dass grosse Gebiete Europas einmal offen waren. Insbesondere hielt Kerner die ungarische Tiefebene, die Pussta, für ursprünglich waldlos.

Gradmanns Begründung der Steppenheide-Theorie ist vorwiegend floristisch und beruht auf sehr interessanten und noch heute gültigen Beobachtungen über die Verbreitung kontinentaler und alpiner Arten in der Schwäbischen Alb. Inwiefern die späteren quartärbotanischen Untersuchungen seine interessante Hypothese bestätigt haben und wo Gradmann geirrt hatte, wird im Kapitel 3.6 noch zur Sprache kommen.

Zur gleichen Zeit, als Gradmann seine Steppenheide-Theorie formuliert hatte, schrieb kein Geringerer als A. F. W. Schimper (1898): «Natürliche Wiesen nehmen anscheinend weniger grosse Flächen ein als natürliche Steppen und zeigen sich vornehmlich in klimatischen Übergangsgebieten mit parkähnlichem Vegetationscharakter, d.h. wo Grasfluren und Waldparzellen miteinander abwechseln. Letzteres hängt damit zusammen, dass das feuchtere Wiesenklima dem Baumwuchs günstiger ist als ein echtes Steppenklima. – Möglicherweise hat die natürliche Pflanzendecke Europas eine solche parkartige Physiognomie gezeigt. Das europäische Klima ist nicht ein ausgesprochenes Gehölz- oder Grasflurklima, sondern beiden Formationskreisen gleich günstig, und das Auftreten zahlreicher Gewächse, die der Waldflora fehlen, spricht für das einstige Vorhandensein von Naturwiesen.» Das ist ungefähr die Vegetation, wie sie den Vorstellungen von R. Geiser entspricht.

Trotzdem war sich die grosse Mehrheit der Botaniker immer darüber einig, dass Europa vor den menschlichen Einflüssen ein geschlossenes Waldland war. Schon H. Christ lässt darüber in seinem faszinierenden Werk: «Das Pflanzenleben der Schweiz» (1879) keinen Zweifel aufkommen: «... Region des Laubwaldes, welche zugleich die Region darstellt, wo die nordasiatisch-mittel-europäische Ebenenflora, in ihrer stark westlichen Modifikation vorherrscht, und welche – wenn nur ein Jahrhundert sich selbst überlassen – sich als Ein grosses Waldland darstellen würde, wie es noch bis ins vorige Jahrhundert Canada gewesen.» In gleichem Sinne haben sich später A. Grisebach (1885) und etwas weniger prägnant auch O. Drude (1896) geäussert. Sehr klar haben sich in diesem Sinne auch E. Warming und P. Graebner (1918) ausgedrückt: «...kommen künstliche Gras- und Krautvereine (Halbkultur-Assoziationen) vor, nämlich Wiesen und Weiden, die ihre Entstehung dem Menschen verdanken (Düngung, Drainage, Mahd, Abweiden). Die allermeisten dieser Vereine

wachsen auf einem früher bewaldeten Boden; der Wald hat dem Eingriffe der Menschen weichen müssen.»

Hundert Jahre nach H. Christ (l. c.) scheint in der Vegetationskunde die Ansicht, dass Mitteleuropa von Natur aus ein geschlossenes Waldland war, völlig unbestritten (vgl. *H. Ellenberg*, 1986; *H. Mayer*, 1984 und 1986; *H. Walter* und *S. W. Breckle*, 1986; *O. Wilmans*, 1973 u. a.). Unabhängig von den europäischen Pflanzensoziologen kamen auch nordamerikanische Autoren hinsichtlich der gemässigten, sommergrünen Laub- und Mischwälder zum gleichen Ergebnis. So schreibt *A. M. Greller* (1988): «The forests occupied 95 % of the land (Ohio) and were interrupted only by rivers and streams, natural prairies, hurricane-cleared patches and Indian settlements.»

Doch ist diese vorherrschende Auffassung der Botaniker nicht längst revisionsbedürftig, in Anbetracht der grossen Schäden, die in weiten Gebieten der Fallaubwälder durch Gross-Säger-Populationen (inbesondere Hirsche) verursacht werden? Jedenfalls lässt die Tatsache, dass die schattentoleranten Klimaxbäume vielerorts nur unter Anwendung künstlicher Schutzmassnahmen, wie Einzäunung, hochkommen, eine kritische Überprüfung der Frage nach der ursprünglichen Dichte der temperierten, sommergrünen Wälder als dringlich erscheinen.

## 2. Kriterien zur Lösung der Frage

Bei der Lektüre der eingangs zitierten Publikationen von R. Geiser und Th. May wird es klar, dass eine weiterführende Stellungnahme zu den aufgeworfenen Problemen nur möglich ist, wenn vorausgehend der gesamte Kriterienkatalog auf seine Wertigkeit als Entscheidungshilfe kurz überprüft wird, auch wenn manches davon als «längst bekannt» bezeichnet werden kann. Es ist dabei von den abiotischen Faktoren auszugehen, worauf die biotischen und zuletzt die anthropogenen folgen.

### 2.1 Wann ist ein Biotop natürlich?

Offensichtlich ist für die Beantwortung dieser schwierigen Frage der Zeitpunkt ausschlaggebend, bis zu welchem wir einen hohen Grad der «Natürlichkeit» ableiten können, und vor allem, wann die raschesten Umwandlungsprozesse beobachtet werden. Um die kritische Periode zu bestimmen, von der an die Naturlandschaft in Mitteleuropa fortlaufend in eine Kulturlandschaft verändert wurde, gehen wir zunächst von einem Zitat aus, in dem sich der erste Erforscher der norddeutschen Moore, C. A. Weber, zur Frage des Waldes vor den menschlichen Einflüssen geäussert hat: «Unzweifelhaft hat der jetzt durch

Ackerland, Wiesen und Heiden zum grossen Teile verdrängte Wald das grosse Gebiet der hohen Geest vielleicht in lückenlosem Zusammenhange inne gehabt, bevor das Land von ackerbautreibenden Menschen besiedelt wurde» (C. A. Weber, 1892).

Wie aus dieser Stellungnahme zu entnehmen ist, kommt es beim Wandel von der Natur- zur Kulturlandschaft ganz entscheidend auf die Errungenschaft des Ackerbaus und der Haustierzucht und damit auf die Landnahme durch eine sesshaft gewordene Bevölkerung an. Bekanntlich erfolgte dieser Übergang an der Wende vom Mesolithikum zum Neolithikum. Er ist nicht überall gleichzeitig erfolgt und war zunächst mehr punktförmig oder gebietsweise eingetreten, auch nicht überall in der gleichen Form, was die Beurteilung unseres Problems nicht eben erleichtert. Er ist aber anhand der fossilen Dokumentation eindeutig feststellbar, wie J. Iversen zuerst in Dänemark (1941) gezeigt hat. Später wurden der Beginn des Ackerbaus und damit die Anfänge der europäischen Kulturlandschaft von Dutzenden von Autoren festgestellt, teils früher, teils später, jedenfalls von Grossbritannien bis Polen, von Skandinavien bis ins Mediterrangebiet.

Damit soll nicht verschwiegen werden, dass bereits die paläo- und erst recht die mesolithischen Leute die Umgebung durch Jagd und Brennen beeinflusst haben (B. Ammann, 1993). Verglichen mit der Zeit nach der Neolithisation, die erst eine stärkere numerische Vermehrung der Menschheit ermöglichte, waren die Veränderungen an der Vegetation noch gering (vgl. 2.4.2 und 2.4.3). Die Annahme, der paläolithische Mensch hätte den Bestand der Gross-Säuger so stark dezimiert, dass diese ausgestorben seien, ist zwar auf den ersten Blick einleuchtend, lässt sich aber nur sehr schwer beweisen, da bei dieser Extinktion zweifellos einschneidende klimatische Umwälzungen entscheidend mitgespielt haben. So hat z.B. auch die wichtige Baumgattung *Pterocarya* Mitteleuropa, wie manche Megaherbivoren, erst nach der Würmeiszeit nicht mehr erreicht. Gewiss waren die Paläolithiker an dieser Extinktion nicht beteiligt!

Um die Einflüsse der Herbivoren in der pleistozänen Naturlandschaft zu überprüfen, erachten wir es als notwendig, die gesamte Vegetationsentwicklung Mitteleuropas auch im vorletzten (Holstein)- und im letzten (Eem)-Interglazial zu betrachten. Sehr wichtig sind auch die Früh-, Hoch- und Spätphasen der vorletzten und letzten Eiszeit. Überdies haben wir uns mit den Veränderungen zu beschäftigen, die sich seit der mittleren Wärmezeit des Postglazials vollzogen haben. Ferner ist die Kenntnis der ursprünglichen Waldvegetation in den spätbesiedelten Gebieten des atlantischen Nordamerikas und der bis heute verbliebenen temperierten Resturwälder von entscheidender Bedeutung.

## 2.2 Wann ist ein Biotop waldfähig?

Ob ein Gebiet waldfähig ist oder nicht, hängt in erster Linie von rein abiotischen, d.h. von klimatischen und edaphischen Voraussetzungen ab. Erst sekundär stellt sich die Frage, inwiefern durch die herbivoren Mammalier der Bereich der Waldfähigkeit verschoben, d.h. eingeschränkt werden kann (vgl. 2.4).

### 2.2.1 Klimatische Voraussetzungen

Bekanntlich gilt für das Gedeihen von Wald eine Durchschnittstemperatur von 10 °C im Juli als Mindestwärme. Diese wird in der planar-kollinen Region von ganz Mitteleuropa um 5 bis 10 °C überschritten. Die Verteilung der Niederschläge über das ganze Jahr, mit Höchstwerten im Sommer, begünstigt den Waldwuchs ebenfalls, so dass in den weiten Gebieten mit über 900 mm Jahresregen die ökologischen Bedingungen für einen temperierten, sommergrünen Laubwald als günstig bis sehr günstig bezeichnet werden müssen (vgl. z.B. *K. Rubner*, 1953; *H. Walter* und *S.-W. Breckle*, 1986). Ein vergleichbares Klima herrscht nicht nur im gemäßigten Europa, sondern ist auch für die ostasiatischen und nordamerikanischen Verbreitungsgebiete des temperierten, nemoralen Zonobioms VI charakteristisch (vgl. *H. Walter* und *S.-W. Breckle*, 1991).

Zunehmend kritischer für geschlossene Laubwälder werden die Verhältnisse, wo bei hohen Sommertemperaturen (Julimittel mindestens 18 Grad) die Niederschläge unter 800 mm absinken, und besonders dort, wo sie, wie z.B. in den zentralalpinen Trockentälern (vgl. *J. Braun-Blanquet*, 1961), in der oberrheinischen Tiefebene (vgl. *E. Issler*, 1942), in der mitteldeutschen Regenschattenzone an der Saale (vgl. *A. Scamoni*, 1954), in Südböhmen (vgl. *E. Rybníková* und *K. Rybnícek*, 1972; *H. Walter* und *H. Lieth*, 1960 bis 1967) und im pannonischen Becken (vgl. *A. Borhidi*, 1961), auf weniger als 600 mm, selten auch knapp unter 500 mm absinken. Doch handelt es sich bei allen diesen Gebieten um inselförmige Vorkommen, in denen die Niederschläge zumeist deutlich über dem Wert von 450 mm bleiben, der in der temperierten Zone als Grenzwert für den Übergang Wald/Steppe gilt (vgl. *H. Walter* und *S.-W. Breckle*, 1986). Klimatisch ist Mitteleuropa mit Ausnahme der Hochgebirge über der alpinen Baumgrenze und vielleicht weniger Partien der Donau-Theiss-Niederung ein waldfähiges Land, und zudem sind die Wuchsbedingungen für einen geschlossenen Laubwald in den Tieflagen meist suboptimal bis optimal.

### 2.2.2 Edaphische Voraussetzungen

Unter den günstigen temperiert-subozeanischen Klimabedingungen finden sich deshalb in Mitteleuropa nur ganz bestimmte Sonderstandorte, die nicht waldfähig sind: Felsgräte, bewegliche Schutthalden, Lavinare und Bachrinnen, Alluvionen, Seeufer und Moore, in Meeresnähe Dünen und Sand-

fluren. An allen diesen Sonderstandorten ist die Versorgung mit Wasser und mineralischen Nährstoffen gestört. Je nach der spezifischen Situation werden ganz verschiedene Faktoren des Mangels oder des Überangebots wirksam: gehemmte Bodenbildung, Nährstoffarmut, mechanische Dynamik, hoher Grundwasserstand usw.

Mit nur 5 % an der Gesamtfläche (vgl. *H. Mayer*, 1984; *A. M. Greller*, 1988) dürfte die Ausdehnung der Sonderstandorte wohl eher unterschätzt sein, vor allem im Gebirge, wo viele Bachrunsen und Lavinare schon vor den Abholzungen bestanden. Auch in der Ebene erreichten die Auen eine beträchtliche Breite. So betrug z.B. in prähistorischer Zeit der Alluvialbereich des unbändigen Rheinstroms unterhalb Basel 5 bis 10 Kilometer, worauf Schlickablagerungen 7 km westlich vom heutigen Lauf zwischen Heitern und Rüstenhart hinweisen, bei einer Gesamtbreite der Oberrheinischen Tiefebene von 30 bis 35 km (vgl. auch *R. Gradmann*, 1932). Leider gibt es keine genaueren Schätzungen über die Ausdehnung offener Sonderstandorte in Mitteleuropa. Sie sind nach der Umgestaltung der Naturlandschaft in die heutige Kulturlandschaft, die etwa 7000 Jahre gedauert hat, kaum mehr durchführbar. Ohne auf die Anteile offener, waldloser Standorte näher einzugehen, sei hier hervorgehoben, dass diese für die Biodiversität innerhalb eines waldfähigen Gebietes vor den Einflüssen des Menschen von entscheidender Bedeutung waren (vgl. *H. Zoller*, 1954). Für das Gebiet des Kantons Baselland (Schweiz) wurde nachgewiesen, dass sich auf einem Flächenanteil naturnaher Sonderstandorte (Typ Trockenwälder, einschließlich Felsfluren und Urwiesenfragmente) von nur 1 % des Kantonsareals 31 % der einheimischen Flora vorkommen (vgl. *H. Zoller*, 1989). Viele lichtliebende alpine, submediterrane und kontinentale Arten fanden schon vor dem Neolithikum genügend Wachstumsmöglichkeiten an Sonderstandorten und waren kaum auf die Auflockerung des Waldes durch Herbivoren oder auf ausgedehntere «Ursteppen»-Komplexe angewiesen. Ähnliches scheint auch für die Region der temperierten Fallaubwälder im atlantischen Nordamerika zu gelten.

## 2.3 Wie regenerieren sich Wälder?

Für die Verjüngung und Erhaltung ± geschlossener Waldbestände ist es von entscheidender Bedeutung, dass sich die einzelnen Arten populationsökologisch sehr unterschiedlich, zum Teil sogar diametral verschieden verhalten. Grob lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: die Pionier- und die Klimaxbäume. Die Unterschiede lassen sich über Samen, Lichtbedarf der Keimlinge, Wachstumsgeschwindigkeit und vegetatives Ausschlagsvermögen bis hin zum Konkurrenzverhalten und Lebensalter verfolgen. Alle diese Eigenschaften sind für das Verständnis der Regenerations-Zyklen und damit auch der Walddichte unentbehrlich (vgl. 2.3.4).

### *2.3.1 Samen und Keimlinge*

Eine Anzahl von Holzgewächsen zeichnet sich durch sehr leichte Diasporen aus, deren Schwebefähigkeit durch Flugapparate (Wollhaare, häutige Flügel) stark erhöht wird. Zu diesen Arten gehören Weiden, Pappeln, Birken und Erlen. Numerisch ist ihre Samenproduktion hoch, und die Samen gelangen überall hin, dagegen sind die Chancen der Etablierung infolge der geringen Nährstoffreserven und eines grossen Lichtbedürfnisses bei der Keimung und während der Wachstumsphase klein. Diese Kombination von Eigenschaften ist typisch für die Gruppe der Pioniergehölze.

Die übrigen Holzarten haben schwerere bis ausgesprochen schwere Samen. Sofern sie noch Flugeinrichtungen aufweisen (Lärche, Föhre, Tanne, Linde, Ahorne, Hainbuche, Esche usw.), sind diese weniger wirksam oder fehlen wie bei der Buche und Eiche völlig. Numerisch ist die Samenproduktion kleiner und die Samenausbreitung weniger vollständig, dagegen ist die Etablierungsrate besser und das Lichtbedürfnis geringer bis sehr gering. Beträgt dieses bei der Föhre noch 1/10, bei der Eiche 1/20 bis 1/30 der gesamten Strahlung, so kommen Buchen- und Tannenkeimlinge mit weniger als 1/60 aus (vgl. K. Rubner, 1953). Diese zweite Kombination von Eigenschaften ist typisch für die Gruppe der Klimaxbäume. Der jeweilige Anteil der Pioniergehölze bzw. der verschiedenen Klimaxbäume ist für die Beurteilung der pleisto-holozänen Waldentwicklung, aber auch für die Struktur der heute noch vorhandenen Resturwälder von fundamentaler Bedeutung.

### *2.3.2 Wachstum und Konkurrenz*

Die Gruppe der Pionerbäume zeichnet sich in der Jugend durch ein rasches Wachstum, durch frühe Mannbarkeit und ein geringes Lebensalter aus. Das Wachstum der Klimaxbäume ist dagegen in der Jugendphase langsamer, die Mannbarkeit tritt unter normalen Bedingungen später ein, wobei das erreichte Alter mehrere hundert Jahre beträgt und dasjenige der Pionerbäume mehrmals übertrifft. Über längere Perioden ungestörter Bestandesentwicklung unterliegen die lichtbedürftigen Pionerbäume der Konkurrenz der Klimaxbäume, die mit weniger Licht auszukommen vermögen.

### *2.3.3 Vegetatives Ausschlagvermögen*

Die mehr oder weniger ausgeprägte Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung aus grundständigen Trieben ist mindestens teilweise mit der artspezifischen Lichtbedürftigkeit der Waldbäume gekoppelt. Mit Ausnahme der Föhre und Lärche haben alle Pionerbäume mit hohen Lichtansprüchen ein grosses Stockausschlagvermögen. Auch die meisten Arten mit mittleren Lichtansprüchen sind zu leichtem und intensivem Austreiben ruhender Basalknospen fähig wie Ahorne, Linden, Hagebuchen und in geringerem Masse auch Eichen. Alle Arten, die während der Jugendphase eine grössere Schattentoleranz aufweisen, zeigen nur eine geringe Tendenz zur Bildung von Basistrieben:

Fichte, Buche und Tanne. Möglicherweise sind diese Abweichungen für den wechselnden Verlauf der Vegetationsentwicklung während der jungpleistozänen Warmzeiten mitverantwortlich (vgl. 3.2).

### 2.3.4 Zyklen der Bestandesregeneration

Jeder Wald macht einen bestimmten Entwicklungszyklus durch, der mit einer Jugendphase beginnt, die in eine Wachstumsphase übergeht, in der Optimalphase gipfelt und später nach mindestens 200 bis 400 Jahren in einer Alters- und Absterbephase endigt (vgl. *H. Leibundgut*, 1959 und 1993, *H. Ellenberg*, 1986). Mit der Absterbephase lockert sich der Kronenschluss auf, ein üppiger Kraut- und/oder Graswuchs sowie Pionierbäume können sich vorübergehend ansiedeln (Jugendphase), bis diese vom Schatten der heranwachsenden Klimaxbäume verdrängt werden (Wachstumsphase). *H. Zoller et al.* (1977) konnten in Buchen-, Buchen-Weisstannen- und Buchen-Weisstannen-Fichten-Urwältern selber das komplizierte Mosaik beobachten, in dem diese an verschiedenen Orten nicht synchron verlaufenden Bestandesphasen miteinander verzahnt sind (vgl. auch *H. Remmert*, 1985). Nur in der Optimalphase beträgt der Kronenschluss 95 %, in der Absterbe- und Jugendphase fällt dagegen soviel Licht hinein, dass uralte Kulturbegleiter wie *Rumex obtusifolius*, *Urtica dioica* und *Lapsana communis* blühen (*Abbildung 1*). Es gibt somit gute Beispiele, dass manche Kulturbegleiter vor der Landnahme des Menschen nicht auf «halboffene Weidelandschaften» angewiesen waren, um zu überleben, sondern neben Sonderstandorten auch in den Regenerations-Breschen natürlicher Klimawälder geeignete ökologische Nischen mit genügendem Licht fanden. Vergleichbare Zyklen der Bestandesregeneration wurden auch aus dem Gebiet der temperierten Fallaubwälder Nordamerikas von *L.K. Forcier* (1975) und *P.L. Marks* (1975) und besonders eingehend von *F.H. Bormann* und *G.E. Likens* (1979) beschrieben (*Abbildung 2*). In der Diskussion über die Frage nach einer ursprünglichen «Parklandschaft» in Mitteleuropa gibt aber in erster Linie die prozentuale Verteilung der verschiedenen Lebensphasen den entscheidenden Ausschlag (vgl. 3.3 und 3.5).

## 2.4 Welchen Einfluss haben die Herbivoren auf die natürlichen Wälder Mitteleuropas?

Dass Herbivoren einen grossen Einfluss auf die Struktur und Zusammensetzung der Wälder ausgeübt haben, wurde von den Botanikern weder bestritten noch übersehen. Wie unterschiedlich verschiedene Baumarten reagieren und welche Zusammenhänge bestehen zwischen den Frasswirkungen und dem spezifischen Lichtbedürfnis und Stockausschlagvermögen (vgl. auch 2.3), kann man gut aus den Publikationen von *F. Klötzli* (1965) und *H. Ellenberg* (1986) ableiten. *Th. May* hat darüber in seinem Diskussionsbeitrag (1993) referiert



Abbildung 1.  
Fagus-Urwald (*Galio odorati-* und *Luzulo-Fagion*) in Mavripetras bei Xanthi (Thrakien, Griechenland, 1976, phot. H. Zoller).

und eine hilfreiche, tabellarische Übersicht zusammengestellt. Der Grund, weshalb von den Palynologen und Archäobotanikern bisher so wenig über die Bedeutung der herbivoren Wildpopulation für die Vegetationsgeschichte diskutiert worden ist, dürfte in erster Linie darauf beruhen, dass es keine Methode gibt, mit welcher der Herbivoren-Einfluss im Pleistozän und Alt-Holozän generell und quantifiziert dargestellt werden kann. Zur Zeit besteht in Mitteleuropa nur die Möglichkeit, aus den Pollendiagrammen, unter Berücksichtigung der Erfahrungen mit den heute lebenden Gross-Säuger-Populationen, gewisse Mutmassungen anzustellen und einige Vorstellungen zu entwickeln.

#### *2.4.1 Einflüsse der natürlichen Herbivoren-Population*

Th. May (l. c.) kommentiert verschiedene Beobachtungen der Beeinflussung von Waldvegetation durch Herbivoren, die zumeist aus den altweltlichen Tropen stammen. Er diskutiert auch die Übertragbarkeit dieser Erfahrungen auf das mitteleuropäische Quartär. Dass dabei vieles unklar bleibt, gibt Th. May (l. c.) selbst zu. Vor allem wissen wir wenig oder gar nichts darüber, wie die pleistozänen Herbivoren mit den schlechten winterlichen Nahrungsbedingungen zurechtgekommen sind, und insbesondere muss auch in Betracht gezogen werden, dass die Gross-Säuger während der Kaltphasen mehr oder weniger stark dezimiert worden sind, worüber ebenfalls keine verlässlichen Angaben gemacht werden können.

#### *2.4.2 Einflüsse des Menschen auf die natürliche Herbivoren-Population*

Durch die Untersuchungen von *C. Turner* (1975), von *R.G. West* (1956) und von *Th. Weber* und *Th. Litt* (1991) haben wir die ersten Hinweise, dass Menschen in England und in Mitteldeutschland bereits im Holstein- bzw. im Eem-Interglazial auf Megaherbivoren Jagd machten. Dass diese Hinweise aber noch sehr vereinzelt sind, geht aus der Tatsache hervor, dass im Eem-Interglazial, z. B. in der Schweiz, ein Zusammenhang zwischen Knochenfundstellen und menschlicher Besiedlung nur selten erwiesen ist (*L. Chaix*, 1993). Abgesehen von gewissen Schwierigkeiten in der Deutung der Befunde geben uns diese ganz vereinzelten Entdeckungen noch keinen Anhaltspunkt über die Grösse der damaligen Wildpopulation und über die Intensität des vermeintlichen «Jagddruckes» der paläolithischen Menschen auf die Herbivoren. Ähnlich steht es auch für das Mesolithikum, wo oft anzahlmäßig kleine Knochenfunde die Interpretation erschweren und nur vereinzelt erhöhte Jagdintensität nachgewiesen werden kann. Allgemein muss aber davon ausgegangen werden, dass das Wild zahlen- und artenmäßig weniger zahlreich war als im Paläolithikum, auch wenn die im Wald sesshaften Hirsche und Rehe die häufigste Beute der Mesolithiker darstellten (*L. Chaix*, 1993). Die Jagdintensität war sicherlich von der menschlichen Populationsdichte abhängig, die damals wohl noch sehr viel dünner war als im Neolithikum. Wie archäozoologische Untersuchungen in Kulturschichten von Seeufersiedlungen aus dem schweizerischen Alpenvorland zeigen, gibt es erst ab dem Neolithikum Anzeichen dafür, dass die damalige Cerviden-Population bereits beträchtlich dezimiert worden ist (vgl. *J. Schibler* und *P.J. Suter*, 1990).

Vor wenigen Jahren publizierte *S.R. James* (1989) erste Belege dafür, dass der menschliche Gebrauch des Feuers bis rund 250 000 Jahre zurückreicht und möglicherweise noch weiter zurückgeht. Dadurch wird ein kombinierter Effekt von Mensch, Feuer und Grossherbivoren im mittleren und oberen Pleistozän gut vorstellbar. Dazu schreibt Th. May (l. c.): «Obwohl es sich dabei um Lagerfeuer handelte, kann angenommen werden, dass seither absichtlich von Menschen gelegte oder fahrlässig entstandene Vegetationsfeuer auftraten. So

könnten in Mitteleuropa während der pleistozänen Warmzeiten in einer durch Gross-Säuger lückig gehaltenen Waldvegetation Brände durchaus eine gewisse Rolle gespielt haben...». Dem ist aber entgegenzuhalten, dass es sich sehr wahrscheinlich nur um seltene, lokale und vorübergehende Ereignisse gehandelt haben kann, da bisher in Tausenden von Horizonten der Pollendiagramme aus dem Holstein- und Eem-Interglazial (auct. plur.) keine Anzeichen für häufigere Feuer gefunden wurden.

Etwas anders sieht die Verteilung von Brandhorizonten im Würm-Spätglazial und Altholozän aus, wo das Phänomen Feuer nicht allzu selten nachgewiesen werden kann (vgl. z. B. *H. Zoller*, 1960). Wenn jedoch, wie das meistens der Fall ist, archäologische Funde von Artefakten fehlen, so wird die Entscheidung, ob es sich um ein natürliches oder ein anthropogenes Feuer gehandelt hat, äußerst schwierig, und überdies handelt es sich dabei nur um vorübergehende Erscheinungen.

Bedeutend häufiger sind die Anzeichen von Feuer seit dem Beginn des Ackerbaus, so z. B. im Unterengadin, wo in sämtlichen Pollenprofilen aus der unmittelbaren Umgebung von den Niederlassungen der ersten endneolithischen bis bronzezeitlichen Siedler sich deutliche Russ-Spuren, Holzkohlen und dichte Lagen von Holzsplittern finden (vgl. *H. Zoller* und *Ch. Erny-Rodmann*, 1993 und 1994), während im Altholozän von solchen Störungen sehr viel weniger festzustellen ist. Feuer spielte auch im Schweizer Mittelland und in weiten Teilen Mitteleuropas eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der neolithischen und darauffolgenden Kulturlandschaftsgestaltung (vgl. *I. Richoz* und *J. N. Haas*, im Druck).

#### 2.4.3 Einflüsse domestizierter Herbivoren

Eine eingehende Diskussion dieser Frage würde den Rahmen der vorliegenden Stellungnahme sprengen. Es sei hier nur darauf hingewiesen, dass eine zu Ernährungszwecken gezüchtete und gehegte Viehpopulation einen ungleich viel stärkeren Einfluss auf die Vegetation ausübt als eine freilebende, der biologisch-ökologischen Regulation unterworfen Wildpopulation. Die Unterschiede werden in den Pollendiagrammen sofort deutlich: plötzliche, positive Ausschläge der NBP/BP-Relation, bedingt durch die Anlage von Feldern und die Waldweide; unvermitteltes Auftreten von Pionierbäumen, bedingt durch anthropogene Folgegesellschaften; Nachweis von Tritt-, Dung- und Saumpflanzen usw. Dies sind konkrete Hinweise auf eine Waldauflockerung, die in den älteren Perioden viel seltener auftreten oder gänzlich fehlen (vgl. 3.1).

## 2.5 Inwiefern kann die Waldentwicklung seit dem vorletzten (Holstein)-Interglazial rekonstruiert werden?

### 2.5.1 Pollenanalyse und botanische Grossreste

Seit im Jahre 1916 L. v. Post durch systematische Untersuchung von Blütenstaub in Torfproben die Pollenanalyse als Mittel zur Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte einführte, hat diese Methode mehr und mehr an Bedeutung für die Beantwortung paläobiologischer und paläoklimatischer Fragen gewonnen. Es seien hier nur kurz einige Schritte dieser Entwicklung angeführt, die zeigen, wie sehr die Pollenanalyse ausgebaut und verfeinert worden ist:

1. Vermehrter Einbezug der Nichtbaumpollen (NBP) (ab etwa 1940).
2. Auszählen hoher Pollensummen (PS) (ab etwa 1940).
3. Bestimmung der Walddichte durch die NBP/BP-Relation (ab etwa 1940).
4. Absolute Altersangaben durch Radiokarbonatierungen (ab 1948).
5. Stark zunehmende Unterscheidbarkeit der Pollenkörper bis auf Gattungs- oder sogar Artniveau durch Verfeinerung der optischen Untersuchungsmethoden (ab etwa 1950).
6. Entzerrung der Pollendiagramme durch Einführung von Korrekturfaktoren (nach 1970).
7. Absolute Angaben über den Pollengehalt durch Einführung von Influx-(Konzentrations-)Diagrammen (nach 1970).
8. Laufende Verbesserung der Zeitrechnung durch Kalibration mit Hilfe der Dendrochronologie (ab 1970).
9. Verbesserte Datierungsmöglichkeiten durch die  $^{14}\text{C}$ -AMS-Methode (ab 1980).
10. Konsequente Verknüpfung der Pollenanalyse mit der Analyse der Makrofossilien (ab 1980), vgl. hiezu H.J.B. Birks und H.H. Birks, 1980; G. Erdtmann, 1969; K. Faegri und J. Iversen, 1989; F. Firbas, 1949/52; B. Huntley und T. Webb III, 1988; G. Lang, 1994; T. Nilsson, 1983).

Im Zeitraum von acht Jahrzehnten wurden die Maschen des Untersuchungsnetzes besonders für das Holozän immer feiner und feiner und auch für das letzte und vorletzte Interglazial gibt es eine Reihe durchgehende, ausgezeichnete und sicher datierte Profile aus ganz Mitteleuropa (von England bis Polen und von Dänemark bis in das nördliche Rhonetal). Es mutet deshalb seltsam an, wenn R. Geiser behauptet, «dass schliesslich die Palynologie für unsere Zwecke (gemeint ist die Frage nach der halboffenen Weidelandschaft und nach den «Ursteppen» Mitteleuropas, Einschub der Verfasser) weitgehend unbrauchbar wird». So wissen wir heute – auch wenn noch manche Probleme offen sind – über den Siedlungsraum der neolithischen Bevölkerung im nördlichen Alpenvorland (auct. plur.) ausgezeichnet Bescheid. R. Geiser bemerkt ferner: «Die Probestellen der Pollenanalyse sind sowohl gross- wie kleinräumig immer genau dort, wo Steppen gerade nicht zu erwarten sind». Es

sei keineswegs bestritten, dass dort, wo klimatisch Steppen möglich sind, die Bildung von See- und Moorablagerungen gehemmt ist und gute Bohrgelegenheiten seltener auftreten oder sogar fehlen. Solche Gebiete beschränken sich jedoch in Mitteleuropa, wie in 2.2.1 erwähnt, auf eine Anzahl inselförmiger Gebiete, in denen der Baumwuchs unter weniger günstigen Bedingungen gedeiht. Auch in diesen Trockeninseln verfügen wir über eine Reihe muster-gültiger Pollenanalysen: Durance, Lac de Siguret (*J.-L. de Beaulieu*, 1977); Wallis, Mont d'Orge bei Sion (*M. Welten*, 1982a); Südtirol, Bozen (*R. Schmidt*, 1975); Saalegebiet (*H. Müller*, 1953; *E. Lange*, 1965, 1976 und 1980; *Th. Litt*, 1990a, 1990b, 1992, 1994); Südmähren, Varcov (*E. Rybnickova*, 1973, 1977 und 1983; *E. Rybnickova* und *K. Rybnicek*, 1972), pannonisches Becken (*B. Zolymomi*, 1953). Es gibt demnach auch aus Gebieten, in denen Steppen zu erwarten sind, pollenanalytische Ergebnisse. Die Profile reichen im mitteldeutschen Trockengebiet sogar bis in die Risseiszeit zurück.

### 2.5.2 Knochenfunde

Während die Verteilung der pollenanalytischen Bohrpunkte weitgehend unabhängig von den archäologischen Fundstellen ist, konzentrieren sich reichliche Knochenfunde, die auch statistisch auswertbar sind, mehr oder weniger auf menschliche Siedlungsplätze. So sind wir über die Haustierhaltung seit dem ausgehenden Mesolithikum sehr gut orientiert. Aus früheren Zeiten ist der Faunenwechsel seit dem vorletzten Interglazial ebenfalls eindrücklich dokumentiert, vor allem das Verschwinden vieler Gross-Säuger am Ende der letzten Eiszeit (vgl. z. B. *W. v. Koenigswald*, 1983 und 1991). Doch ist der Fossilbestand von Megaherbivoren zeitlich und örtlich zu zerstreut und numerisch zu gering, um zuverlässige Aussagen über die Dichte ihrer Populationen zu ermöglichen (J. Schibler, mündl.). Demgegenüber ist zu betonen, dass die Pollenanalyse bis mindestens ins Cromer-Interglazial mit Hilfe der NBP/BP-Relation durchgehende, quantitative Angaben zur Walddichte machen kann. Dagegen gibt es nur ganz vereinzelte Stellen, in denen pollenanalytische Befunde in direkten Zusammenhang mit Knochenfunden von Gross-Säugern und menschlichen Artefakten gebracht werden können (vgl. *W.A. Watts*, 1988).

## 2.6 Was sagen die noch verbliebenen Resturwälder über die ursprüngliche Struktur der temperierten Laubwaldvegetation aus?

### 2.6.1 Inwiefern kann aus den wenigen natürlichen Urwaldrelikten Europas auf die ursprüngliche Vegetation Mitteleuropas geschlossen werden?

Da in Mitteleuropa heute praktisch keine Urwälder übriggeblieben sind, stammen alle Kenntnisse über die Zyklen der natürlichen Bestandesregeneration (vgl. 2.4.3), die für das Verständnis der Dichte der ursprünglichen Bestände ausschlaggebend sind, aus den wenigen Urwaldrelikten abgelegener Gebiete

(Bialowieca in Nordostpolen, Waldviertel, Niederösterreichische Kalkalpen, Gebirge Südeuropas [Jugoslawien, Nordgriechenland]). Doch gehören die betreffenden Urwaldrelikte pflanzensoziologisch überwiegend zur Ordnung der *Fagetalia sylvaticae*, der mesophytischen Fallaubwälder, die in ganz Mitteleuropa dominieren.

Deshalb dürfen die in jenen Resturwäldern gewonnenen Resultate ohne allzu grosse Einschränkungen auf die Waldvegetation Mitteleuropas übertragen werden, umso mehr als in den vergleichbaren Urwäldern des atlantischen Nordamerikas sehr ähnliche populationsdynamische Verhältnisse beobachtet worden sind (vgl. 3.5).

### 2.6.2 Gibt es archivalische Quellen über «Urwaldvegetation» in Mitteleuropa?

Da die wissenschaftliche Vegetationskunde höchstens 200 Jahre zurückreicht, ist man versucht, diese Frage von vornherein zu verneinen. Doch sind Angaben über das Vorkommen dichter Waldungen auch ohne wissenschaftliche Kenntnisse glaubhaft überliefert worden, z. B. Berichte über Wälder als Reisehindernis, als Fluchtweg, als Versteck usw. Die diesbezüglichen Quellen aus vorwissenschaftlicher Zeit sind deshalb nicht zu unterschätzen.

### 2.6.3 Was bringt der Vergleich mit natürlichen Wäldern ausserhalb Mitteleuropas?

Auch die temperierten Fallaubwälder Ostasiens (China, Korea, Japan) gedeihen in uralten Kulturgebieten, so dass man nur in den Gebirgen noch mehr oder weniger natürliche Bestände antrifft, weshalb weiterführende Aussagen über deren ursprüngliche Struktur nur in sehr beschränktem Ausmass möglich sind. Auch wenn nach R. H. Whitacker (1956 und 1966) unberührte Vorkommen der nordostamerikanischen Laub- und Nadelholz-Mischwälder nur noch in wenig zugänglichen Gebirgslagen der Appalachen vorkommen sollen, so sind die Voraussetzungen für eine Beurteilung der Frage nach der ursprünglichen Walddichte dort wesentlich günstiger als in Europa oder Ostasien. Infolge der späten Abholzungen, die in manchen Gebieten erst vor 70 bis 150 Jahren stattgefunden haben, gibt es hier mehrere Möglichkeiten, den Ausgangszustand und die Folgen der Holznutzung und der Gewinnung von Ackerland zu beurteilen:

- a) Berichte von frühen Reisenden: J. Bartram 1743 (vgl. H. G. Cruickshank, 1957), L. Castiglioni 1785–87 (vgl. A. Pace, 1983), F. A. Michaux 1805 (vgl. H. Savage (Jn.) und E. J. Savage, 1986) u. a.
- b) Untersuchungen zur Wald- und Landschaftsgeschichte seit dem 17. und 18. Jahrhundert: M. B. Trautman (1977), E. W. B. Russel (1983).
- c) Berichte über die Abholzungen im 19. und frühen 20. Jh.: D. A. Marquis (1975), C. F. Belcher (1980).
- d) Untersuchungen über die Struktur von Resturwäldern: J. C. Bjorkbom und R. G. Larson (1977), A. F. Hough (1936, 1965), A. F. Hough und R. D. Forbes (1943), D. A. Marquis (1975), R. S. Mitchell und G. C. Tucker (1994),

*G. J. Nowacki und M. D. Abrams* (1994), *H. J. Oosting* und *W. D. Billings* (1951), *G. G. Whitney* (1984 und 1990).

### **3. Beantwortung der Frage**

#### *3.1 Die Nichtbaumpollen (NBP)/Baumpollen (BP)-Relation vom Holstein-Interglazial bis ins Jungholozän*

Vorausgeschickt sei, dass nach den Beobachtungen über den rezenten Pollenflug (vgl. *L. Aario*, 1940; *F. Firbas*, 1934; *V.P. Grischuk*, 1950; *M. Rösch*, 1994; *M. Welten*, 1950, u. a.) Waldlosigkeit nur bei Anteilen der NBP von 40 bis 50 % und mehr angenommen werden kann. Nach Grischuks Untersuchungen aus Russland (l. c.) betragen die Werte der NBP in Steppen 70 bis 75 %, in Tundragesellschaften und Steppenwäldern 45 bis 50 %. Tiefer NBP-Werte induzieren bereits Wälder.

Sämtliche Profile, die ein vollständiges Interglazial bzw. das ganze Holozän enthalten, stimmen im Verlauf der NBP/BP-Relation überein. Alle zeichnen sich während der Früh- und Spätglaziale durch niedrige BP-Anteile aus, die oft weniger als 50 % der Pollensumme (PS) betragen. Die Auflockerung der warmzeitlichen Wälder in den Frühphasen der Eiszeiten und die Wiederbewaldung in den Spätphasen sind uns in mehreren Profilen sehr deutlich und mit vielen Einzelheiten überliefert (vgl. z. B. *S. Th. Andersen*, 1961 und 1965; *F.-R. Averdieck*, 1967; *J. L. de Beaulieu* und *M. A. Reille*, 1984; *K.-E. Behre* und *U. Lade*, 1986; *H.-J. Beug*, 1973 und 1977; *E. Grüger* und *A. Schreiner*, 1993; *B. Menke*, 1980; *B. Menke* und *K.-E. Behre*, 1973; *S. Wegmüller*, 1992; *M. Welten*, 1981; *G. Woillard*, 1975; *W.H. Zagwijn*, 1961 und 1973).

In den Optimalphasen dominieren die BP in der Regel mit über 90 bis 95 % der PS (vgl. auct. l. c.). Dabei ist der Befund äusserst wichtig, dass die NBP/BP-Relation in den Optimalphasen über lange Zeiträume gleich tief lag wie im Holozän (vgl. z. B. *M. Welten*, 1982b, Meikirch, Schweizer Mittelland, letztes Interglazial; *K.-E. Behre* und *U. Lade*, 1986, Oerel, Niedersachsen; *M. Welten*, 1988 und R. Drescher, mündliche Mitteilung, Thalgut, Schweizer Mittelland; *W. Mullenders*, 1993, Hoxne, England, vorletztes Interglazial). Dies ist ein unmissverständlicher Hinweis dafür, dass auch die vielseitigere Säugetierpopulation im Holstein und Eem keine «offene Weidelandschaft» durch Frass und Trampeln zu schaffen vermochte.

Besonders bemerkenswert erscheint im Hinblick auf die Trockeninseln (vgl. 2.2.1) die Eem-zeitliche NBP/BP-Relation in einem durchgehenden Diagramm aus dem mitteldeutschen Regenschattengebiet (*Th. Litt*, 1990b und 1994). Wie in manchen Profilen aus dem Schweizer Mittelland verharren die NBP-Pollen während einer langen Zeit auf einem Niveau von weniger als 2,5 % der PS! Ausgerechnet in einem Gebiet, in dem man klimatisch Steppen

erwarten könnte, ist ein generelles Offenhalten der Wälder durch Herbivoren nicht nachweisbar. Es ist deshalb daraus zu folgern, dass Mitteleuropa in den jungpleistozänen Interglazialen und im Altholozän, mindestens in den Optimalphasen, aber auch über verschiedene Perioden der Vegetationssukzession hinweg, ein geschlossenes Waldland war. Auch vor dem spätwürmzeitlichen Herbivorenschwund war die Pollenproduktion der Wälder nicht geringer als im Holozän.

Das schliesst eine lokale Einflussnahme der Säugetierpopulation auf die Wälder nicht aus, wie z. B. die Untersuchungen in Hoxne, der englischen Typ-Lokalität des Holstein-Interglazials zeigen, wo plötzlich eine NBP-reiche Episode auftaucht (vgl. *C. Turner*, 1975). Diese Phase kann eindeutig mit Knochenfunden von *Palaeoloxodon* und menschlichen Artefakten am Bohrpunkt in Verbindung gebracht werden. Die Annahme ist einleuchtend, dass Gross-Säuger eine Regenerations-Bresche des Waldes erweitert hatten, in der Menschen einen Jagdgrund fanden. Abgesehen davon, dass es sich hier um eine ganz lokale Erscheinung handelt, bringt *W. Mullenders* (l. c.) auch Argumente, dass das betreffende NBP-Maximum klimatischer Natur sei, da entsprechende Maxima in gleicher Diagrammlage auch an anderen Lokalitäten auftreten, wo keine Anzeichen menschlicher Einflüsse vorliegen. Es ist durchaus möglich, dass bei engeren Probeabständen (Lupendiagramme) in Zukunft ein häufigerer Nachweis derartiger Episoden der Waldauflockerung gelingen könnte. Vorübergehende NBP-Maxima fand auch *A. Fritz* (1992) im Riss/Würm(Eem)-Interglazial in Kärnten. Dass es sich um eine allgemeine Öffnung der Waldlandschaft gehandelt hat, scheint aber nach den bisher vorliegenden Funden sehr unwahrscheinlich.

Es sprechen auch die bisherigen Untersuchungen über die Neolithisierung der Landschaft im Alpenvorland von der Westschweiz bis nach Südbayern eindeutig dafür, dass der Mensch zu Beginn des Ackerbaus sich mit einer weitgehend geschlossenen Waldlandschaft auseinanderzusetzen hatte:

1. NBP-Werte bis unmittelbar vor der Besiedlung sehr gering, höchstens bis 15 %, oft unter 5 %.
2. Keine oder nur spärliche Knochenfunde von Tieren offener Biotope (Pferde, Hase, Hamster usw.) im älteren Neolithikum.
3. Plötzliche und vorübergehende Spitzen von Pionierbäumen (insbesondere Birke), die vorher nur äusserst spärlich auftreten.
4. Auftauchen von Weidepflanzen, wie Wegerich-Arten u. a.
5. Häufiges Auftreten von Samen typischer Waldpflanzen in den Kulturschichten.
6. Manche Breschenpflanzen des ursprünglichen Waldes als Ackerunkräuter, wie der Rainkohl u. a.

Man vergleiche hiezu u. a. die folgenden Arbeiten aus dem Schweizer Mittelland: *B. Ammann* (1988); *A. Heitz-Weniger* (1978); *N. Hufschmid* (1983);

*St. Jacomet-Engel* (1980); *St. Jacomet* (1987); *St. Jacomet, Ch. Brombacher und M. Dick* (1989); *H. Liese-Kleiber* (1985 und 1993); *I. Richoz und J. N. Haas*, im Druck; *M. Rösch* (1983, 1985 und 1992); *J. Schibler und P. J. Suter* (1990).

### 3.2 Verlauf der Vegetationssukzession im Holstein-, Eem-Interglazial und im Holozän

In sämtlichen Profilen läuft seit dem Holstein-Interglazial eine Vegetationsentwicklung ab, die von einer offenen, gehölzarmen Pflanzendecke zu dichten Gebüschen geführt hat, in welche die Pioniere des Vorwaldes (vor allem Birken) eingedrungen sind, die in der Folge von Föhren abgelöst wurden. Später drangen ± lichtbedürftige Gehölze der Klimaxwälder ein (vor allem die Arten des Eichenmischwaldes), noch später stärker Schatten spendende Spezies wie Hagebuche, Fichte, Weisstanne und Buche. Auf den ersten Anschein sieht es so aus, diese generelle Sukzessionstendenz sei als Folge der in 2.3 genannten, populationsdynamischen Eigenschaften der verschiedenen Baumarten zu lesen. Schon *B. Frenzel* (1983 und 1989) hat darauf hingewiesen, dass die Zeiträume von vielen Jahrtausenden, welche diese Sukzession jeweils gebraucht hat, grundsätzlich viel zu lang sind, als dass ihre Ursachen nur auf der Lichtkonkurrenz beruhen können. Es könnte dabei neben anderen Faktoren, wie z. B. der Bodenentwicklung, der Einfluss der Megaherbivoren das Aufkommen der Klimax-Schatthölzer beträchtlich verzögert haben. Dazu passen die Funde von zwei «Waldelefanten-Schlachtplätzen» in Deutschland (*W. Deibel-Rosenbrock*, 1960; *Th. Litt*, 1990a, 1990b), die beide in die Hasel-Eiben-Lindenzeit des Eem-Interglazials fallen, in der Licht-Halbschattenhölzer dominierten und der gras- bzw. krautreiche Unterwuchs die Existenz von Gross-Säugern förderte. In den darauffolgenden Phasen mit Hainbuchen- und später mit Hainbuchen-Tannenwäldern war der Kronenschluss sicher grösser, was, wie *Th. Litt* (l. c.) vermutet, die Biomasse der Gräser und Kräuter und damit auch den Wildreichtum verringert hat. *Th. Litt* (l. c.) hat gezeigt, dass in der stratigraphischen Lage der Knochenfunde die absolute Baumpollenproduktion zwar zurückgegangen ist, jedoch die Anteile der NBP nicht zugenommen haben. Von einer Waldauflockerung im Sinne von *R. Geisers* «Parklandschaft» ist deshalb nichts zu erkennen.

*Th. May* (1993) ist davon ausgegangen, dass trotz dieser generellen Sukzessionstendenz in der Vegetationsabfolge zwischen den beiden letzten Interglazialen und dem Holozän wesentliche Unterschiede bestehen. So gelangt die Buche nur im Holozän zur Dominanz und auch die Weisstanne ist ungleich viel häufiger als im Eem-Interglazial, in dem vor allem die Hainbuche in der späten Optimalphase vorherrscht (auct. plur.). Dagegen spielen im Holstein-Interglazial die Erlen und die Eibe eine sehr auffallende Rolle. In keiner anderen Warmperiode treten diese Gehölze so häufig auf (vgl. *S. Th. Andersen*,

1965; E. Grüger, 1983; W. Mullenders, 1993 u. a.). Die Erklärung für dieses verschiedene Verhalten wäre nach Th. May (l. c.) im Herbivorenschwund während der ausgehenden Würmeiszeit zu suchen. Im Holozän wurden die wenig ausschlagfähigen Arten, wie Buche und Weisstanne, nicht durch die Herbivoren in ihrer Ausbreitung behindert und gelangten rasch, in wenigen Jahrtausenden, grossenteils noch vor der Neolithisation, in weiten Gebieten zur Dominanz. Dagegen verhinderte im Eem eine vielgestaltige und vermutlich dichtere Herbivorenpopulation die Ausbreitung von Buche und Weisstanne, da sie durch Frass und mechanische Schäden die Arten mit gutem Stockausschlagvermögen (vgl. 2.3.3) begünstigte, in der späten Reifephase der Eem-Sukzession vor allem die Hagebuche.

So einleuchtend diese Hypothese erscheint, so sehr erheben sich dagegen auch schwerwiegende Einwände. Erstens hängt die Rückwanderung und Ausbreitung der Bäume in den Interglazialen und nach der letzten Eiszeit ganz entscheidend von der Lage ihrer Refugien ab, über die wir leider immer noch zu wenig orientiert sind. Zweitens hat auch der unterschiedliche Verlauf des Klimas in den verschiedenen Warmzeiten eine entscheidende Rolle gespielt. Sicher war das Eem während längeren Abschnitten signifikant wärmer als das Holozän (vgl. z.B. B. Frenzel, 1985). Grössere Sommerwärme oder Sommer-trockenheit könnte ebenfalls ein Grund gewesen sein, dass die Buche sich gegenüber dem Eichenmischwald und der Hagebuche nicht durchsetzen konnte. Möglicherweise muss auch von unterschiedlichen Buchen-Ökotypen mit unterschiedlicher Wettbewerbsfähigkeit ausgegangen werden (B. Huntley und H.J.B. Birks, 1983). Dazu kommt, dass die Buche in älterpleistozänen Interglazialen (vgl. M. Welten, 1988, Thalgrat, Schweizer Mittelland, wahrscheinlich Holstein) lange vor dem spätpleistozänen Herbivorenschwund durchaus zur Dominanz gelangen konnte (bis gegen 60 % der PS, neuerdings in einer weiteren Bohrung bestätigt durch R. Drescher, mündliche Mitteilung). Kürzlich wurden auch von A. Fritz (1992) *Fagus*-reiche Waldbestände im Riss/Würm(Eem)-Interglazial von Kärnten gefunden (Dominanzen bis etwa 50 % der PS).

Die grosse Häufigkeit der Erlen im Holstein-Interglazial möchte Th. May (l. c.) durch selektives Fressverhalten der Herbivoren erklären. Die Herbivoren frassen alle anderen Arten und liessen die Erlen stehen. Aus der Laubfütterung ist ja bekannt, dass die Haustiere das Erlenlaub am wenigsten schätzen und Erlenlaub in Mitteleuropa meist nur in Notzeiten Verwendung fand (J.N. Haas und P. Rasmussen, 1993). Abgesehen von den Zweifeln, die Th. May l. c. selber erwähnt, ist es aber doch sehr schwer zu erklären, warum dann in der späten, telokratischen Phase des vorletzten Interglazials *Abies*, ein Baum ohne jedes Stockausschlagvermögen, sich sogar stärker ausgebretet hat als im Eem- und nach dem Schwund der Gross-Säuger im Holozän. Mindestens lassen sich diese Befunde nicht auf den Herbivoren-Faktor allein zurückführen.

### 3.3 Zur Walddichte in Resturwäldern

Aus den desynchron verlaufenden Regenerationszyklen könnte man schliessen, dass die natürliche Waldvegetation ziemlich offen war. Da aber die Flächenanteile der Jugend- und Absterbephäsen in Laubwäldern meist weniger als 15 bis 20% betragen, herrschen die geschlossenen Wachstums- und Optimalphasen bei weitem vor (vgl. *H. Leibundgut* 1993). So schreibt auch *H. Ellenberg* (1986) über den bekannten Linden-Hainbuchen-Urwald bei Białowieca im nordöstlichen Polen: «Wer die seit mindestens 60 Jahren ungestörten Hainbuchenmischwälder betritt, ist überrascht, wie dunkel sie sind. Ausser an den Stellen, an denen zusammenbrechende alte Bäume mehr Licht auf den Boden dringen lassen, fehlen Sträucher so gut wie ganz.

Diese geschlossene Struktur wurde auch von Buchen-, Buchen-Weiss-Tannen- oder Buchen-Weiss-Tannen-Fichtenwäldern durch verschiedene Autoren von Niederösterreich bis Südjugoslawien festgestellt und photographisch belegt (vgl. z. B. *H. Mayer*, 1971, und *I. Horvat et al.*, 1974, und die dort zitierte Literatur). Ferner hatten *H. Zoller et al.* (1977) Gelegenheit, solche Urwälder des Luzulo-, Galio odorati- und Abieti-Fagetums in Makedonien und Thrakien (Nordgriechenland) zu untersuchen. Wie die Abbildungen 1 und 3 veranschaulichen, zeichnen sie sich ebenfalls durch eine sehr dichte Struktur aus.

### 3.4 Berichte über Urwaldvegetation in Mitteleuropa

Auch wenn häufigere menschliche Eingriffe in die ursprüngliche Waldvegetation bis ins Spätmesolithikum zurückverfolgt werden können und bereits in der Bronzezeit grössere Flächen gerodet worden sind, ist uns das Vorkommen weiter, dichter Waldungen noch aus römischer Zeit, ja sogar aus dem Hochmittelalter überliefert. Gegen Ende des ersten nachchristlichen Jahrhunderts betont Tacitus in seiner «Germania» die Unwegsamkeit des freien Germaniens: «Das Land sieht zwar im einzelnen recht verschieden aus, ist jedoch im ganzen schaurig durch seine Urwälder oder hässlich durch seine Moore» (zit. nach der Übersetzung von *J. Lindauer*, 1967). *N. Ohler* (1991) meint dazu: «Die ausgedehnten und schwer durchdringlichen Wälder waren den Römern unheimlich.»

Besonders aufschlussreich ist jedoch ein wichtiger, ganz konkreter Bericht aus dem Jahre 1080 von Lampert, einem Mönch aus dem Kloster Hersfeld in Hessen. Er hat überliefert, wie König Heinrich IV. 1073 auf der hochgelegenen Harzburg von den Sachsen belagert wurde. Die Burg war nur auf einem sehr schwierigen Weg zugänglich. «...Die übrigen Seiten des Berges hüllte ein ungeheuer ausgedehnter Wald in Dunkel, der sich als zusammenhängender Urwald von dort viele Meilen weit bis an die Grenze von Thüringen hinzieht.» Lampert berichtet weiter, dass Heinrich IV. durch diesen Urwald auf einem

drei Tage dauernden Marsch entkam (N. Ohler l. c.). Die ganze Schilderung lässt eindeutig darauf schliessen, dass die im Hochmittelalter noch verbliebenen ansehnlichen Urwälder Mitteldeutschlands dicht geschlossen waren.

### 3.5 Struktur, Aufbau und Zerstörung der temperierten Resturwälder Nordamerikas

Im Bericht über seine Reise durch die Vereinigten Staaten von Nordamerika (1785 bis 1787) schreibt Luigi Castiglioni (vgl. A. Pace, 1983) den folgenden Satz: «When William Penn, with various followers of Quakerism, arrived in the new province ceded to him, he gave the region the name of Pennsylvania because of the woods that covered it.» Diese lapidare Feststellung über den physiogeographischen Charakter Pennsylvaniens findet eine Bestätigung in den Beobachtungen, die John Bartram von Philadelphia bereits im Jahre 1743 aus dem Gebiet des grossen Susquehannah-Flusses mitgeteilt hat: «We observed the tops of the trees to be so close to one another for many miles together, that there is no seeing which way the clouds drive nor which way the wind sets, and it seems almost as if the sun had never shone on the ground since the creation» (vgl. H. G. Cruickshank, 1957).

Auch aus dem Gebiet von Ohio, westlich der Appalachen, liegen Augenzeugenberichte über die dichte Struktur der ursprünglichen Fallaubwälder vor: «red and white oaks... six feet and more in diameter... up to fifty or sixty feet without a limb... (tall) shellbark hickories and... maples... ash trees... over four feet through; elms and beeches, the great black walnuts and... sycamores, huge in limb and body, along the creek bottoms» (M. B. Trautman 1977). A. M. Greller (1988) fügt hierzu bei: «There were 480–720 trees per hectare.»

Noch 1805 fand François André Michaux auf seinem Ritt durch New Jersey und Pennsylvania Schwierigkeiten im Vorwärtskommen: «Progress was painfully slow through an overshading forest..., being dominantly by white oak...» (vgl. H. Savage (Jn.) und E. J. Savage, 1986). Michaux beschreibt aus York auch die grosse Abhängigkeit der Jungsiedler von den Holzvorräten der umgebenden Wälder. Der Bedarf an Bau- und Brennholz war enorm und hatte eine rasche Auflockerung und Zerstörung der Eichenmischwälder zur Folge, doch hat J. W. Harshberger (1911) in der Umgebung von Philadelphia noch an der Wende zum 20 Jh. letzte Reste der ursprünglich dicht geschlossenen Klimaxvegetation gesehen.

Besonders gut sind wir über die ursprüngliche Struktur der Buchen-Ahorn-Weissföhren-Hemlock-Mischwälder unterrichtet, die auf den höher gelegenen Plateaus und in den Bergen gedeihen und von denen beträchtliche Teile bis in die zweite Hälfte des 19. Jh. intakt geblieben sind. In grossem Massstab wurden sie auf dem Allegheny-Plateau in Nord- und Northwestpennsylvanien erst zwischen 1880 und 1920 abgeholt (D. A. Marquis 1975). Auch in

den White Mountains (New Hampshire) erfolgten die systematischen Kahl-schläge zu industriellen Zwecken erst nach dem Bau der «Logging Railroads», deren älteste 1870 angelegt wurde. Den Höhepunkt erreichte der Abtransport um 1885, als nach C. F. Belcher (1980) zehn verschiedene Bahnlinien in Betrieb waren. Deshalb ist uns der Aufbau dieser Urwälder mehrfach durch photographische Aufnahmen glaubwürdig belegt. Dass es sich um dichtgeschlossene Wälder handelte, mit der in Kap. 2.3 beschriebenen Regeneration, steht nach diesen Photos und den Untersuchungen in den Resturwäldern ausser Zweifel. Ebenso wird aus der grossen Entfernung voneinander unabhängiger Beobachtungen deutlich, dass es sich um weite, flächendeckende Gebiete gehandelt haben muss, die von solchen geschlossenen Wäldern bedeckt waren. Dies geht vor allem auch durch das weitverzweigte Netz der Logging Railroads hervor, das für New Hampshire von C. F. Belcher (l. c.) kartographisch festgehalten worden ist.

Ökologisch entsprechen die nordostamerikanischen Hartholz-Mischwälder (*Abbildung 2*) der mitteleuropäischen Klimaxvegetation im Bereich des Fagion-, Abieti-Fagion- und Abieti-Piceion-Verbandes (*Abbildungen 1* und *3*), die in den Mittelgebirgen und im nördlichen Alpenvorland weitverbreitet ist. Struktur, Aufbau und Regeneration wurden in weit voneinander entfernten Restbeständen der ursprünglichen Hartholz-Mischwälder Nordamerikas sehr genau und über längere Perioden untersucht (vgl. z. B. J. C. Bjorkbom und R. G. Larson, 1977; L. K. Forcier, 1975; A. F. Hough, 1936 und 1965; A. F. Hough und R. D. Forbes, 1943; D. A. Marquis, 1975; G. J. Nowacki und M. D. Abrams, 1994). Danach wurden auch in den nordamerikanischen temperierten Resturwäldern vergleichbare Zyklen der Bestandesregeneration wie in den europäischen gefunden, wobei auch in Nordostamerika die geschlossenen Wachstums- und Optimalphasen vorherrschen (vgl. Kap. 2.3.4). Aus diesen Untersuchungen ergeben sich somit weitere, sehr wichtige Gesichtspunkte, die zum naheliegenden Schluss führen, dass auch die Buchen- und Weisstannen-reichen Klimaxgesellschaften Europas ursprünglich eine geschlossene Struktur aufwiesen. Die Tatsache, dass die Diversität der Baum- und Strauchsicht in den nordamerikanischen Hartholzwäldern höher ist als in den entsprechenden Beständen Europas, dürfte an dieser Feststellung nur wenig ändern.

Einer Diskussion bedarf dagegen der Einfluss der Gross-Säuger-Population in den Fallaubwäldern der Vereinigten Staaten, da sich daraus sehr gute und auch adäquate Vergleichsmöglichkeiten ergeben. Wir gehen zunächst davon aus, dass die aktuelle Überpopulation der Cerviden (white-tail deer, *Odocoileus canadensis*) in Nordamerika vielerorts den Aufwuchs der Bäume und allgemein die Phyto-Diversität schädigt, ja sogar ernsthaft bedroht, worüber besonders A. F. Hough (1965), D. A. Marquis (1975) und neuerdings A. F. Rhoads (mündl. und Manuskript: The Impact of Deer on Biodiversity in Pennsylvania, Morris Arboretum of the University of Pennsyl-



Abbildung 2.  
Urwald mit bis zu  
300 Jahre alten  
Bäumen (*Acer  
saccharum*, *Quercus  
rubra*, *Q. alba*, *Betu-  
la alleghaniensis* und  
*Fagus grandifolia*) in  
Peter's Woods, Pro-  
vincial Nature  
Reserve (Ontario,  
Canada, 1994, phot.  
J.N. Haas).

vania, 1994) hingewiesen haben. Die Schäden sind so massiv, dass sich auch hier die Frage stellt, welchen Einfluss die Grosswildpopulationen auf die unbeeinflusste Vegetation ausgeübt haben. Dazu ist festzuhalten, dass die Vielfalt der Gross-Säuger ursprünglich beträchtlich war. D. A. Marquis (l. c.) zählt die folgenden auf: Hirsch, Elch, Bär, Wolf, Puma, Wildkatze und Luchs. Es scheint, dass die Hirsche vor den grossen Abholzungen zwar verbreitet waren, aber ihre Anzahl bei weitem nicht so hoch war wie heute. Die Regulation der Populationsdichte der Hirsche erfolgte durch verschiedene Faktoren: Behinderung der Bewegung durch das viele lebende und tote Holz, begrenzte Futterquellen,



Abbildung 3. *Fagus*-Urwald (*Galio odorati-* und *Cardamino-Fagion*) in Pefkoto, Blazza, Voras-Gebirge (Makedhonia, Griechenland, 1976, phot. H. Zoller).

Winterkälte und Raubtiere. Jedenfalls war der Einfluss der Indianer auf die Hirschpopulation durch Jagd, Brennen, Anlage von Feldern wesentlich geringer als die späteren Einwirkungen der Europäer (vgl. D. A. Marquis, 1975; J. R. Runckle, 1982; E. W. B. Russel, 1983). Auch W. S. Alverson et al. haben 1988 für das nördliche Wisconsin bestätigt, dass vor der europäischen Besiedlung die Dichte der Hirschpopulationen in den *Taxus canadensis*-*Tsuga canadensis*-Wäldern relativ gering war (< 4/km<sup>2</sup>). Erst seit der zweiten Hälfte des 19. Jh. nahmen die Populationen infolge der menschlichen Einflüsse zu und erreichten in den dreissiger und vierziger Jahren bis gegen 14/km<sup>2</sup>.

So wurden nach W. P. Taylor (1956) in der Zeit der Kahlschläge im Jahre 1880 allein im Staate Michigan 100 000 Hirsche verkauft. Es ist deshalb nicht erstaunlich, wenn die Hirschpopulationen bereits 1890 so stark dezimiert waren, dass dringende Massnahmen ergriffen werden mussten (drastische Einschränkung der Jagd, Gründung von Wildreservaten zwischen 1897 und 1907 in Pennsylvania). Diese hatten zur Folge, dass zwischen 1915 und 1940 die Hirschpopulation in Pennsylvania sprunghaft zugenommen und nach einem Rückgang in der ersten Hälfte der fünfziger Jahre wieder im Steigen begriffen ist (vgl. D. A. Marquis l. c.). Diese Vorgänge zeigen deutlich, dass die dünne Besiedlung durch die Urbevölkerung die Laubwaldvegetation von Zonobiom VI in Nordamerika nur relativ wenig beeinflusst hat und das natürliche Öko-

system weitgehend erhalten blieb und erst nach der massiven Einwanderungswelle der Europäer die ursprüngliche Regulation nachhaltig gestört wurde, wodurch insbesondere die Gross-Säger-Population völlig aus dem Gleichgewicht geraten ist. Die Geschichte des Grosswildbestandes im nordamerikanischen Laubwaldgebiet mahnt uns zu grösster Vorsicht bei der Beurteilung der Intensität des vermeintlichen «Jagddruckes» der paläolithischen Europäer (vgl. 2.4.2).

### 3.6 Schlussbemerkungen

1. Einflüsse des Menschen auf die Biosphäre lassen sich schon im Paläo- und Mesolithikum nachweisen, fallen aber bis zum Beginn des Ackerbaus noch nicht sehr ins Gewicht. Die Vegetation und Landschaft können deshalb bis zu diesem Zeitpunkt als «natürlich» betrachtet werden.
2. Um die Frage nach dem natürlichen Waldbestand zu beantworten, ist davon auszugehen, dass das mitteleuropäische Ebenenklima das Gedeihen eines temperierten Laubwaldes stark begünstigt. Auch im Bereich der Trockeninseln liegen die jährlichen Regenmengen noch deutlich über den minimalen Niederschlagswerten für Waldfähigkeit.
3. Sicher waldlos waren immer gewisse edaphische Sonderstandorte, deren Anteile an der natürlichen Landschaft nach 7000 Jahren menschlicher Kultur nicht mehr genau abgeschätzt werden können. Es ist offensichtlich, dass manche Sonderstandorte wie Moore und Alluvionen bis auf letzte Reste zerstört, andere wie Lavinare, Steppen- und Trockenrasen vergrössert wurden. Jedenfalls boten die Sonderstandorte schon im Urzustande der Biosphäre einer reichen Artengarnitur lichtliebender Standortsspezialisten genügend Raum, um in einem dichten Waldland zu überleben.
4. Soviel wir durch forstbotanische und pflanzensoziologische Untersuchungen in den spärlichen Überresten von Urwäldern wissen, erfolgt die Regeneration im Klimaxgebiet der temperierten Fallaubwälder in desynchronen Regenerationszyklen. Die Folge davon ist ein kleinräumiges Mosaik von Strukturen verschiedener Lebensphasen mit unterschiedlich dichter Baumschicht. Völlig geschlossene Partien wechseln mit lichteren ab, was zur Folge hat, dass der Kronenschluss im ursprünglichen Klimax-Laubwald nicht überall so hoch (90 bis 95 %) ist, wie vielfach angenommen wird. Urwälder sind keineswegs eintönig, sondern bergen für eine vielseitige Artengarnitur, auch für manche Heliophyten günstige ökologische Nischen. Es fällt aber auf, dass die geschlossenen Altbestände bei weitem überwiegen und schon Breschen von wenigen Flächenprozenten genügen, um die Regeneration und die hohe Diversität zu gewährleisten. Auch durch archivalische Quellen aus dem Hochmittelalter ist überliefert, dass die damaligen, noch ansehnlichen Resturwälder geschlossen waren.

5. Aussagen über die Einflüsse der herbivoren Wildpopulation auf die ursprünglichen Wälder lassen sich leider nur aufgrund aktueller Erfahrungen machen. Ob und inwiefern diese nach einer 7000jährigen Kulturperiode noch auf die einstigen Bestände der Mammalier angewendet werden können, erscheint doch sehr fraglich. Auch der Versuch, die Beobachtungen mit den Gross-Säger-Populationen in den Nationalparken Afrikas auf die pleistozänen Megaherbivoren Mitteleuropas zu übertragen, erscheint in vieler Hinsicht ebenfalls fragwürdig. Vor allem fehlt in den Tropen der Faktor Winterkälte des temperierten Klimas, der unter den lange andauernden subarktischen Bedingungen der Pleniglaziale sicher einen scharfen Selektionsdruck verursacht hat.
6. Aufschlussreich sind dagegen die Ökosysteme der nordamerikanischen temperierten Fallaubwälder, von denen ansehnliche Teile erst im späten 19. und frühen 20. Jh. abgeholt worden sind und deren dichtgeschlossene Struktur durch photographische Aufnahmen dokumentiert ist. Es zeigt sich, dass die indianische Urbevölkerung die natürlichen Gleichgewichte nur unerheblich störte und die Herbivorenpopulation nicht in bedrohlicher Weise dezimierte. Erst die europäischen Siedler brachten die Gross-Säger-Population aus dem Gleichgewicht.
7. Unter den Methoden, die zur Rekonstruktion des pleistozänen Paläoklimas und der pleistozänen Paläobiosphäre benutzt werden können, war bisher die Pollenanalyse am erfolgreichsten. Sie allein ermöglicht quantitative Vergleiche über weite Räume und lange Perioden. Der Vorwurf, dass sie gerade dort, wo von Natur aus Steppen zu erwarten wären, nicht angewendet werden kann, ist heute nicht mehr zutreffend.
8. Aus dem Kurvenverlauf der NBP/BP-Relation in den Pollendiagrammen ist eindeutig zu entnehmen, dass die pleistozäne Vegetation fundamentalen, sich rhythmisch wiederholenden Umwälzungen unterworfen war. Der mehrmalige Wechsel von geschlossenen Wäldern zu einer offenen, gehölzfreien Pflanzendecke, die wiederum von Wäldern abgelöst wurde, geht parallel mit der Abfolge von Warm- und Kaltzeiten, wie sie der Quartärgeologie durch Moränenablagerungen, Terrassenschotter, fossile Böden, Kryoturbationen usw. überliefert ist.
9. In den Kaltzeiten herrschte ein Mosaik von Tundra, Löss-Steppen und Pioniergebiet. Tatsächlich gab es in Mitteleuropa mehrmals eine steppenartige, fast gehölzfreie Pflanzendecke, die zeitweise sogar weit bis ins Mittelmeergebiet reichte. Gradmann hatte diese vorübergehende Steppenvegetation in seiner Steppenheide-Theorie ganz richtig postuliert. Nur hatte sich diese nicht in der postglazialen Wärmezeit gebildet, wie er meinte, sondern während der pleistozänen Glaziale. Damit entfällt aber die Annahme, dass die neolithische Landwirtschaft in Mitteleuropa von Gebieten mit ehemaliger Steppenvegetation ausgegangen ist.
10. Seit dem Paläolithikum lebte der Mensch während der Warmzeiten in

- einem geschlossenen Waldland. Vor allem in den Gebieten mit reichlichen Niederschlägen hatte er sich zu Beginn des Ackerbaus mit dichter Gehölzvegetation auseinanderzusetzen (*Abbildungen 1 bis 3*), was im Alpenvorland durch die Konzentration der neolithischen Siedlungen im Bereich der Seeufer und Moore sehr deutlich zum Ausdruck kommt. Ähnlich verhielt es sich wohl zur Zeit der Linearbandkeramik im mitteleuropäischen Raum, wo z. B. auf der Aldenhovener Platte (Rheinland) vor allem Fluss- und Bachlaufgebiete besiedelt wurden (*J. Lüning und A.J. Kalis, 1988*).
11. Die Sukzession der Waldbäume führte während der Warmzeiten jedesmal von lichtliebenden Pioniergehölzen zu den halbschatten- und schattentoleranten Klimaxbäumen. Es ist wahrscheinlich, dass die grossen Herbivoren durch Frass und Trampeln diesen Ablauf zum Teil erheblich verzögert haben. Bisher liegen aber nur ganz vereinzelte Hinweise vor, die diesen Einfluss konkret zu belegen vermögen.

## Zusammenfassung

In ganz Mitteleuropa, auch in den trockeneren Gebieten mit weniger als 800 mm Jahresniederschlag, betragen die Baumpollenwerte im Holstein- und Eem-Interglazial stets über 90 % der Pollensumme. Auch in der Optimalphase des Holozäns liegen sie bei über 90 % der Pollensumme, und Blütenstaub von Arten beweideter bzw. beäster Vegetation fehlt praktisch vollkommen. Erst mit der Neolithisation treten neben den Getreidepollen auch die Arten offener Vegetation häufiger auf. Dies spricht eindeutig dafür, dass Mitteleuropa vor Beginn des Ackerbaus ein geschlossenes Waldland war. Dass Mitteleuropa ursprünglich von dichten Wäldern bedeckt war, steht in Übereinstimmung mit der geschlossenen Bestandesstruktur, die in den Relikten ursprünglicher, temperierter Fallaubwälder beobachtet wurde und die besonders gut aus dem atlantischen Nordamerika überliefert ist.

## Résumé

### **L'Europe centrale constituait-elle à l'origine un paysage clairsemé ou était-elle entièrement couverte de forêts?**

Dans toute l'Europe centrale, même dans les régions plutôt sèches recevant moins de 800 mm de précipitations par an, les valeurs polliniques des arbres s'élevaient, pendant les périodes interglaciaires de l'Holsteinien et de l'Eemien, constamment à plus de 90% de la somme pollinique. Dans la phase optimale de l'Holocène, également, ces valeurs se situaient à plus de 90% de la somme pollinique, et des pollens d'espèces formant la végétation ouverte sont presque inexistant. Ce n'est qu'au cours de la néo-

lithisation qu'apparaissent, outre des pollens de céréales, de plus en plus ceux d'espèces propre à la végétation ouverte. Tout indique donc que l'Europe centrale, avant les débuts de l'agriculture, était entièrement couverte de forêts. Ceci coïncide avec la structure dense du peuplement végétal, observée dans les reliquats de forêts tempérées à feuilles caduques, et dont la zone atlantique du continent nord-américain comporte toujours quelques éléments bien conservés.

## Summary

### **Was central Europe, before human impact, a savanna-like landscape with scattered trees or a dense woodland?**

During the last decades European and North American botanists have as a result of pollen analysis and ecological research in the remaining virgin stands pointed out that, before human impact, the whole region of temperate deciduous vegetation was covered by dense forests. However, considering the noxious influence of browsing deers on the forest regeneration cycles, several biologists recently concluded that the «zonobiom VI» (cp. *H. Walter* and *S.-W. Breckle* 1986/1991) was mainly a savanna-like landscape (e. g. *K. Geiser* 1992, *Th. May* 1993). It seems to be necessary, therefore, to verify critically the prevailing opinion of botanists and foresters. The most important results of the submitted verification are summarized by the following eleven points:

1. Larger anthropogenous changes in landscape and vegetation did not occur before the beginning of agriculture, although human impact can be traced back to the Mesolithic and even to the Paleolithic period.
2. Climatically, western and central Europe are potential woodlands. Only in a few drier regions is the growth of deciduous trees suboptimal (valleys of the central Alps, plain of the Rhine, some parts of central Germany, Moravia and the Hungarian lowland).
3. Not covered by forests were some limited biotops with special edaphic conditions. In central Europe, where the cultural development of the landscape began as early as 7000 years ago, the perimeter of these restricted open areas cannot be exactly estimated. In any case a very diverse heliophilous flora and fauna found enough space for surviving within a dense woodland.
4. Investigations about structure and population dynamics of virgin deciduous stands have shown that the regeneration of climax forests follows desynchronous patterns. Therefore completely closed parts are alternating with more open ones in a complex mosaic. It is obvious that the older stands with closed canopies predominate and clearings of a few percentages are sufficient to guarantee regeneration and high diversity.
5. In central Europe the influence of herbivorous mammals on the virgin forests can be estimated on the basis of present-day observations only. Indeed, these observations in recent secondary forests are not adequate for natural conditions. Consequently, they cannot be used for judging the impact of megaherbivors during the Paleo- and Mesolithic period. Likewise our knowledge about the big mammals in

the national parks of Africa is without real scientific value, as in the tropics the conditions of temperature are permanently favourable. In the whole temperate zone the low temperatures of the cold season have surely had a strong selective influence on all animals.

6. As a matter of fact the ecosystems of the temperate deciduous forests in the North-eastern United States are especially informative. Considerable parts of these forests were cut down only in the late 19th and early 20th centuries. Their dense structure is well documented by good photographs either taken in several virgin stands during the process of clearing or in still remaining stands of different regions. It is also shown that the Indian population did not seriously disturb the balance of the ecosystem of the deciduous forests (zonobiom VI). Furthermore they did not decimate the natural population of big mammals. The equilibrium between the dense forest vegetation, the herbivors and the predators was fully disturbed only after the European immigration.
7. Pollen analysis has so far been the most successful method to reconstruct the Pleisto- and Holocene paleoclimate and paleobiosphere. The statement that pollen analysis cannot be used in regions where natural steppes could be expected, is not correct.
8. According to the NAP/AP-relation there is no doubt that during the glacial phases the vegetation was more or less completely woodless, whereas during the temperate interglacial periods the land was covered by dense forests all over Central Europe.
9. Therefore the hypothesis that the neolithization in central Europe followed former natural steppe-vegetation cannot be accepted. Just the opposite has occurred since the beginning of agriculture: Meadows and steppes were considerably extended on former woodland by human activity.
10. Especially in the regions with higher annual precipitation (more than 800mm) man had to tackle dense forests (*Figure 1–3*). Consequently, Neolithic settlements were preferentially established along the shores of the Prealpine lakes or along river beds.
11. In every interglacial period the forest development began with heliophilous pioneer species and ended with shade tolerant climax trees. It seems likely that browsing and trampling megaherbivors have delayed considerably the process of plant succession. However, there is only very sporadic evidence of such influence. Surely this succession was always a function of soil, too.

## Literatur

- Aario, L. (1940): Waldgrenzen und subrezente Pollenspektren in Petsamo-Lappland. Ann. Acad. Scient. Fennica A 54, 8: 120 S.
- Alverson, W.S., Waller, D.M. und Solheim, St.L. (1988): Forests too deer: Edge effects in Northern Wisconsin. Conservation Biology 2, 4: 438–358.
- Ammann, B. (1988): Palynological evidence of prehistoric anthropogenic forest changes on the Swiss Plateau. In: Birks, H.H., Birks, H.J.B., Kaland, P.E. und Moe, D.: The Cultural Landscape – Past, Present and Future. Cambridge Univ. Press, 289–299.
- Ammann, B. (1993): Flora und Vegetation im Paläolithikum und Mesolithikum der Schweiz. In: SPM I: Die Schweiz vom Paläolithikum bis zum frühen Mittelalter. Bd. I: Paläolithikum und Mesolithikum. Verlag Schweizerische Gesellschaft für Ur- und Frühgeschichte, Basel, 66–84.
- Andersen, S.Th. (1961): Vegetation and its Environment in Denmark in the Early Weichselian Glacial (Last Glacial). Denmarks. Geol. Unders., 2 rk., 75: 1–175.
- Andersen, S.Th. (1965): Interglacialer og interstadialer i Danmarks Kvartaer. Meddelelsen fra Dansk. Geol. Forening 15: 486–506.
- Averdieck, F.-R. (1967): Die Vegetationsentwicklung des Eem-Interglazials und der Frühwürm-Interstadiale von Odderade/ Schleswig-Holstein. Fundamenta B, 2: 101–125.
- Beaulieu, J.L. de (1977): Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse Univ. Marseille, 358 S.
- Beaulieu, J.L. de und Reille, M.A. (1984): A long Upper Pleistocene pollen record from Les Echets, near Lyon, France. Boreas 13: 111–132.
- Behre, K.-E. und Lade, U. (1986): Eine Folge von Eem und 4 Weichsel-Interstadialen in Oerel/Niedersachsen und ihr Vegetationsablauf. Eiszeitalter und Gegenwart 36: 11–36.
- Belcher, C.F. (1980): Logging Railroads of the White Mountains. Appalachian Mountain Club Boston, Boston, MA, 242 S.
- Beug, H.-J. (1973): Die Bedeutung der interglazialen Ablagerungen von Zeifen und Eurach (Oberbayern, BRD) für die Vegetationsgeschichte der Eem-Warmzeit am Nordrand der Alpen. In: V.P. Grischuk (ed.), Palynology of the Pleiocene and Pliocene. Proc. III. Intern. Palynol. Conf. Novosibirsk, S. 7–13.
- Beug, H.-J. (1977): Waldgrenzen und Waldbestand in Europa während des Eiszeitalters. Göttinger Universitätsreden 61: 1–23.
- Birks, H.J.B. und Birks, H.H. (1980): Quaternary Paleoecology. E. Arnold, London, 289 S.
- Bjorkbom, J.C. und Larson, R.G. (1977): The Tionesta Scenic and Research Natural Areas. Forest Service General Technical Report NE-31: 1–24.
- Borhidi, A. (1961): Klimadiagramme und klimazonale Karte Ungarns. Ann. Univ. Scient. Budapest, Sect. biol. 4: 21–50.
- Bormann, F.H. und Likens, G.E. (1979): Pattern and process in a forested ecosystem. Springer, New York, 253 S.
- Braun-Blanquet, J. (1961): Die inneralpine Trockenvegetation von der Provence bis zur Steiermark. G. Fischer, Stuttgart. Geobotanica selecta 1: 273 S.
- Chaix, L. (1993): Die Tierwelt der Alt- und Mittelsteinzeit. In: SPM I: Die Schweiz vom Paläolithikum bis zum frühen Mittelalter. Bd. I: Paläolithikum und Mesolithikum. Verlag Schweizerische Gesellschaft für Ur- und Frühgeschichte, Basel, 85–103.
- Christ, H. (1879): Das Pflanzenleben der Schweiz. F. Schulthess, Zürich, 488 S.
- Cruickshank, H.G. (1957): John and William Bartram's America. – J. Bartram: Report of a trip taken in 1743. Devin-Adair Co., New York, 418 S.
- Deibel-Rosenbrock, W. (1960): Die Funde von Lehringen. Stader JB. 50: 16–48.
- Drude, O. (1896): Deutschlands Pflanzengeographie. J. Engelhorn, Stuttgart, 502 S.
- Ellenberg, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl. E. Ulmer, Stuttgart, 989 S.
- Erdtman, G. (1969): Handbook of Palynology. Morphology-Taxonomy-Ecology. Munksgaard, Copenhagen, 486 S.
- Faegri, K. und Iversen, J. (1989): Textbook of pollen analysis. 4. ed., J. Wiley and Sons, Chichester, 328 S.
- Firbas, F. (1934): Über die Bestimmung der Walddichte und der Vegetation waldloser Gebiete mit Hilfe der Pollenanalyse. Planta 22: 109–145.

- Firbas, F.* (1949/1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte von Mitteleuropa nördlich der Alpen. Bd. 1: Allgemeine Waldgeschichte. Jena, 480 S., Bd. 2: Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. G. Fischer, Jena, 256 S.
- Forcier, L. K.* (1975): Reproductive strategies and co-occurrence of climax tree species. *Science* 189: 808–810.
- Frenzel, B.* (1983): Die Vegetationsgeschichte Süddeutschlands im Eiszeitalter. In: Müller-Beck, H.-J. (Hg.), *Urgeschichte in Baden-Württemberg*, 91–166.
- Frenzel, B.* (1985): Die Umwelt des Menschen im Eiszeitalter. *Quartär* 35/36: 7–33.
- Frenzel, B.* (1989): Grundprobleme der Vegetationsgeschichte Mitteleuropas während des Eiszeitalters. *Mittg. Naturf. Ges. Luzern* (Sonderband Eiszeitforschung), 29: 99–122.
- Fritz, A.* (1992): Fagus-reiche Waldbestände im Riss/Würm-Interglazial des südöstlichen Alpenraumes. *Carinthia* II, 182: 597–610.
- Geiser, R.* (1992): Wald oder Weideland. – Zur Naturgeschichte Mitteleuropas. Auch ohne *Homo sapiens* wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandschaft. *Akad. Natursch. Landschaftspfl.* (ANL) Laufen/Salzach, Laufener Seminarbeiträge 2/92: 22–34.
- Gradmann, R.* (1898/1900/1950): Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb (1., 2. und 4. Aufl.). Verlag des Schwäbischen Albvereins, 2 Bde.
- Gradmann, R.* (1932): Unsere Flusstäler im Urzustand. *Zeitschr. Ges. Erdk.* 1932: 1–17.
- Greller, A. M.* (1988): Deciduous Forest. In: M. C. Barbour und W. D. Billings (eds.): *North American terrestrial vegetation*, 287–316.
- Grischuk, V. P.* (1950): *Rastitel'nost' Russkoj ravniny v nižne- i srednečetvertičnoje vremja*. (Die Pflanzendecke des Russischen Plateau im Pleistozän). *Trudy Inst. Geogr. AN SSSR*, Leningrad 46: 5–202.
- Grisebach, A.* (1872/1885): *Vegetation der Erde* (1. und 2. Aufl.). Wilhelm Engelmann, Leipzig, 2 Bde.
- Grüger, E.* (1983): Untersuchungen zur Gliederung und Vegetationsgeschichte des Mittelpleistozäns am Samerberg in Oberbayern. *Geologia Bavaria* 84: 21–40.
- Grüger, E. und Schreiner, A.* (1993): Riss/Würm- und würmzeitliche Ablagerungen im Wurzacher Becken (Rheingletschergebiet). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* (Gedenkband Gwinner), 189, 1–3: 81–117.
- Haas, J. N. und Rasmussen, P.* (1993): Zur Geschichte der Schneitel- und Laubfutterwirtschaft in der Schweiz – Eine alte Landwirtschaftspraxis kurz vor dem Aussterben. In: Brombacher, C., Jacomet, S. und J. N. Haas (Hg.), *Festschrift Zoller. Diss. Bot.*, 196: 469–489.
- Harshberger, J. W.* (1911): Phytogeographic survey of North America. In: A. Engler und O. Drude (Hg.): *Vegetation der Erde*. Bd. 13. W. Engelmann, Leipzig, 790 S.
- Heitz-Weniger, A.* (1978): Pollenanalytische Untersuchungen an den neolithischen und bronzezeitlichen Seerandsiedlungen «Kleiner Hafner», «Grosser Hafner» und «Alpenquai» im untersten Zürichsee (Schweiz). *Bot. Jahrb. Syst. Pfl.* 99: 48–107.
- Horvat, I. et al.* (1974): *Vegetation Südosteuropas*. G. Fischer, Stuttgart, 768 S.
- Hough, A. F.* (1936): A climax forest community on East Tionesta Creek in northwestern Pennsylvania. *Ecology* 17: 9–28.
- Hough, A. F.* (1965): A twenty-year record of understory vegetation change in a virgin Pennsylvania forest. *Ecology* 46: 370–373.
- Hough, A. F. und Forbes, R. D.* (1943): The ecology and silvics of forests in the high plateaus of Pennsylvania. *Ecol. Monogr.* 13: 301–320.
- Hufschmid, N.* (1983): Pollenanalytische Untersuchungen zur postglazialen Vegetationsgeschichte rund um den Zürichsee anhand von anthropogen unbeeinflussten Moor- und Seesedimenten. *Diss. Univ. Basel.* 126 S.
- Huntley, B. und Birks, H. J. B.* (1983): An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge, 667 p. und 34 overlay maps.
- Huntley, B. und Webb III, T.* (1988): *Vegetation History*. Kluwer, Dordrecht/Boston/London. *Handbook of Vegetation Science* 7: 803 S.
- Issler, E.* (1942): *Vegetationskunde der Vogesen*. Pflanzensoziologie 5. G. Fischer, Jena, 192 S.
- Iversen, J.* (1941): Landnam i Danmarks Stenalder. *Dan. Geol. Unders.* 2 rk. 66: 1–68.
- Jacomet-Engel, St.* (1980): Botanische Makroreste aus den neolithischen Seeufersiedlungen des Areals «Pressehaus Ringier» in Zürich (Schweiz). Stratigraphische und vegetationsgeschichtliche Auswertung. *Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich* 125, 2: 73–163.

- Jacomet, St.* (1987): Ackerbau, Sammelwirtschaft und Umwelt der Egolzwiler- und Cortaillod-Siedlungen auf dem Kleinen Hafner in Zürich. In: Suter, P.: Kleiner Hafner, Tauchgrabung 1981–1984. Ber. Zürcher Denkmalpflege, Monographien 3: 144–166.
- Jacomet, St., Brombacher, Ch. und Dick, M.* (1989): Archäobotanik am Zürichsee. Ackerbau, Sammelwirtschaft und Umwelt von neolithischen und bronzezeitlichen Seeufersiedlungen im Raum Zürich. Ber. Zürcher Denkmalpflege, Monographien 7, 348 S.
- James, S. R.* (1989): Hominid use of fire in the Lower and Middle Pleistocene. A review of evidence. *Current Anthropology* 30: 1–26.
- Kerner, A. v.* (1863): Das Pflanzenleben der Donauländer. Wagner, Innsbruck, 348 S.
- Klötzli, F.* (1965): Qualität und Quantität der Rehäusung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. Veröff. Geobot. Inst. ETH. Stiftg. Rübel Zürich 38, 1–186.
- Koenigswald, W. v.* (1983): Die Säugetierfauna des süddeutschen Pleistozäns. In: Müller-Beck, H.-J. (Hg.): Urgeschichte in Baden-Württemberg, 167–216.
- Koenigswald, W. v.* (1991): Exoten in der Gross-Säger-Fauna des letzten Interglazials von Mitteleuropa. Eiszeitalter und Gegenwart 41: 70–84.
- Lang, G.* (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. G. Fischer, Jena, 462 S.
- Lange, E.* (1965): Zur Vegetationsgeschichte des zentralen Thüringer Beckens. Drudea 5: 3–58.
- Lange, E.* (1976): Zur Entwicklung der natürlichen und anthropogenen Vegetation in frühgeschichtlicher Zeit. Teil 2: Natürliche Vegetation. Feddes Repert. 87: 5–30.
- Lange, E.* (1980): Wald und Offenland während des Neolithikums im herzynischen Raum auf Grund pollenanalytischer Untersuchungen. In: Schlette F. (Hg.): Urgeschichtliche Besiedlung in ihrer Beziehung zur natürlichen Umwelt, Universitätsverlag Halle, 11–20.
- Leibundgut, H.* (1959): Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweiz. Z. Forstwes. 110: 111–124.
- Leibundgut, H.* (1993): Europäische Urwälder – Wegweiser zur naturnahen Waldwirtschaft, Bern, 255 S.
- Liese-Kleiber, H.* (1985): Pollenanalysen in der Ufersiedlung Hornstaad-Hörnle I. Untersuchungen zur Sedimentation, Vegetation und Wirtschaft in einer neolithischen Station am Bodensee. Materialhefte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg 6: 1–149.
- Liese-Kleiber, H.* (1993): Settlement and landscape history at the Federsee, south-west Germany, as reflected in pollen diagrams. *Vegetation History and Archaeobotany* 2, 1: 37–46.
- Lindauer, J.* (1967): Tacitus: Germania. Übersetzung und Herausgabe. Rowohlt, Reinbek bei Hamburg, 153 S.
- Litt, Th.* (1990a): Stratigraphie und Ökologie des eeminterglazialen Waldelefanten-Schlachtplatzes von Gröbern, Kreis Gräfenhainichen. In: Mania D., Thomae, M., Litt, Th. u. Weber T., Neumark-Gröbern. Beiträge zur Jagd des mittelpaläolithischen Menschen. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 193–208.
- Litt, Th.* (1990b): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Klimaentwicklung während des Jungpleistozäns in den Becken von Gröbern und Grabschütz. Altenbg. nat. wiss. Forsch. 5: 92–105.
- Litt, Th.* (1992): Fresh investigations into the natural and anthropogenically influenced vegetation of the earlier Holocene in the Elbe-Saale region, Central Germany. *Vegetation History and Archaeobotany* 1, 2: 69–74.
- Litt, Th.* (1994): Paläökologie, Paläobotanik und Stratigraphie des Jungquartärs im nordmittel-europäischen Tiefland. Diss. Bot. 227: 1–185.
- Lüning, J. und Kalis, A. J.* (1988): Die Umwelt prähistorischer Siedlungen – Rekonstruktionen aus siedlungsarchäologischen und botanischen Untersuchungen im Neolithikum. In: K. Fehn et al. (Hg.), *Siedlungsforschung. Archäologie – Geschichte – Geographie* 6: 39–55.
- Marks, P. L.* (1975): On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. Bull. Torrey Bot. Club 102: 172–177.
- Marquis, D. A.* (1975): The Allegheny Hardwood Forests of Pennsylvania. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-15: 1–32.
- May, Th.* (1993): Beeinflussten Gross-Säger die Waldvegetation der pleistozänen Warmzeiten Mitteleuropas? Natur und Museum 123, 6: 157–170.
- Mayer, H.* (1971): Das Buchen-Naturreservat Dobra im niederösterreichischen Waldviertel. Schweiz. Z. Forstwes. 122: 45–66.
- Mayer, H.* (1984): Wälder Europas. G. Fischer, Stuttgart, 691 S.

- Mayer, H. (1986): Europäische Wälder. G. Fischer, Stuttgart, 385 S.
- Menke, B. (1980): Vegetationskundlich-ökologisches Modell eines Interglazial-Glazial-Zyklus in Nordwestdeutschland. *Phytocoenologia* 7: 100–120.
- Menke, B. und Behre, K.-E. (1973): State of research on the Quaternary of the Federal Republic of Germany. 2. History of vegetation and biostratigraphy. *Eiszeitalter und Gegenwart* 23/24: 251–267.
- Mitchell, R. S. und Tucker G. C. (1994): Flora of an unusually diverse virgin and oldgrowth forest area in the southern Adirondacks of New York. *Bull. Torrey Bot. Club* 121, 1: 76–83.
- Mullenders, W. (1993): New Palynological Studies at Hoxne. In: Singer, R., Gladfelter B. G. und Wymer, J. J. (eds.), *The Lower Paleolithic Site at Hoxne, England*. Chicago/London, 150–155.
- Müller, H. (1953): Zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsentwicklung des mitteldeutschen Trockengebiets. *Nova Acta Leopold. N. F.* 16: 1–67.
- Nilsson, T. (1983): *The Pleistocene. Geology and Life in the Quaternary Ice Age*. Enke, Stuttgart, 651 S.
- Nowacki, G. J. und Abrams, M. D. (1994): Forest composition structure and disturbance of the Alan Seeger Natural Area, Huntington County, Pennsylvania. *Bull. Torrey Bot. Club* 121, 3: 277–291.
- Ohler, N. (1991): *Reisen im Mittelalter*. 2 Aufl. dtv, München, 456 S.
- Oosting, H. J. und Billings W. D. (1951): A comparison of virgin spruce-fir forest in northern and southern Appalachian system. *Ecology* 32, 84–103.
- Pace, A. (1983): Luigi Castiglioni's Viaggio – Travels in the United States of North America 1785–87. Syracuse Univ. Press, Syracuse, 487 S.
- Post, L. v. (1916): Skogsträdpollen i sydsvenska torvmosselagerfjölder. *Geol. Fören. Förh. Stockholm* 38: 435–465.
- Remmert, H. (1985): Was geschieht im Klimax-Stadium? Ökologisches Gleichgewicht aus desynchronen Zyklen. *Naturwissenschaften* 72: 505–512.
- Richoz, I. und Haas, J. N. (im Druck): Flora und Vegetation im Neolithikum der Schweiz – Flore et végétation au Néolithique en Suisse. In: SPM II: Die Schweiz vom Paläolithikum bis zum frühen Mittelalter: Bd. II: Neolithikum. Verlag Schweizerische Gesellschaft für Ur- und Frühgeschichte, Basel.
- Rösch, M. (1983): Geschichte der Nussbaumer-Seen (Kt. Thurgau) und ihrer Umgebung seit dem Ausgang der letzten Eiszeit aufgrund quartärbotanischer, stratigraphischer und sedimentologischer Untersuchungen. *Mittg. Thurg. Naturf. Ges.* 45: 1–110.
- Rösch, M. (1985): Ein Pollenprofil auf dem Feuenried bei Überlingen am Ried: Stratigraphische und landschaftsgeschichtliche Bedeutung für das Holozän im Bodenseegebiet. *Materialhefte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg* 7: 43–79.
- Rösch, M. (1992): Human Impact as registered in the pollen records: some results from the western Lake of Constance region, Southern Germany. *Vegetation History and Archaeobotany* 1, 2: 101–109.
- Rösch, M. (1994): Gedanken zur Auswirkung (prä)historischer Holznutzung auf Wälder und Pollen-Diagramme. In: Lotter, A. F. und Ammann, B. (eds.): *Festschrift Gerhard Lang. Diss. Bot.* 234: 447–471.
- Rubner, K. (1953): *Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus*. 4. Aufl. Neumann, Berlin, 583 S.
- Runckle J. R. (1982): Patterns of disturbance in some oldgrowth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63: 1533–1546.
- Russel, E. W. B. (1983): Indian-set fires in the forests of the northeastern United States. *Ecology* 64: 78–88.
- Rybničková, E. (1973): Pollenanalytische Unterlagen für die Rekonstruktion der ursprünglichen Waldvegetation im mittleren Teil des Otava-Böhmerwaldgebirges (Otavské Predsumavy). *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 8: 117–142.
- Rybničková, E. (1977): Palynologische Rekonstruktion der ursprünglichen Pflanzendecke in der Tschechoslowakei. *Proc. Work. Sess. Comm. Holocene. Inqua (Eurosib. Subcomm.)* in Tatranska Lomnica. Bratislava 1976: 37–42.
- Rybničková, E. (1983): Vegetational and environmental changes in some Czechoslovak type regions during the last 12 000 years. *Quaternary Studies in Poland* 4: 251–255.
- Rybničková, E. und Rybníček, K. (1972): Erste Ergebnisse paläobotanischer Untersuchungen des Moores bei Vracov, Südmähren. *Folia Geobot. Phytotax.* 7: 285–308.

- Savage, H.* (Jn.) und *Savage E. J.* (1986): André and François André Michaux. Univ. Press of Virginia, Charlottesville, 435 S.
- Scamoni, A.* (1954): Waldgesellschaften und Waldstandorte. Akademie-Verlag, Berlin, 186 S.
- Schibler, J.* und *Suter, P.J.* (1990): Archäozoologische Ergebnisse datierter neolithischer Ufersiedlungen des schweizerischen Mittellandes. In: Schibler, J. u. Spycher, H.P. (Hg.): Festchrift für Hans R. Stampfli. Beiträge zur Archäozoologie, Archäologie, Anthropologie, Geologie und Paläontologie. Basel, 205–240.
- Schimpfer, A. F. W.* (1898): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. G. Fischer, Jena, 876 S.
- Schmidt, R.* (1975): Pollenanalytische Untersuchungen zur spätglazialen bis mittelpostglazialen Vegetationsgeschichte im Raum Bozen. Linzer biol. Beitr. 7, 2: 225–247.
- Taylor, W. P.* (1956): The deer of North America. Harrisburg, PA, 668 S.
- Trautman, M. B.* (1977): The Ohio country from 1750 to 1977 – A naturalist's view. Ohio Biological Survey, Biological Notes 10.
- Turner, C.* (1975): Der Einfluss grosser Mammalier auf die interglaziale Vegetation. Quartärpaläontologie 1: 13–19.
- Walter, H.* und *Breckle, S.-W.* (1986): Ökologie der Erde. Bd. 3: Spezielle Ökologie der gemässigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens. G. Fischer, Stuttgart, 587 S.
- Walter, H.* und *Breckle, S.-W.* (1991): Ökologie der Erde. Bd. 4: Spezielle Ökologie der gemässigten und arktischen Zonen ausserhalb Euro-Nordasiens. G. Fischer, Stuttgart, 586 S.
- Walter, H.* und *Lieth, H.* (1960–1967): Klimadiagramm-Weltatlas. G. Fischer, Jena, 3 Bde.
- Warming, E.* und *Graebner, P.* (1918): Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Bornträger, Berlin, 988 S.
- Watts, W.A.* (1988): Europe. In: Huntley, B. und Webb III, T.: Vegetation History. Section II: Late-Tertiary and Pleistocene Vegetation History – 20 My to 20 Ky. 155–192.
- Weber, C. A.* (1892): Über die Zusammensetzung des natürlichen Graslandes in Westholstein, Dithmarschen und Eiderstedt. Schrift. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein, IX.
- Weber, Th.* und *Litt, Th.* (1991): Der Waldelefantenfund von Gröbern, Kr. Gräfenhainichen – Jagdbefund oder Nekrophagie? Archäologisches Korrespondenzblatt 21, 1: 17–32.
- Wegmüller, S.* (1992): Vegetationsgeschichtliche und stratigraphische Untersuchungen an Schieferkohlen des nördlichen Alpenvorlandes. Denkschr. Schweiz. Akad. Naturw. 102: 1–82.
- Welten, M.* (1950): Beobachtungen über den rezenten Pollenniederschlag in alpiner Vegetation. Ber. Geobot. Inst. Rübel Zürich, 21: 48–57.
- Welten, M.* (1981): Verdrängung und Vernichtung der anspruchsvollen Gehölze am Beginn der letzten Eiszeit und die Korrelation der Frühwürm-Interstadiale in Mittel- und Nordeuropa. Eiszeitalter und Gegenwart 31: 187–202.
- Welten, M.* (1982a): Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern–Wallis. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 95, 1–104.
- Welten, M.* (1982b): Pollenanalytische Untersuchungen im jüngeren Quartär des nördlichen Alpenvorlands der Schweiz. Beitr. geol. Karte Schweiz, NF. 156, 174 S.
- Welten, M.* (1988): Neue pollenanalytische Ergebnisse über das Jüngere Quartär des nördlichen Alpenvorlands der Schweiz (Mittel- und Jungpleistozän). Beitr. geol. Karte Schweiz, NF. 162, 1–38.
- West, R. G.* (1956): The quaternary deposits of Hoxne, Suffolk. Philos. Transact. Royal Soc. London B 239: 263–356.
- Whitacker, R. H.* (1956): Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr. 26: 1–80.
- Whitacker, R. H.* (1966): Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. Ecology 47: 103–121.
- Whitney, G. G.* (1984): Fifty years of change in the arboreal vegetation of Heart's Content, an old-growth Hemlock-White Pine-Northern Hardwood stand. Ecology 65, 2: 403–408.
- Whitney, G. G.* (1990): The history and status of the hemlock-hardwood forests of the Allegheny Plateau. J. Ecology 78: 443–458.
- Wilmans, O.* (1973): Ökologische Pflanzensoziologie. UTB, Stuttgart, 288 S.
- Woillard, G.* (1975): Grande Pile peat bog: a continuous pollen record for the last 140 000 years. Quaternary Research 9: 1–21.
- Zagwijn, W. H.* (1961): Vegetation, climate and radiocarbon datings in the late Pleistocene of the Netherlands. I. Eemian and Early Weichselian. Mem. Geol. Found. Netherl. N. S. 14, 15–45.

- Zagwijn, W.H. (1973): Pollenanalytic studies of Holsteinian and Saalian beds in the northern Netherlands. Mededel. Rijks Geol. Dienst N.S. 24: 139–156.
- Zoller, H. (1954): Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras, ihre Herkunft und ihre Areale mit besonderer Berücksichtigung der Verbreitung in ursprünglicher Vegetation. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 28: 283 S.
- Zoller, H. (1960): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte der insubrischen Schweiz. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 83, 2: 45–156.
- Zoller, H. (1989): Die Verarmung der Pflanzenwelt. In: Natur aktuell. Lagebericht zur Situation im Kanton Basel-Landschaft 1988. Quellen und Forschungen zur Geschichte und Landeskunde des Kantons Basel-Landschaft 32: 217–246.
- Zoller, H. und Erny-Rodmann, T. (1993): Menschliche Nutzung im Unterengadin während vor- und frühgeschichtlicher Zeit. Cratschla. Mittg. Schweiz. Nationalpark, 1,1: 16–24.
- Zoller, H. und Erny-Rodmann, Ch. (1994): Epochen der Landschaftsentwicklung im Unterengadin. In: Lotter, A.F. und Ammann, B. (eds.): Festschrift Gerhard Lang. Diss. Bot. 234: 565–581.
- Zoller, H., Geissler, P. und Athanasiadis, N. (1977): Beiträge zur Kenntnis der Wälder, Moos- und Flechtenassoziationen in den Gebirgen Nordgriechenlands. Bauhinia 6, 1: 215–255.
- Zolyomi, B. (1953): Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial. Acta biol. Acad. Scient. Hung. 4: 367–409.

*Verfasser:* Prof. Dr. Heinrich Zoller und Jean Nicolas Haas, Botanisches Institut Universität Basel, Schönbeinstrasse 6, CH-4056 Basel.