

Die Waldsteppen des pannonischen Raumes aus biogeographischer Sicht

Z. VARGA, Debrecen

BIOGEOGRAPHIC ASPECTS OF THE PANNONIAN FOREST-STEPPE

ABSTRACT. The Pannonian forest-steppe is a complex of mosaic-landscapes with a - mostly edaphically influenced - poyclimax-swarm (cf. tab.1). The "kampfzone" between forest and grassland mosaics is characterized by forest-margin communities showing a mixture of sub-mediterranean and continental influences. In these communities in some cases the polycormon-building species, in other ones the tall perennial (e.g. umbelliferous) herbs predominate. The whole late- and postglacial faunal history of the Carpathian basin serve with a great number of evidences on the essential continuity of the forest-steppe character. This fact supports the "more-than-two"-phases theory on the origin of steppe elements. The forest-steppe is characterized by a high-grade heterogeneity, consisting of several faunal types, both arboreal (e.g. the elements of Anatolian-E-Balcanic xerophilous oak-scrub-forests, the species of the sub-mediterranean pubescent oak forests, the elements of tall-grass meadow-steppes) and non-arboreal (e.g. eremial and xeromontaneous elements, resp.) ones. The xeromontaneous elements occur now as dysharmonical relicts, inhabiting the non-forested mosaics (e.g. dolomit-grasslands) of the Pannonian forest-steppe. The comparative biogeographic-phylogenetic analyse of this species-group gives us the possibility of a deeper foundation of the "Ösmátra"-theory on the origin of the Pannonian forest-steppe.

1. EINFÜHRUNG

1.1 Klimax versus klimazonale Gesellschaft

In der geobotanischen Literatur werden die Begriffe Klimax bzw. klimazonale Gesellschaft oft - wohl mit gewisser Vereinfachung - als Synonyme betrachtet (vgl. ZOLYOMI 1958). "Allerdings läßt sich die Monoklimax-Theorie zumindest in Mittel- und Südosteuropa nirgends beweisen" (HORVAT et al. 1974, S.3), was aber eine notwendige Voraussetzung für die Gleichstellung beider Begriffe wäre. Zur Begriffserklärung sind zwei verschiedene Fragestellungen separat zu behandeln:

- Was ist Klimax, als eine relativ stabile Schlußphase einer konkreten Sukzessionsreihe (vgl. WHITTAKER 1953; BRAUN-BLANQUET 1964; ELLENBERG 1973: 16-18, wo neben der oft vorausgesetzten Kopplung der Diversität, Stabilität und Produktivität auch das mögliche gegenläufige Verhalten der Diversität und Stabilität diskutiert wird)?

- Was ist die klimazonale Gesellschaft, als "Idealfall" für das natürliche Endstadium der Vegetationsentwicklung eines Gebietes (wenn es dort keine Exposition, keine meso- bzw. mikroklimatische Heterogenität, keine edaphischen Besonderheiten usw. gäbe)?

Aus diesen beiden Fragestellungen sieht man, daß sie verschiedene Referenzgrundlagen haben. Die erste Frage bezieht sich auf einen konkreten Vorgang unter bestimmten Bedingungen, und als Antwort gilt immer auch eine gewisse konkrete Gesellschaft, die meistens im Assoziationsrang angegeben wird. Diese Fragestellung ist also zönologisch ausgerichtet. Die zweite Fragestellung enthält einen höheren Grad der begrifflichen Abstraktion. Als ihre Referenzgrundlage gilt eine naturräumliche Einheit. In diesem Sinn werden in der geobotanischen Literatur (vgl. HORVAT 1962: 143 ff.) Bezeichnungen wie Quercion farnetto-, Fagion illyricum-"Wohnräume" oder Aceri-Quercion-Zone (HORVAT et al. 1974) angeführt.

Letztere Frage läßt sich als biogeographisch be-

zeichnen, weil in den naturräumlichen Einheiten in der Regel eine gewisse zöologische Heterogenität herrscht, auch hinsichtlich der Klimax-Stufe der Sukzession.

1.2 Waldsteppe oder Mosaiklandschaft?

Es ist allgemein bekannt, daß die gürtelförmige Anordnung der Boden- und Vegetationszonen, die im riesigen osteuropäischen Raum fast ungestört zum Ausdruck kommt, in Mittel- und Südeuropa durch das wechselhafte Relief in eine Reihe individueller Landschaften zerfällt (TELEKI 1936; KADAR 1965, 1975; KONDRACKI 1966). Dementsprechend ist im Karpatenbecken keine einheitliche Waldsteppenzone mehr vorhanden, sondern eine Reihe der "Individualformen" der Waldsteppe, die landschaftseigene und -bedingte Besonderheiten aufweisen (z.B. Differenzen in der Gesteinsunterlage, in den edaphischen Bedingungen, unterschiedliche Intensität der mediterranen bzw. kontinentalen Klimaeinflüsse usw.). Selbst für die große ungarische Tiefebene (pannonische Ebene; s. Abb. 1), die sich in mehrere Landschaften untergliedern läßt (PECSI & SOMOGYI 1967; PECSI et al. 1971), findet dieses Prinzip seine Gültigkeit. Es gibt hier keine Übergangszone zwischen Wald und Steppe mehr, sondern es handelt sich um eine gewisse Art der Mosaiklandschaft, die - zöologisch gesehen - mehrere Einheiten umfaßt (vgl. WENDELBERGER 1956: 78-84) und in welcher ein steter Wechsel, eine gegenseitige Dynamik des Trockenrasen- bzw. Gehölzanteils stattfindet (JAKUCS 1972). Als Klimaxgesellschaft kann in einer solchen Waldsteppen-Mosaiklandschaft - im Prinzip - eine bestimmte Wald-Assoziation (ein "Steppen-Hochwald" im Sinne von WENDELBERGER 1956) gelten. Gewisse, ziemlich stabile und meistens artenreiche Trockenrasen (z.B. die kräuterreichen Steppenwiesen, wie die zum *Salvia-Festucetum rupicolae* gehörenden Lößsteppen) können aber unter bestimmten Bedingungen auch als lokale "Schluß"-Phasen der Sukzession angesehen werden, was die Beurteilung der Klimax-Frage in erheblichem Maß erschwert. Als Beispiel dient die Diskussion darüber, ob das "Chrysopogonetum danubiale" von Horvat eine "richtige" Klimax sei, oder eine sog. "Dauergesellschaft". Nur kurz sei hier noch darauf hingewiesen, daß diese Gesellschaften auch menschlich beeinflusste Degradationsstadien (wie die sog. "Hudewälder", vgl. WENDELBERGER 1959: 84-85; bzw. die Löß-, Szik- und Sandweiden, z.B. *Cynodonti-Poetum angustifoliae*, *Achilleo-Festucetum pseudovinae*, *Potentillo-Festucetum pseudovinae* usw.) haben, die heute gegenüber den natürlichen oder mindestens naturnahen Gesellschaften den weitaus größeren Raum einnehmen (Tab.1).

Daß diese gleichfalls als substratbedingt geltenden Klimax-Hochwälder der Tiefebene eher einen mesophilen Charakter haben, wie die *Convallario-Quercetum*-Bestände der Sandgebiete Kiskúnság und Nyírség (von KERNER, 1863, "Kecskemét'er Landhöhe" bzw. "Debrecziner Landhöhe" genannt und als ursprüngliches Waldgebiet gekennzeichnet; vgl. auch SOO, 1959), oder aber mehr offene Gehölze mit erheblichem Trockenrasenanteil bilden, wie z.B. die *Festuco rupicolae-Quercetum*-Bestände ebendort oder die *Junpero-Populetum albae*-Steppenwälder des kalkreichen Sangebietes Kiskúnság, kann vielfältige und nicht immer anthropogene Ursachen haben. Bedeutsam sind z.B. die Tiefe des Grundwasserniveaus, das Vorhandensein oder Fehlen der sog. "Kovárvány"-Schichten (= periodische Akkumulation der eisenhaltigen Bodenkolloide im Waldboden auf Sandsubstrat, d.h. sog. Liesegangsche Ringe, vgl. STEFANOVITS 1975: 188 und 203) des Sandbodens, die Exposition der Sanddünen usw.

2. ZÖOLOGISCHE DUALITÄT UND ABGRENZUNG DER PANNONISCHEN WALDSTEPPEN-WÄLDER (EIN BEITRAG ZUR MANTEL-SAUM-FRAGE)

Alle drei Haupttypen der Klimaxwälder der Tiefebene besitzen, wie oben am Beispiel der Wälder auf Sand gezeigt, einen meso- und einen xerophilen Flügel. Allerdings unterscheidet man die mesophilen und xerothermen Gesellschaften bei den Löß- und Szik-Eichenwäldern nur als Subassoziationen, während den beiden Eichenwaldgesellschaften auf Sand schon der Assoziationsrang zuerkannt wird.

Fragt man nach der möglichen Ursache dieser Dualität der Tiefland-Hochwälder, so muß man daran denken, daß die mesophilen Eichenwälder ursprünglich stets in unmittelbarem Kontakt mit den Hartholzauen (*Fraxino pannonicae-Quercetum roboris*) standen. Dadurch läßt sich auch die auffallende Erscheinung erklären, daß in den mesophilen Subassoziationen der Löß- und Szik-Eichenwälder (*Aceri tatarici-Quercetum galletosum schultesii* bzw. *Asteri sedifolii-Quercetum polygonatetosum latifolii*) und auch in den humiden Sand-Eichenwäldern (*Convallario-Quercetum roboris*) eine Reihe mit den Hartholzauen gemeinsamer Arten in großer Stetigkeit vorkommt (*Rhamnus cathartica*, *Cornus sanguinea*, *Brachypodium silvaticum*, *Corydalis bulbosa*, *Circaea luteotiana*, *Geum urbanum*, *Galium schultesii*, *Ficaria verna*, *Polygonatum latifolium* usw., sogar *Fraxinus angustifolia* ssp. *pannonica*, vgl. ZOLYOMI 1967, Tab. IV).

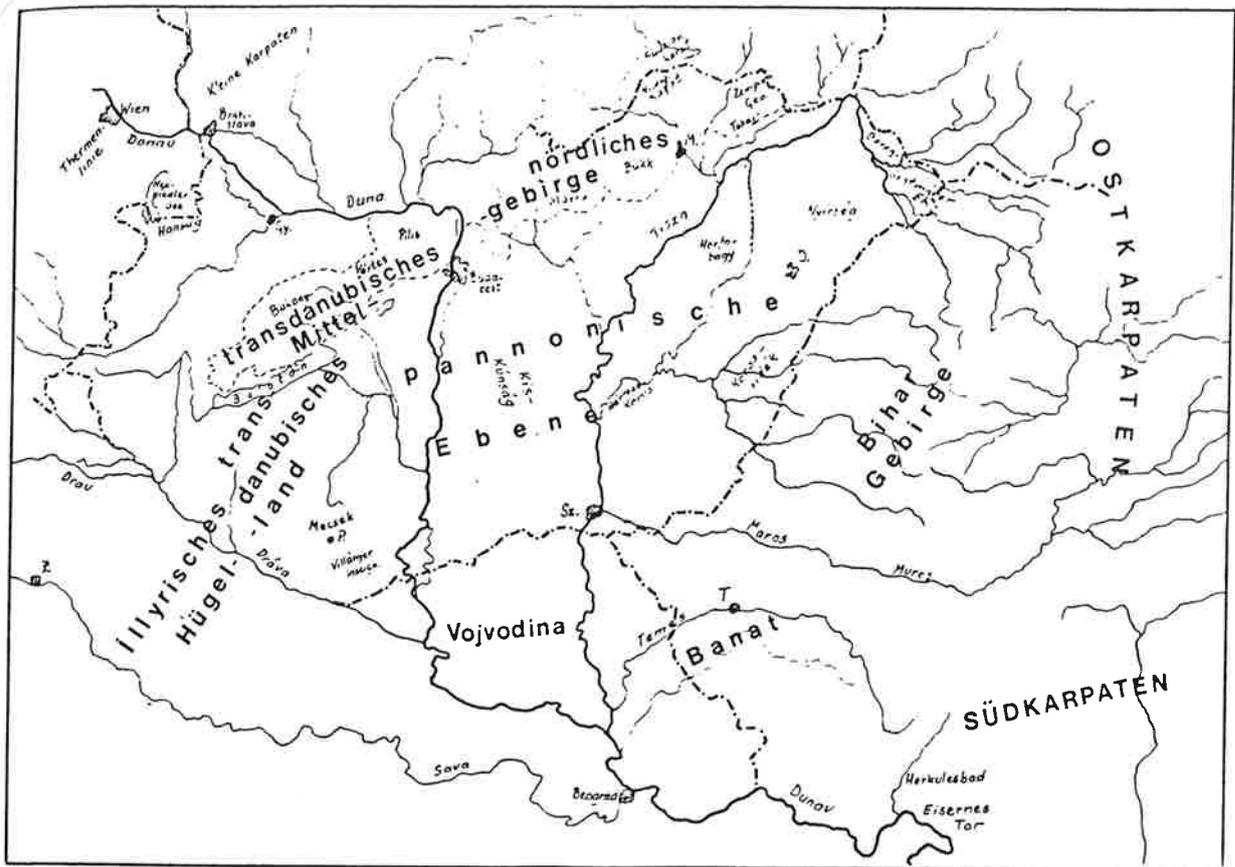


Abb. 1: Übersichtskarte des Karpatenbeckens bzw. des pannonischen Raumes.

Tab. 1: Wichtige Vegetationseinheiten des Pannonischen Waldsteppen-Komplexes

	Klimax-Hochwald "klimazonale" Vegetation: Aceri-Quercion	Subklimax-"Steppenwald" Vegetation: Aceri-Quercion	"Quasi-Klimax" Dauergesellschaft	anthropogene Weidengesellschaft
Kalkarmes Sand- gebiet (Nyírség)	Convallario- Quercetum roboris tibiscense	Festuco (rupicolae)- Quercetum roboris tibiscense	Festuco vaginatae- Corynephorum tibiscense	Potentillo arenariae Festucetum pseud- ovinae tibiscense
Kalkreiches Sand- gebiet (Kiskúnság)	Convallario- Quercetum roboris danubiale	Festuco (rupicolae)- Quercetum danubiale bzw. Junipero-Populetum albae	Astragalo- Festucetum rupicolae danubiale	Potentillo arenariae Festucetum pseud- ovinae danubiale
Lößbrücken (am Vor- raum des Nördli- chen Mittelgebir- ges)	Aceri tatarico- Quercetum roboris hungaricum subass.	Aceri tatarico- Quercetum roboris hungaricum subass.	Salvio (nemorosae- nutantis) - Festuce- tum rupicolae	Cynodonti-Poetum angustifoliae
Szik (Solonetz) - Gebiete östlich vom Tisza	Asteri sedifolii- Quercetum brachy- podietosum et peucedanetosum	Asteri sedifolii- Quercetum roboris festucetosum pseudovinae	Peucedano- Asteretum sedifolii	Achilleo- und Artemisio-Festucetum pseudovinae

Zusammengestellt nach SOO (diverse Arbeiten), WENDELBERGER 1954, 1959, ZOLYOMI 1957, 1958 u.a.

Weil sich an der Stelle der ehemaligen Hartholzauen heutzutage größtenteils humide bzw. mesophile Wiesen (Mollinetum, Alopecuretum pratensis, Arrhenatheretum) befinden, gelten diese meistens als Nachbargesellschaften der Überreste der mesophilen Klimaxwälder, wo die Abgrenzung des Waldes nicht durch einen typischen Waldsteppensaum erfolgt. Eine typische Ausbildung des Waldsteppensaumes ist freilich dort zu erwarten und zu beobachten, wo eine gegenseitige Dynamik des Steppenwaldes mit dem Trockenrasen stattfindet, also wo ein Kampfgrütel - meistens aus "aggressiven" polycormonbildenden Pflanzen (PENZES 1960; JAKUCS 1969, 1972) - zustandekommt. Dieses ist besonders deutlich an den Rändern der trockeneren Bestände der Lößsteppenwälder der Fall, wo sich eine regelrechte Häufung der subkontinentalen Waldsteppenarten (vorwiegend die "subpontischen" Elemente sensu MEUSEL 1943; WALTER 1954; WALTER & STRAKA 1970) beobachten läßt (z.B. *Anemone sylvestris*, *Trifolium alpestre*, *T. montanum*, *Lychnis coronaria*, *Nepeta pannonica*, *Phlomis tuberosa*, *Dictamnus albus* usw.). In solchen Saumgesellschaften spielen auch die *Iris*-Arten manchmal eine besondere Rolle, wobei man fast von einer "Zönovikaranz" dieser Arten sprechen kann (Tab.2). Ein entsprechendes Phänomen zeigt sich bei den Arten der Gattung *Peucedanum* (Tab.3).

Im Saum der Flaumeichenbuschwälder und der xerotheren Felswälder erscheinen neben den typischen polycormonbildenden Waldsteppenpflanzen (z.B. *Astragalus glycyphyllus*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Coronilla varia*, *Geranium sanguineum*, *Inula hirta*, *Dorycnium herbaceum*,

Teucrium chamaedrys usw.) auch die charakteristischen Doldengewächse (*Peucedanum cervaria*, *Bupleurum falcatum*, *B. longifolium*, *Laser trilobum*, *Laserpitium latifolium*, *Libanotis pyrenaica*) in größerer Anzahl.

Andere Verhältnisse herrschen am Saum der Alkali- (Szik-Steppenwälder, wo - vielleicht als letzte Vorposten der kontinentalen, intrazonalen doldengewächsreichen Hochstaudenwiesen - der Hochstaudencharakter die Physiognomie der Gesellschaft bestimmt. In der floristischen Komposition der dortigen Saumgesellschaft, die aber auch als eigene Waldsteppenwiesen-Assoziation (*Peucedano-Asteretum sedifolii*) größere Flächen einnimmt, erscheinen neben den charakteristischen Waldsteppenarten (*Doronicum hungaricum*, *Aster linosyris*, *Peucedanum cervaria*) auch jene, die eher für einen Wiesencharakter sprechen (*Iris spuria*, *Peucedanum officinale*, *Aster punctatus*, vielleicht auch *Artemisia pontica*). Dieser Umstand wird noch dadurch unterstrichen, daß diese Gesellschaft regelmäßig mit Mähwiesenbeständen (*Alopecuretum pratensis*) und sogar mit Röhrlichen durchweht ist. Diese scheinbar natürlichen, Hochstaudenwiesenähnlichen Lichtungen des Szik-Eichenwaldes entstehen höchstwahrscheinlich durch ein lokales Waldsterben, welches infolge des Zusammenwirkens des hohen Grundwasserspiegels bzw. der Kahlfraß-Tätigkeit einiger Lepidopterenlarven (v.a. *Lymantria dispar*, *Euproctis chrysorrhoea*, *Tortrix viridana*) zustande kommt. Der recht unausgeglichene Wasserhaushalt dieser Lichtungen kommt auch darin zum Ausdruck, daß in den kleinräumigen, flachen, durch die periodische seichte Wasserbedeckung bzw. nach-

Tab. 2: Die Rolle der *Iris*-Arten in den Saumgesellschaften

<i>Iris sibirica</i>	Nyírség (NO-Teil der Tiefebene, kalkarmes Sandgebiet): Waldränder der kühl-kontinentalen mesophilen Eichenwälder (<i>Convallario-Quercetum</i>) und Hartholzauen (<i>Fraxino pannonicae-Ulmetum</i>), Saumgesellschaften von Moorwiesen (Molinion).
<i>Iris spuria</i>	Tiszántúl (O-Teil der ungarischen Tiefebene): am Rand und auf den hochstaudenreichen Lichtungen der Alkali-Steppenwälder (Ohat, Margita, Vésztó, Hencida), auch nach der Rodung der ursprünglichen Wälder (Kom. Borsod, Hajdú-Bihar, Békés, auch in den Nachbargebieten in Rumänien).
<i>Iris variegata</i>	Xerothermische Waldsteppengesellschaften, z.B. Saum kalkholder Eichenwälder (<i>Orno-Lithospermo-Quercetum</i> , <i>Corno-Quercetum</i>) und Löß-Steppenwälder (<i>Aceri tatarici-Quercetum</i>), in lockeren Flaumeichenbuschwäldern (<i>Cotino-</i> bzw. <i>Ceraso-Quercetum pubescentis</i>) und Fels-Buschgesellschaften (<i>Spiraeetum</i>) usw. Nach SOO (1973) eine typische Waldsteppenpflanze.
<i>Iris aphylla</i> ssp. <i>hungarica</i>	Ränder und lichte Stellen der Sand-Steppenwälder (<i>Festuco rupicolae-Quercetum tibiscense</i>) sekundär auch in lichten Robinienwäldern auf ursprünglichen <i>Festuco-Quercetum</i> -Standorten im NO-Teil der Tiefebene, auf kalkarmem Sand: Nyírség. Im Tokaj-Zempléner Gebirge am Rande des Andesit-Buschwaldes (<i>Festuco pseudomalaticae-Ceraso-Quercetum</i>) und des Zwergmandelgestrüpps (<i>Amygdaletum nanae</i>). Mäßig azidofrequent, typische Waldsteppenpflanze nach SOO (1973).

Tab. 3: Die Rolle der *Peucedanum*-Arten in den Saumgesellschaften

<i>Peucedanum palustre</i>	NO-Teil der ungarischen Tiefebene (Nyírség, Bereg-Szatmárer Ebene): Saum und Lichtungen der Hartholzauen (Fraxino pannonicae-Quercetum roboris) und Erlen-Eschen-Moorwälder (Fraxino pann.-Alnetum); auch auf den Moorwiesen und Sumpfwiesen, besonders, wenn diese im Zusammenhang mit den vorigen Waldgesellschaften stehen.
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	NO-Teil der ungarischen Tiefebene (Nyírség, O vom Tisza); auch Sand-Gebiete Transdanubiens: Saumgesellschaften der lichten, trockenen Sand-Eichenwälder, sekundär auch Robinien- und Föhrenwälder; im Mittelgebirge am Rand der xerothermen Eichenwälder (z.B. Corno-Quercetum).
<i>Peucedanum cervaria</i>	Im Mittelgebirge bzw. an den Rändern der Tiefebene: am Rande der xerothermen Eichenwälder, auch am Rand der Löß-Steppenwälder (Aceri tatarici-Quercetum); auch im lichten Wald bzw. im offenen Trockenrasen (Festucion rupicolae).
<i>Peucedanum alsaticum</i>	Im Mittelgebirge und an den Rändern der Tiefebene (z.B. auf Lößbrücken, auf mit LÖB bedeckten Weinbergen usw.): am Rand der xerothermen Eichenwälder bzw. Löß-Steppenwälder (Kerecsend) und Alkali-Steppenwälder (Ohat, Margita), auch im offenen Trockenrasen. Waldsteppenart.
<i>Peucedanum officinale</i>	Besonders im O-Teil der Tiefebene, weniger an den Rändern des Mittelgebirges: auf den Rändern und Lichtungen der Löß- und Alkali-Steppenwälder, assoziationsbildend (mit <i>Aster sedifolius</i> , die auch nach Waldrodung lange erhalten bleibt); seltener auch am Rande der Hartholzauen (Fraxino pannonicae-Quercetum, Bereg-Szatmárer Ebene, am NO-Rand der ungarischen Tiefebene).

folgende starke Evaporation versalzten Mulden sogar kleinräumige, fragmentarische Artemisio-Festucetum-Bestände auftreten.

Auch am Rand der Sand-Stieleichenwälder (Convallario-Quercetum, Festuco rupicolae-Quercetum) findet man eine Saumgesellschaft mit Übergangscharakter, wo neben den hochwüchsigen Arten (*Peucedanum oreoselinum*, *P. arenarium*, *Selinum carvifolia*, *Silene otites*, *Lychnis coronaria*; auf kalkarmem Sand auch *Viscaria vulgaris*) auch mehrere charakteristische polycorombildende Pflanzen (*Geranium sanguineum*, *Jasione montana*, *Thymus* ssp., *Polygonatum odoratum*, *Iris aphylla* ssp. *hungarica*) bzw. Elemente der Sand-Trockenrasen (*Dianthus ponde-rae*, *Tunica prolifera*, *Berteroa incana*, *Onosma arenaria* usw.) vorhanden sind.

Für solche Gesellschaften gilt als charakteristisch, daß sie auch nach Waldrodung lange fortbestehen können. So findet man fragmentarische Peucedano-Asteretum-Bestände auch in den waldlosen Teilen der Borsoder Ebene, im nördlichen Teil von Hortobágy und in einem schmalen Streifen am östlichen Rand des pannonischen Raumes (z.B. in der Umgebung von Temesvár - Timisoara/Rumänien); während die oben erwähnte Sand-Waldsaumgesellschaft im Sandgebiet von Nyírség fast überall am Rand der Robinienanpflanzungen auf Festuco-Quercetum-Standorten verbreitet ist.

Zum Vergleich kann man noch erwähnen, daß - gleichfalls als Ausdruck eines kontinentalen Gepräges - in vieler Hinsicht ähnliche Verhältnisse auch an den Dolnenrändern der Karstplateaus des Bükk-Gebirges und des Gömör-Tornaer Karstgebietes (N-Ungarn) herrschen. Die Haselgebüsch-Gesellschaften, die sich dort an den felsigen, flachgründigen Rändern der Dolinen erstrecken, galten ursprünglich offensichtlich als Saumgesellschaften der Tilio-Fraxinetum-Felswälder (Bükk-Plateau) bzw. der extrem flachgründigen Variante der Eichen-Hainbuchenwälder (Gömör-Tornaer Karst, die dort eine Anzahl der Felswald-Charakterarten und subkontinentalen Waldsteppenpflanzen beherbergt: Quercu-Carpinetum waldsteinletosum JAKUCS & JURKO 1967). Zum Haselgebüsch gesellen sich auf dem Bükk-Plateau, im Fagion subcarpathicum-(montanum)-Bereich einerseits eine Hochstaudengesellschaft der montanen Buchenwälder (dominant bzw. charakteristisch: *Aconitum variegatum* ssp. *gracile*, *A. moldavicum*, *Astrantia major*, *Polygonatum verticillatum*; auch mit üppigen Beständen von *Iris sibirica*), andererseits aber auch ein Gürtel aus verschiedenen, z.T. mehr nördlichen (z.B. *Dra-cocephalum ruyschiana*), größtenteils aber aus südlich-kontinentalen (subpontischen) Waldsteppenpflanzen (*Anemone sylvestris*, *Geranium sanguineum*, *Libanotis pyrenaica*, *Bupleurum longifolium*, *Inula hirta*, *Veronica teu-crium*, *Iris variegata* usw.). Auf dem Plateau des N-ungarischen (Gömör-Tornaer) Karstgebietes überwiegt - seiner niedrigeren Höhe entsprechend -

schon mehr ein pannonischer Waldsteppencharakter. Karpatische Elemente sind jedoch auch vorhanden. Diese Saumgesellschaften sind auch faunistisch von größter Wichtigkeit. An sie scheint nämlich eine Reihe zoogeographisch wichtiger Arten bzw. Subspezies gebunden zu sein, wie *Pholidoptera transsylvanica* (Orthoptera: Tettigonioidea, N-ung. Karst), bzw. *Aricia artaxerxes issekutzi*, *Maculinea alcon curiosa*, *Mellicta britomartis confulgens* (Lepidoptera, Bükk-Geb. und N-ung. Karst), *Photedes captiuncula delattini*, *Chersotis fimbriola* ssp., *Schizostege treitschkei* ssp. (Lepidoptera, N-ung. Karst). Die zönsystematische Gliederung dieser Waldsaum- bzw. Waldsteppengesellschaften ist noch ungelöst, ihre Bedeutung ist jedoch - sowohl vegetations- und faunengeschichtlich, als auch in der rezenten Dynamik der Vegetation - nicht zu unterschätzen.

3. RÄUMLICHE ANORDNUNG DER LETZTEN NATÜRLICHEN VEGETATION IN DER PANNONISCHEN TIEFEBENE

Fragt man nach der letzten klimazonalen Vegetation der pannonischen Tiefebene, so kann man darauf nur eine ziemlich simple und keinesfalls neue Antwort geben: eine gewisse Art der Waldsteppe mit Acer-Quercion-Wäldern (ZOLYOMI 1958, 1964; HORVAT et al. 1974), wo eigentlich ein ganzer Schwarm von Pflanzengesellschaften ("Klimax-Schwarm" nach Tüxen, vgl. auch ZOLYOMI 1964) - den feineren standörtlichen Differenzen entsprechend - als Klimax gelten kann.

Wirft man einen Blick auf die hydrographische oder bodenkundliche Karte der Tiefebene, auf der die Zustände noch vor den durchgreifenden Flußregulierungen des letzten Jahrhunderts dargestellt sind, mit den riesigen Überschwemmungsgebieten der Tieflandsflüsse und mit den schier endlosen Labyrinth der ehemaligen Sumpfgebiete, so läßt sich wiederum nur ein - vielleicht auf den ersten Blick paradoxer - Schluß ziehen: Es handelt sich hier um ein Gebiet, in dem in den jeweiligen postglazialen (aber auch spätglazialen) Klimaphasen die entsprechenden klimazonalen Gesellschaften keinen allzu großen Raum finden konnten, sondern es gab durchgehend eine Mosaiklandschaft von Übergangsklima (z.B während der Würm-Stadialen: Kältesteppe-Tundra-Taiga mit Schwankungen nach allen drei Hauptrichtungen, s. unten), bedingt durch eine geographische Grenzlage, in der die edaphischen Einflüsse besonders prägnant zum Ausdruck kommen.

Setzt man z.B. eine "klimatische Steppe" in der früheren Postglazialperiode ("Haselzeit") des panno-

nischen Raumes voraus, so dürften die ausgedehnten Verlandungsgesellschaften, die Sümpfe und Sumpfwiesen, die azonalen Wälder der Überschwemmungsgebiete, die edaphischen Wälder der Sandgebiete oder sogar die Moorbüschel und Hartholzauen auch in dieser Zeit keinesfalls gefehlt haben. Die Frage, ob eine solche Mosaiklandschaft besser als "klimatische Steppe" oder "Waldsteppe" aufzufassen sei (vgl. Diskussion: ZOLYOMI 1958, 1964 vs. WENDELBERGER 1954, 1959), hat eher hypothetischen Charakter.

Sogar im Faunenbild der kalt-kontinentalen Würm-Phasen (besonders Würm I/2-3 und Würm III) läßt sich die Koexistenz der tundralen (*Lagopus*, *Microtus gregalis*, *M. nivalis*, *Dicrostonyx*, *Rangifer*, *Gulo*), der Kältesteppen- (*Allactaga*, *Cricetulus*, *Ochotona*) und der kälteresistenten Waldelemente (*Lyrurus*, *Castor*, *Talpa*, *Alces*, *Mustela erminea* usw.) beobachten (JANOSSY 1979; KORDOS 1977a, b; KRETZOI 1953, 1969, 1977; HIR 1982). Dieselbe Tendenz kennzeichnet noch das Anfangsstadium ("Bajóter Phase") des Holozäns, aber in allmählich abnehmendem Maße ("Körös"-Stadium) mit einer raschen Erwärmung des trocken-kontinentalen Klimas und mit einer stärkeren regionalen Faunendifferenzierung (JANOSSY 1960; KORDOS 1977a, b). Die Charakterarten des Pleistozäns verschwinden erst in der nächsten Phase ("Bükk", mit Ausnahme einiger Relikte, wie *Microtus oeconomus*), während die Koexistenz der Steppen- und Waldelemente sich - mit gewissen, charakteristischen Schwankungen - im ganzen Holozän nachweisen läßt.

Vom Mosaikcharakter der Landschaften des pannonischen Beckens ergibt sich eine Lehre auch für die Anthropogeographie: In diesem Raum gab es nie ein zusammenhängendes Steppengebiet, wohl aber einen "Archipelag" der potentiellen Weidegebiete für die Nomadenvölker, wodurch die mehrmalige, simultane Koexistenz mehrerer ethnischer Einheiten in einem relativ kleinen, aber ökologisch mannigfaltigen Raum begünstigt wurde. Ein solcher "Weiden-Archipel" mußte auch für solche, in einem pluralistischen Bund der Stämme lebenden Völker, wie es die Magyaren während der Zeit der Landnahme waren, geeignete Bedingungen schaffen. Es ist zweifellos bemerkenswert, daß erst im Zusammenhang mit dem Ausbildungsprozeß einer zentralisierten Feudalmonarchie - in der Arpadenzeit - die früher unbesiedelten und unbauten Trennungsgebiete ("Mesgye", plur.: "Mesgyék") in die Nutzung - als königliche Landgüter - einbezogen wurden.

4. CHOROLOGISCHE TYPEN DER WALDSTEPPEN- UND STEPPENELEMENTE DES PANNONISCHEN RAUMES. VERSUCH EINER VERALLGEMEINERUNG DER "ÜSMÁTRA"-THEORIE

Über Vorkommen und Geschichte der Steppenelemente bzw. Relikte im pannonischen Raum ist schon ziemlich viel geschrieben worden (- eine Auswahl bekannter, z.T. viel zitierter Arbeiten: BOROS 1926, 1958; DOMIN 1931; HÜBL 1975, 1979; HORVAT 1959, 1962; HORVAT et al. 1974; SOO 1926, 1929, 1940, 1953; WENDELBERGER 1948, 1954, 1955, 1956; ZOLYOMI 1953, 1958 bzw. DUDICH 1957; FRANZ 1936, 1939; KASZAB 1961; KOVACS 1953; MOCZAR 1948, 1953; SOOS 1943, 1958; SZENT-IVANYI 1937, 1938; VARGA 1963-64, 1975a, 1977; VAGVÖLGYI 1953).

Sowohl der Übergangscharakter als auch die räumliche Heterogenität der Waldsteppe bietet für die Ausbildung und Erhaltung eines hohen Grades an Artenmannigfaltigkeit eine günstige Voraussetzung (fluktuierende Koexistenz der verschiedenen Wald- und Steppenelemente). Das Vorhandensein verschiedener Faunenkreise läßt sich - zwar in unterschiedlichen Anteilen während der verschiedenen Klimaphasen bzw. in den einzelnen Regionalfaunen - praktisch in der ganzen Nachkriegszeitperiode einwandfrei nachweisen (JANOSSY 1960; KORDOS 1977a, b). Außerdem wird durch die geographische Grenzlage des Karpatenbeckens das Zusammentreffen verschiedener Migroelemente (sensu WALTER 1954; WALTER & STRAKA 1970) bekannterweise begünstigt.

So gilt der pannonische Waldsteppenraum als Überschneidungsgebiet von Floren- und Faunentypen unterschiedlicher Provenienz bzw. Einwanderungsalters. Diese Feststellungen gelten sowohl für die an Wald als auch für die an offene Formationen gebundenen Arten. Es ist überraschend, wie hoch die Anzahl solcher eigentlicher Waldarten ist, die in den (ursprünglich) geschlossenen Waldgebieten Mittel-, West- und Osteuropas nicht mehr vorkommen, sondern eindeutig an die lockeren, waldsteppenartigen, oft buschwaldartigen Formationen gebunden zu sein scheinen. Die Beispiele in diesem Teil der Arbeit stammen größtenteils aus meinem speziellen Forschungsgebiet (Lepidoptera).

4.1 Arten der anatolischen Eichenbuschwälder

Die erste Gruppe bilden die in SO-Europa zweifellos relikthaltigen Spezies der anatolischen Eichen-Buschwälder, die auch in der Balkanhalbinsel auf einige engbegrenzte Teilgebiete (z.B. Schluchttäler in Ju-

goslawisch- und Bulgarisch-Mazedonien, S-Griechenland: Umgeb. Delphi, Zentral- und Süd-Peloponnes) beschränkt sind (z.B. *Dichonia pinkeri* Kobes, *Agrochola vautieri* Dufay bzw. *lactiflora* Drdt., *A. thurneri* Brsn., *A. gratiosa* Stgr., *A. rupicapra* Stgr.). Die Vertreter dieser Artengruppe erreichen im pannonischen Raum entweder nur die südliche Porta des Beckens (Umgeb. Elsernes Tor, Orsova-Herkulesbad, Banater Gebirge: *Peridea korbi* Stgr., *Xylena lunifera* Warr.) oder in gewissen Fällen dringen sie bis an die südlichen Abhänge des transdanubischen und nordöstlichen Mittelgebirges vor (*Orthosia schmidtii* Dfösz., *Brachionycha syriaca decipulae* Kovács; s. Abb. 2). Als ihre Ostgrenze kann man mit großer Wahrscheinlichkeit Armenien (Nachweise von *Xylena lunifera*, *Dichonia pinkeri*, *Brachionycha syriaca*: VARGA 1983) bzw. NW-Irak und Iran (RONKAY & VARGA 1984b) angeben.

4.2 Arten der Flaumelchen-Buschwälder

Eine andere, gewissermaßen stärker nach SO-Mitteleuropa vorgerückte Gruppe (vgl. Abb. 3) besteht aus den Arten der Flaumelchen-Buschwälder, welche an Flaumelche gebunden zu sein scheinen oder diese Futterpflanze präferieren (*Thecophora fovea* Tr., *Erannis ankeraria* Stgr. bzw. *Ocnaria rubea* Hb., *Phalera bucephaloides* Tr., *Dichonia aeruginea* Esp., *Dryobotodes monochroma* Esp., *Polyplocia ruficollis* F., *Ennomos quercarius* Hb. usw.). Andere Arten haben solche Futterpflanzen, die als Leitarten der Flaumelchenbuschwälder gelten (*Jolana jolas* O.: *Colutea arborescens*; *Eutelia adulatrix* Hb.: *Cotinus coggygria*; *Pyrrhia purpurina* Tr.: *Dictamnus albus*). Sie erreichen in der Mehrzahl der Fälle den westlichen-nordwestlichen Rand des pannonischen Beckens und haben "klassische" Fundorte am östlichen Bruchrand der Alpen ("Thermenlinie"), im Leitha-Gebirge oder auf den Halnburger Bergen. Es ist anzunehmen, daß auch diese Gruppe faunengeschichtlich alt ist, weil ein transadriatischer Zusammenhang in der Verbreitung mehrerer dieser Gruppe zugehörigen Arten (*Orrhodiella ragusae* Failla, *Pseudoxestia apfelbecki* Rbl., *Erannis ankeraria* Stgr., *Thecophora fovea* Tr.) nachzuweisen ist. Die beiden erstgenannten Arten kommen übrigens heute im Karpatenbecken nicht mehr vor.

4.3 Asiatische (Wald-)Steppenarten

Die Anzahl jener Arten, die im gesamten asiatischen Steppengebiet und im pannonischen Raum verbreitet

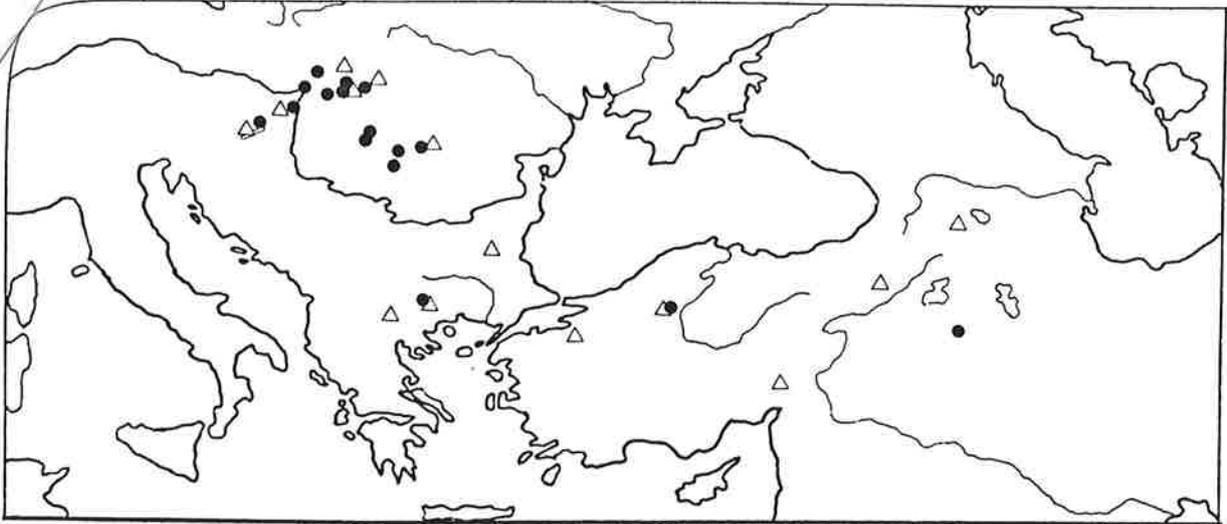


Abb. 2: Verbreitung von zwei Noctuidae-Arten (Lepidoptera); man erkennt einen Zusammenhang zwischen der anatolischen Buschwaldformation und den pannonischen Waldsteppen; Dreiecke: *Brachyonycha syriaca*, schwarze Kreise: *Orthosia schmidtii*.

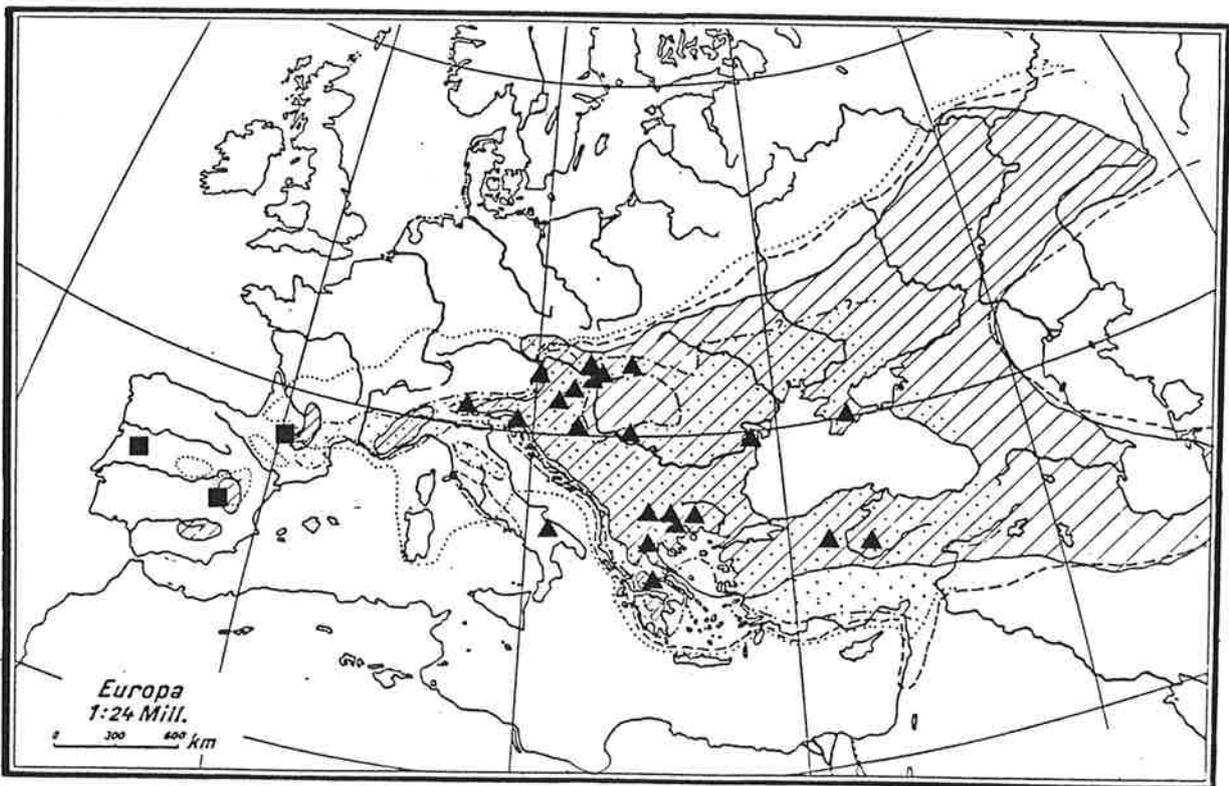


Abb. 3: Die Verbreitung von vier Lepidopteren-Arten des pontomediterranen Faunenkreises, die eine ähnliche nördliche bzw. nordwestliche Grenze ihrer Verbreitung bzw. Exklaven in SW-Europa haben. Zwei von ihnen (*Brenthis hecate*, Nymphalidae: kontinuierliche Arealgrenze, Verbreitung schraffliert; *Thersamonis thersamon*, Lycaenidae Arealgrenze mit unterbrochener Linie, Exklaven: schwarze Quadrate) sind an Trockenrasen, zwei weitere (*Uropus ulmi*, Notodontidae: punktierte Arealgrenze; *Phalera bucephaloides*, Notodontidae: Punkt-Strich-Arealgrenze, Verbreitungsgebiet punktiert) an xerotherme Eichenwälder gebunden. *Thecophora fovea* (Lep.: Noctuidae) hat wahrscheinlich auch eine pontomediterrane, wohl unvollkommen bekannte Verbreitung, sie scheint ziemlich eng an die Flaum-Eiche (*Quercus pubescens*) gebunden zu sein (schwarze Dreiecke).

und (Abb.4), ist sehr groß. Die größte Artenmannigfaltigkeit ist in der collin-submontanen Stufe (Querclon petraeae-cerris) des transdanubischen und nordöstlichen Mittelgebirges zu verzeichnen. Eine Aufzählung dieser Arten würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Eine größere Bedeutung kann man ihnen auch für die Faunenzusammensetzung in den waldsteppenartigen Warmtrockengebieten Mitteleuropas beimessen (z.B. Trockengebiete von Böhmen, Mähren, S- und O-Polen, Mittel- und O-Deutschland), wo aber die anspruchsvolleren Leitarten der Waldsteppe (wie die Mitglieder der vorligen beiden Artengruppen) fehlen.

Die Gruppe jener Arten, die an die Trockenrasen gebunden sind bzw. als "Steppenelemente" gelten, ist vielleicht in noch stärkerem Maße heterogen (vgl. 5.4-5.7). Diese umfaßt einerseits die sich den offenen Formationen anschließenden Arten der arborealen Faunenkreise (z.B. holo- und pontomediterran, kaspisch, turkestanisch, s-sibirisch, vgl. LATTIN 1967), andererseits die Mitglieder jener Faunenkreise, die sich den nicht arborealen (eremialen und xeromontanen; VARGA 1975b, 1977) chorologischen Zentren zuordnen lassen.

4.4 Arten der mediterranen Trockenrasen

Die an die Trockenrasen gebundenen Arten der i.w.S. mediterranen Faunenkreise sind im engen Sinne zwar keine "Steppenarten", kommen aber oft in steppenartigen offenen bzw. waldsteppenartigen Mosaikbiotopen vor. Außerdem dringen sie weit in das Gebiet der SO-europäischen Steppenzone vor, wo sie einerseits mit den, an die offenen Rasenformationen gebundenen Arten des kaspischen Faunenkreises, andererseits aber auch mit den expansiven Vertretern der turano-eremialen Fauna zusammentreffen. Sie gehören eigentlich zu demselben Ausbreitungstyp, wie die Leitarten der Flaumeichenbuschwälder bzw. der xerothermischen Eichenwälder, aber sie konnten sich wesentlich weiter ausbreiten, und sie weisen in gewissen Fällen Reliktstandorte in W- und N-Deutschland (Kaiserstuhl, Rhein-Mosel-Gebiet, Lüneburger Heide) oder sogar auf Nord- und Ostseeinseln (Gotland, Öland) bzw. in S-Skandinavien auf. Als Beispiele jener Arten, die Exklaven im westlichen oder nördlichen Mitteleuropa, meistens auf edaphisch entsprechenden Trockenrasen- oder Felsenrasenstandorten haben, können die folgenden angeführt werden: *Arethusana arethusana*, *Chazara briseis*, *Hipparchia statilinus*, *H. alcyone*, *Euxoa vitta*, *Dichagyris* (*Yigoga*) *forcipula*, *D.(Y.) signifera*, *D.(Y.) nigrescens*, *Hadena irregularis*, *H. magnolii*, *Sideridis evidens*, *Polymixis flavicincta*,

P. xanthomista, *Ammonoconia senex*, *Cucullia xeranthemi*, *C. dracunculi*, *C. tanaceti*, *Gnophos furvatus*, *Synopsisia sociaria*, *Phasiane coarctaria* usw. Sie kommen zusammen mit einigen stenochoren Arten, wie *Pieris* (*Artogeia*) *ergane* (Dolomit-Felsenrasen des zentralen Teiles des transdanubischen Mittelgebirges), *P.(A.) manni* (Bükk-Geb.), *Agrodiaetus admetus* (Kalk- und Dolomit-Trockenrasen, sehr lokal und zerstreut im ganzen Mittelgebirge), *Cupido osiris* (Kalk- und Dolomit-Trockenrasen, sehr lokal im nördlichen Mittelgebirge), *Calophasia platyptera* (Transdanubisches Mittelgebirge), *Polymixis rufocincta* (In einer endemischen Subspezies: *isolata* Ronkay & Uherkovich, im Villányer Inselgebirge), *Cucullia formosa* (Villányer Inselgebirge, Mecsek) - mit wenigen Ausnahmen (wie *H. alcyone*, *A. senex*) - auch im pannonischen Raum vor. Gewisse Arten aus dieser Gruppe sind nicht auf die süd exponierten, xerothermen Abhängen des Mittelgebirges beschränkt, sondern sie kommen auch auf dem kalkreichen Sandgebiet des Kiskünság (Donau-Tisza-Zwischenstromland) vor: *Hyponephele lupina*, *Arctia festiva*, *Hadena silenes*, *H. magnolii*, *H. irregularis*, *Sterrha sericeata* usw. Besonders der Artenbestand der Dolomit-Geröllhänge und jener des kalkreichen Sandgebietes (offene Sand-Trockenrasen) zeigt eine auffallende Ähnlichkeit (auch in floristischer Hinsicht).

4.5 Kaspische und kaspisch-turkestanische Arten

Die Vertreter des kaspischen bzw. kaspisch-turkestanischen Faunenkreises (die sog. "südrussischen Steppenarten" der älteren Literatur, vgl. REBEL 1931) konnten sich in der Regel weniger nach Mitteleuropa ausbreiten. Sie dringen auch auf den Mittelmeer-Halbinseln nicht weit nach Süden bzw. in SO-Europa kaum weiter als in das Karpatenbecken vor. Sie sind aber oft weit nach Osten verbreitet, sie erreichen die Mongolei, die danurischen Steppen bzw. in einzelnen Fällen (*) auch Japan: *Colias chrysothème*, *Melanargia russiae*, *Mamesta aliena**, *Oxytrippia orbiculosa** (Abb.5), *Heliothis ononis*, *Lygephila* (= *Eccrita*) *ludicra*. Einige Arten aus dieser Gruppe gelten im Karpatenbecken vorwiegend als Sandbewohner: *Plebejides sephirus*, *Conisania leineri*, *Cucullia balsamitae*, *Cryphia fraudatricula*, *Oxycesta geographica*, *Athetis furvula*; während andere Arten als gemeinsame Arten der Hang- und Löß-Plakorsteppen zu erwähnen sind: *Ocnogyna parasita*, *Euxoa hastifera*, *E. distinguenda*, *Perigrappa incinctum*, *Chondrosoma fiduciaria*. Gewisse Vertreter dieser Gruppe sind im Karpatenbecken auf das

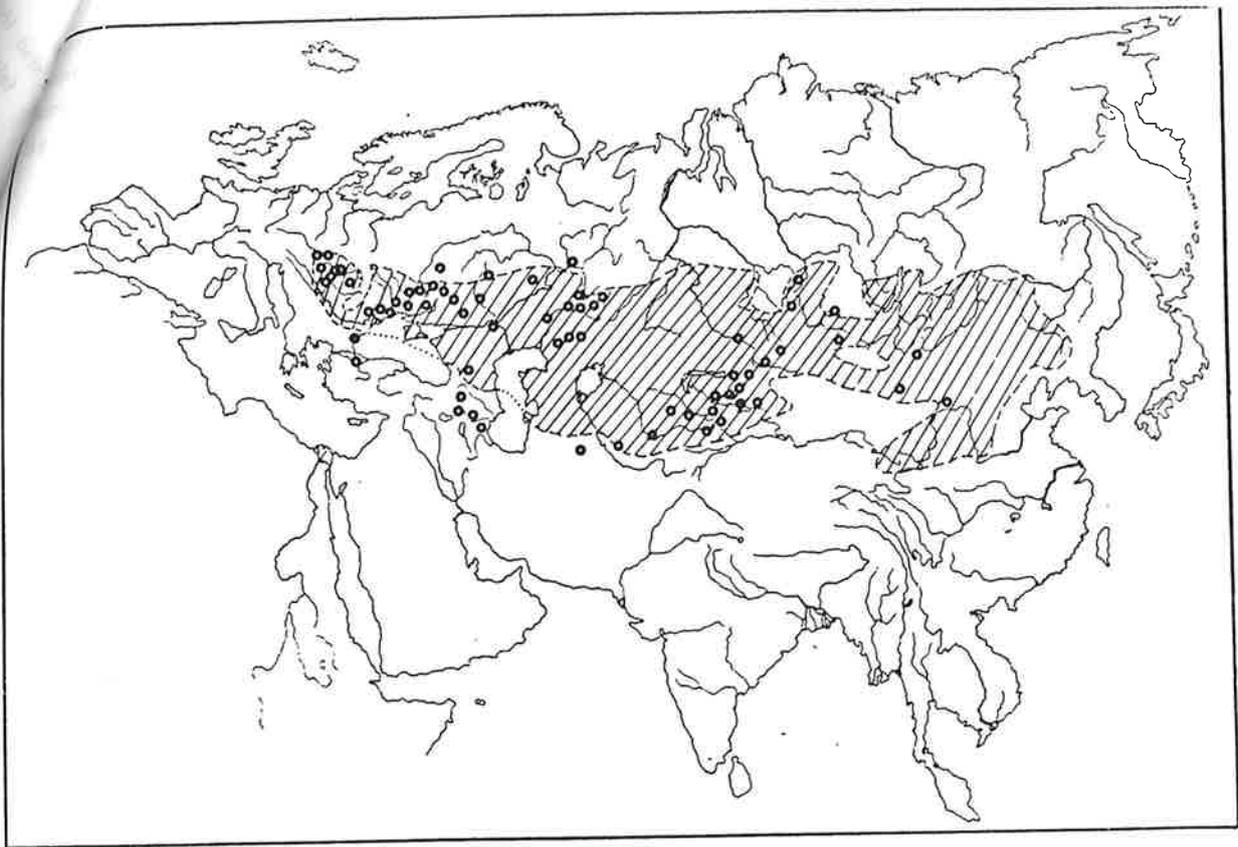


Abb. 4: Zwei charakteristische Steppenarten, deren Verbreitung ziemlich gut mit der Steppenzone zusammenfällt. Sie gelten wahrscheinlich als polyzentrische (kaspisch-südsibirisch), expansive Arten: schwarze Kreise - *Bombus fragrans* (Hymenoptera, Apoidea), schraffliertes Areal - *Mustela eversmanni* (Mammalia, Mustelidae, Steppen-Iltis).

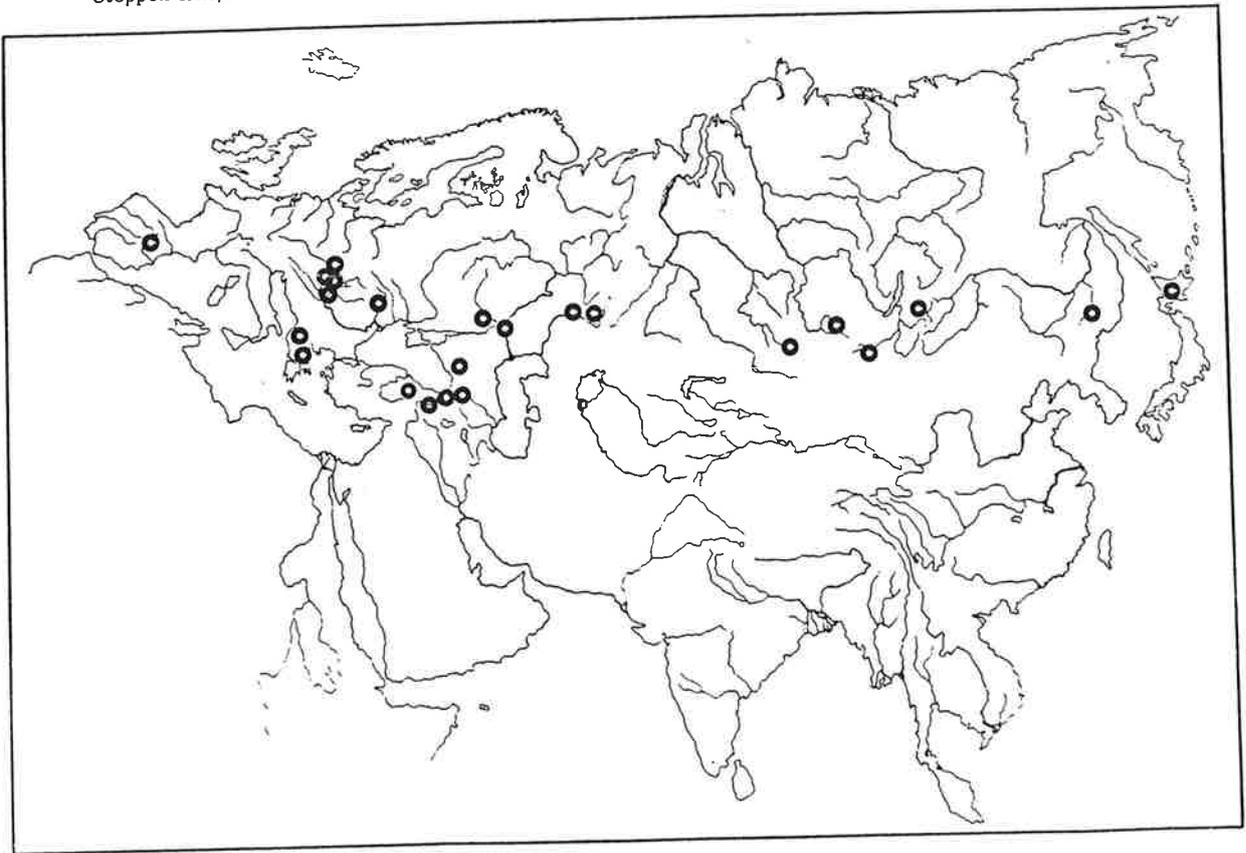


Abb. 5: Verbreitung von *Oxytripia orbiculosa* (Lepidoptera: Noctuidae) einer relikartigen Steppenart, die an kleinwüchsige *Iris*-Arten (*Iris pumila-arenaria*-Gruppe) gebunden ist; Reliktstandorte auch außerhalb der Steppenzone, einige (z.B. im Karpatenbecken) sind erloschen.

"aerossicum" der Geobotaniker, d.h. auf die kontinentalen Steppenstandorte des transsylvanischen Beckens beschränkt, wie *Pseudophilotes bavius*, *Agrotis trifurca*, *Muschampia cribrellum*.

4.6 Eremlale Arten

Die Feststellung, daß sogar die niederschlagsärmsten Teile des pannonschen Beckens keine echt ariden (eremialen) Gebiete sind, wird auch dadurch unterstrichen, daß die Eremlalarten diesem Raum weitgehend fehlen. Nur wenige Arten - meistens als eigene Subspezies oder sogar als futterpflanzen-spezialisierte Neoendemiten - kommen auf edaphischen Spezialstandorten unserer Alkalisteppen ("Szik"-Trockenrasen bzw. Halbwüsten) vor: *Saragossa porosa kenderesiensis*, *Discestra dianthi hungarica*, *Narraga tessularia kasyi*, *Holcophora statices*, *Scrobipalpa semadensis*, *Stenodes obliquana*, *Agdistis intermedia*, *Coleophora peisoniella* usw. Als Hauptausbreitungsperiode der turano-eremialen Elemente können - unseres Erachtens - die kalt-trockenen Spätglazialphasen und nur in begrenztem Maß eine postglaziale Steppenperiode ("Haselzeit", Boreal) vorausgesetzt werden. Mit einer sekundären Ausbreitung auf den Weidegebieten der historischen Periode kann man lediglich bei wenigen Arten rechnen (*Narraga tessularia*, *Discestra dianthi*). Die Leitarten der "Kultursteppe" der Tiefebene sind nämlich keine Eremlalelemente, sondern euryözische, expansive Xerophilarten aus verschiedenen arborealen Faunenkreisen (*Pontia daplidice*, *Heliopsis maritima*, *Protoschinia scutosa*, *Porphyria respersa*, *Agrotis crassa*, *Discestra trifolii* usw.).

4.7 Xeromontanarten

Die folgende, zwar nicht besonders artenreiche, aber faunengeschichtlich sehr bedeutsame Gruppe der Kennarten der Trockenrasen besteht aus den sog. Xeromontanarten (Abb.6-8), d.h. aus jenen Arten, die sich den chorologischen Kerngebieten der ariden-semiariden Hochgebirge zuordnen lassen (VARGA 1975a, b, 1977).

In der westlichen Paläarktis gelten vor allem die sommertrockenen Hochgebirge des Mittelmeerraumes (Atlas-Gebirge: *Dichagyris* (Subg. *Yigoga*) *atlantis*, *Chersotis kacem*, *Ch. rungsi*, *Euxoa mimouna*, *Rhyacia cervantes pseudolatens*, *Rh. boursini*, *Xestia dyris*, *Paramathes picata* usw.; Sierra Nevada bzw. Sierra de Gredos: *Di-*

chagyris renigera funestissima, *Chersotis anatolica*, *Rhyacia cervantes*, *Apamea alpingena*, *A. platinea reisseri*, *Euxoa nevadensis* usw.; Massive von Mittel- und Süd-Grlechenland, z.B. Pindos, Tymphristos, Parnassos, Chelmos usw.: *Euxoa decora macedonica*, *Chersotis hellenica*, *Ch. capnistis* ssp., *Ch. laeta leonhardi* und *achalana*, *Ch. anatolica*, *Ch. elegans*, *Yigoga gracilis aetoliae*, *Hadena clara*, *H. urumovi*, *H. drenovskyi* usw.) bzw. gewisse inneralpine Trockengebiete (in den französischen Alpen: *Heterophysa dumetorum*, *Apamea alpingena*, *Chersotis elegans*, *Ch. alpestris*, *Ch. oreina*, *Yigoga celsicola*, *Hadena clara*; im Wallis bzw. im Oberen Inntal: *Chersotis alpestris*, *Ch. oreina*, *Ch. andereggi*, *Conisania leineri poelli*, *Heliophobus kitti* usw.) als relativ am reichsten an solchen Elementen. Nur wenige Arten dieser Gruppe haben zerstreute Biotope an edaphisch entsprechenden Stellen des mitteleuropäischen Raumes (*Euxoa decora*, *E. birivia*, *Rhyacia latens*, *Heliophobus kitti*, *Apamea platinea*), andere kommen hauptsächlich oberhalb der Waldgrenze vor, bzw. sie "kopieren" in einigen Fällen die arktisch-alpine Disjunktion der Oreotundralarten (*Rhyacia helvetina*, *Ochropleura musiva* bzw. *Standfussiana lucernea*, *Rhyacia grisescens*, *Hadena caesia*, vgl. VARGA 1975b).

Im pannonschen Raum bzw. im angrenzenden Teil des süd-östlichen Mitteleuropas kommen die Xeromontanarten einerseits auf den dealpinen Randgebieten des Beckens ("Thermenlinie": *Euxoa birivia*, *E. decora*, *Ochropleura musiva*, *Polia serratilinea*, z.T. auch in den Kleinen Karpaten und im Kleinen Fatra), andererseits auf den Karstplateaus der inneren Kalkzone der NW-Karpaten (die sog. "Gemerriden": S-slovakisches und n-ungarisches Karstgebiet: *Euxoa birivia*, *E. decora*, *E. recussa*, *Ochropleura musiva*, *Rhyacia latens*, *Rh. grisescens*, *Chersotis fimbriola* ssp., *Apamea platinea* usw.) und auf gewissen Dolomit-Ödlandflächen des Transdanubischen Mittelgebirges (*Chersotis fimbriola*, *Euxoa decora*, *Apamea platinea*, *Gnophos intermedius*, *Phyllometra culminaria*, *Lignoptera fumidaria*), ferner auch in der Kalkzone (vor allem in den reliktreichen Schluchten) der transsylvanischen Karpaten vor (*Rhyacia grisescens*, *Xestia ashworthii*, *Standfussiana lucernea*, *Hadena caesia*, *Panchrysis v-argenteum* usw.).

Mit Blick auf die Xeromontanfauna SO-Europas sollte man noch den sehr engen Zusammenhang zwischen den Gebirgsfaunen der südlichen Balkanhalbinsel und

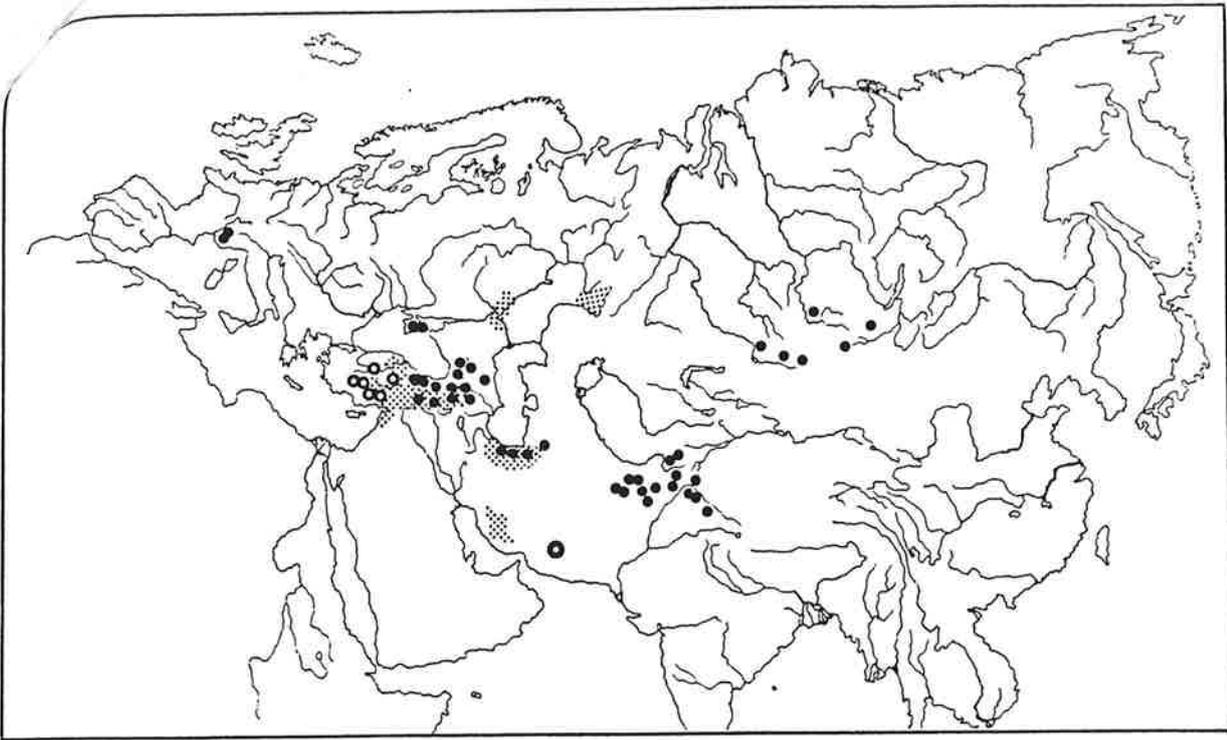


Abb. 6: Die Verbreitung von zwei Arten der Noctuiden-Gattung *Dichagyris* (Lepidoptera), als Beispiel für Xeromontanelemente. *Dichagyris vallesiaca* (schwarze Punkte, nächstverwandte allopatrische Arten: Schwarze Kreise) hat ausschließlich eine xeromontane Verbreitung, mit Reliktorkommen in den SW-Alpen; *Dichagyris squalorum* (punktierte Flächen) ist auch in bestimmten Gebieten der SO-europäischen Steppen verbreitet.

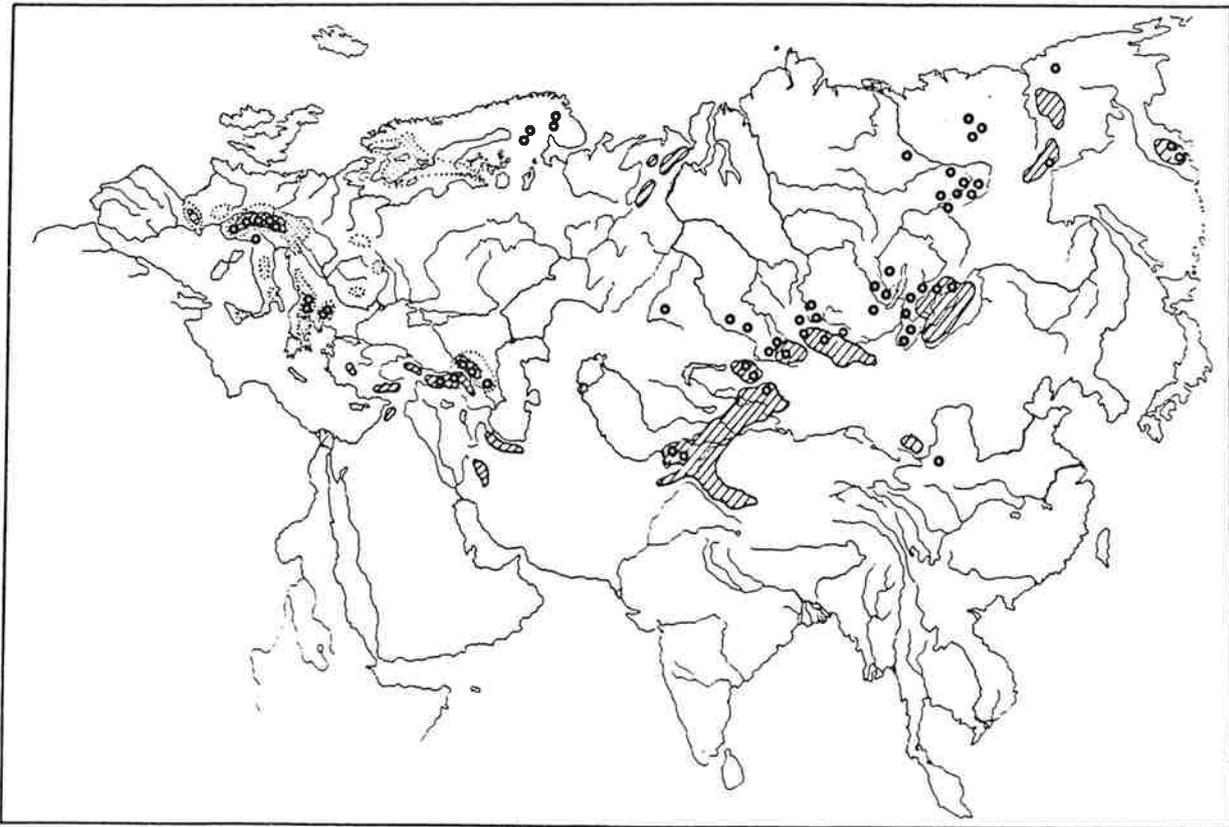


Abb. 7: Verbreitung solcher "Kältesteppearten" xeromontanen Ursprungs, die - an die Verbreitung der arktisch- bzw. boreo-alpinen Arten erinnernd - auch nördliche Tellareale haben. 1, *Aeropedellus variegatus* (variegatus) (Orthoptera: Acridoidea): schwarze Kreise; 2, *Synchloe callidice* (Lep.: Pteridae): schraffierte Flächen; 3, *Rhyacia grisescens* (Lep.: Notuidae): dicht punktierte Flächen.

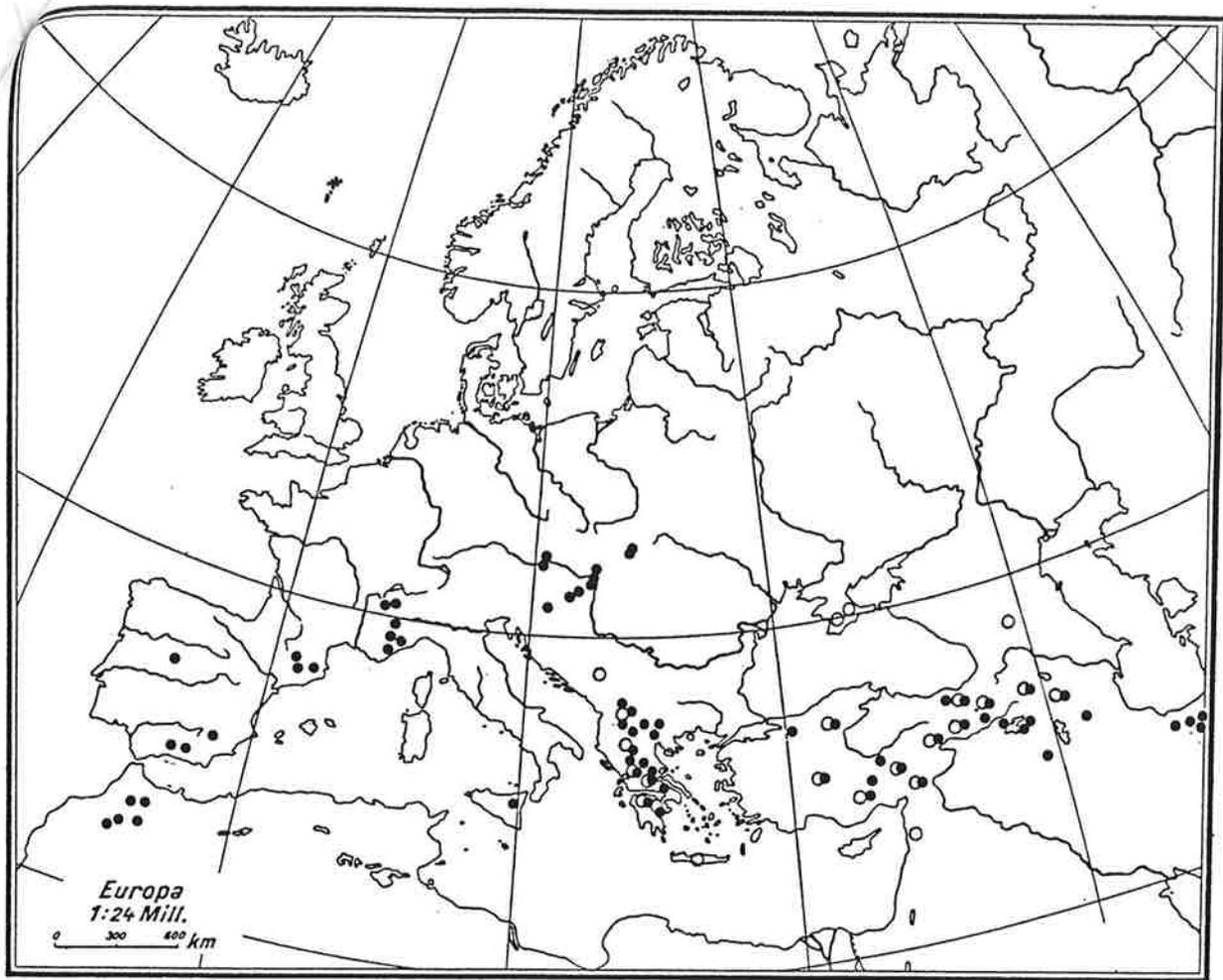


Abb. 8: Verbreitung einer holomediterranen (schwarze Punkte: *Chersotis fimbriola*, Lep.: Noctuidae) bzw. einer pontomediterranen (*Ch. laeta* Rbl., Lep.: Noctuidae) Xeromontanart, an edaphisch waldfreie Trockenrasenstandorte gebunden, im Mittelmeergebiet meistens oberhalb von 1000-1500m. Die beiden nächstverwandten Arten haben eine breite Überlappung der Areale in der südlichen Balkanhalbinsel bzw. in Kleinasien. Beide Arten sind sehr stark in Subspezies zergliedert, fast jede lokale Populationsgruppe ("deme") hat einen Subspezies-Charakter.

Kleinasien hervorheben (*Agriades pyrenaicus dardanus*, *Colias libanotica heldreichii*, *Hipparchia mamurra* bzw. *graeca*, *Pseudochazara geyeri*, *Euxoa hilaris*, *Hadena drenovskyi*, *H. urumovi*, *Yigoga gracilis*, *Chersotis elegans*, *Ch. anatolica*, *Ch. laeta*, *Ch. capnistis* usw.), was zweifellos - In Anbetracht des plattentektonischen Zusammenhanges der südlichen Balkanhalbinsel mit Anatolien - auf das relativ hohe Alter dieser zoogeographischen Gruppe hinweist. Gewisse xeromontane Elemente könnten schon in der präglazialen Gebirgsfauna von Europa vorhanden gewesen sein. Die jüngere, vor allem die postglaziale Vegetationsgeschichte Mitteleuropas muß aber für diese Artengruppe als ziemlich ungünstig gelten. Weil der Bewaldungsprozeß ausgehend von den südlich der Pyrenäen, Alpen und Karpaten liegenden Arborealrefugien ziemlich rasch und synchron vor sich gegangen ist, hat sich für eine jüngere Ausbreitung der Xeromontan-Arten besonders während der Spätglazialphasen

und in den mit dem Präboreal ausklingenden Frühpostglazialphasen am ehesten eine Gelegenheit geboten. Eine Häufung der Relikte aus diesen Phasen sieht man z.B. auf den sog. dealpinen Standorten, wo neben den dealpinen Heliophyten auch xeromontane Lepidopteren vorkommen. Weil eine, den Xeromontan-Arten entsprechende zonale Vegetationsstufe sowohl dem größten Teil der postglazialen Vegetationsgeschichte Mitteleuropas, als auch der rezenten Vegetation weitgehend fehlte bzw. fehlt, sind diese Arten für keine bestimmte Höhenstufe charakteristisch (im Gegensatz zu den alpinen Arten), sondern sie können in beliebiger Höhe vorkommen, wo die mikroklimatischen und edaphischen Faktoren (s.l.) kleinräumig gegen eine Bewaldungssukzession wirken und eine waldfreie Dauergesellschaft konservieren (z.B. Felsenrasen, Schutthalden, Geröllhänge, Dolomit-Ödlandflächen, Lawnenbahnen usw.). So gelten die Xeromontanarten in Mitteleuropa und auch im Karpatenbecken als sog. "dysharmonische" Relikte (sensu UDVARDY 1969), und

... können auch für gewisse Trockenrasentypen des
... nischen Raumes charakteristisch sein.

Eine generische Revision der artenreichen Lepidopteren-Gattungen der Xeromontanfauna überzeugt uns, daß es immer eine größere Anzahl stenochorer Arten gibt, die sich in bestimmten Regionen (Kerngebiete) häufen und welche streng an die xeromontanen Lebensräume gebunden sind. Ihnen lassen sich einige "erfolgreichere" Arten gegenüberstellen, die sich in das Eremial oder sommertrockene Arboreal (Mittelmeergebiet, Steppen- bzw. Waldsteppenzone) ausbreiten konnten. Während die meisten Arten der paläarktischen (bzw. z.T. holarktischen) Noctuiden-Gattungen *Euxoa*, *Dichagyris*, *Chersotis*, *Rhyacia*, *Paraxarnis*, *Protexarnis*, *Eugnorisma* usw. in den W- und zentralasiatischen Hochgebirgen lokalisiert sind, erwiesen sich andere Vertreter dieser Gattungen als Steppen- bzw. Waldsteppenarten. Ähnliche Züge der Artenmannigfaltigkeitsverteilung bzw. Ausbreitungsgeschichte lassen sich auch bei mehreren Satyridae- (*Hipparchia*, *Chazara*, *Pseudochazara*, *Kanetisa*, *Karanasa*, *Paralasa*) und Lycaenidae-Genera (*Agrodiaetus*, *Polyommatus*) feststellen.

Diese Zusammenhänge sprechen zweifellos dafür, daß ein nicht unbedeutender Teil der sog. "Steppenfauna" einen xeromontanen Ursprung hat. Im Laufe der Evolution bzw. der Ausbildung der Artenmannigfaltigkeit xeromontaner Genera konnten sich gewisse, mehr anpassungsfähige und expansive Arten aus ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet in den riesigen Lebensräumen der ariden-semiariden Hochgebirge auf die zonalen Steppen ausbreiten. Dadurch besitzt die sog. "Ösmátra"-Theorie, welche für einen kleineren Raum (Karpatenbecken bzw. Südost-Mitteleuropa) eine relative Ursprünglichkeit der Hangsteppen gegenüber den jüngeren Plakorsteppen postuliert, einen wesentlich tieferen phylogenetischen Hintergrund und auch eine weiter gefaßte biogeographische Gültigkeit.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Einführend werden die Begriffe Klimax bzw. klimazonale Gesellschaft in ihrem logischen Inhalt (konkretes Endstadium einer Sukzessionsreihe als zöologische Einheit vs. "Idealfall" der Vegetationsentwicklung für eine naturräumliche, d.h. biogeographische Einheit) konsequent unterschieden.

2. Die Waldsteppe des pannonischen Raumes wird hier - aus biogeographischer Sicht - als eine Art der Mosaiklandschaft aufgefaßt, in der eine Heterogenität der Klimax-Stadien herrscht.

3. Neben dem typischen Waldsteppensaum gibt es auch eine Reihe der Saumgesellschaften vom Hochstaudensaumcharakter, in welchen hochwüchsige Doldepflanzen eine bedeutende Rolle spielen. Sogar in der montanen-subkarpatischen Stufe einiger Karstplateaus des nordöstlichen Mittelgebirges (Bükk-Gebirge, N-ungarisches Karst) befinden sich am Rande der Karstdolinen Waldsteppen-Saumgesellschaften von kühlkontinentalem Charakter.

4. Der Waldsteppencharakter - mit einer ausgesprochenen Mischfauna von unterschiedlichen Anteilen der verschiedenen Faunenkreise - zieht sich durch die ganze jungpleistozäne-holozäne Vegetations- und Faunengeschichte des pannonischen Raumes hindurch.

5. Die zoogeographischen Elemente der Waldsteppen bzw. Trockenrasen des pannonischen Raumes weisen auch im rezenten Stadium einen hohen Grad chorologische Heterogenität auf. So scheint uns eher eine "Mehrphasentheorie" der Steppenelemente des pannonischen Raumes annehmbar zu sein.

6. Eine vergleichende chorologisch-phylogenetische Analyse mehrerer artenreicher Lepidopteren-Genera der ariden-semiariden Hochgebirge der Paläarktis beweist das hohe Alter der sog. Xeromontanelemente, deren expansive Vertreter sich auch in den Steppen- bzw. Waldsteppenlebensräumen auszubreiten vermochten. Diese Tatsache bietet die Möglichkeit zur Verallgemeinerung der sog. "Ösmátra"-Theorie hinsichtlich zeitlicher und räumlicher Dimensionen.

Dank

Der Verfasser ist den Professoren A. Borhidi, G. Fekete, P. Jakucs, L. Kádár, C. Naumann, T. Simon und B. Zólyomi für wertvolle Anregungen bzw. Konsultationen sehr dankbar. Ein besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. G. Wendelberger, weil er mich durch eine freundliche Vortragseinladung und durch eine Diskussion der früheren Version dieser Arbeit in besonderer Weise angeregt hat. Die Arbeit wurde in dieser überarbeiteten Form in Düsseldorf im Rahmen eines Geobotanischen Kolloquiums präsentiert. Für die Einladung hierzu bedanke ich mich bei Herrn Professor Dr. Rüdiger Wittig besonders herzlich.

LITERATUR

- BOROS, A. (1926), Rezension SOO: Die Entstehung der ungarischen Puszta. Föld és Ember 6, 226-227.
BOROS, A. (1958): Die Herkunft der Flora der ungarischen Puszta. Földr. Ert. 7, 33-52.

- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie - Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl., 865 S., Wien-New York.
- DOMIN, K. (1931): Problém madarské pusty Alföldu. Veda Prír. 184.
- DUDICH, E. (1957): Allatföldrajz (Zoogeographie, ung.). 374 S., Tankönyvkiadó, Budapest.
- ELLENBERG, H. (1973): Ziel und Stand der Ökosystemforschung. In ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ökosystemforschung, 1-31, Heidelberg-New York.
- FRANZ, H. (1936): Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna. Zoogeographica 3, 159-320.
- FRANZ, H. (1939): Steppenrelikte in SO-Mitteleuropa und ihre Geschichte. Verh. 7. internat. Kongr. Ent. Berlin 1938, 102-117.
- HIR, J. (1982): Angaben zur quartären Morpho- und Karstgenetik des Berges Odorvár und seiner Umgebung. Földr. Ert. 31, 21-40.
- HORVAT, I. (1959): Die Pflanzenwelt Südosteuropas als Ausdruck der erd- und vegetationsgeschichtlichen Vorgänge. Acta Soc. Bot. Polon. 3, 381-408.
- HORVAT, I. (1962): Die Vegetation Südosteuropas in klimatischem und bodenkundlichem Zusammenhang. Mitt. österr. geogr. Ges. 104, 136-160.
- HORVAT, I., GLAVAC, V. & H. ELLENBERG (1974): Vegetation Südosteuropas. 768 S., Fischer, Stuttgart.
- HÜBL, E. (1975): Die pflanzengeographische Stellung des pannonischen Raumes in Beziehung zu kontinentalen und mediterranen Klimateinflüssen. Verh. Ges. Ökologie, 167-171.
- HÜBL, E. (1979): Zur Pflanzengeographie des pannonischen Raumes. Burgenländische Heimatblätter 41, 1-14.
- JAKUCS, P. (1969): Die Sproßkolonien und ihre Bedeutung in der dynamischen Vegetationsentwicklung (Polykormonsukzession). Acta Bot. Croatica 28, 161-170.
- JAKUCS, P. (1972): Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. 228 S., Akadémiai Kiadó, Budapest.
- JAKUCS, P. & A. JURKO (1967): Querco-Carpinetum waldsteinletosum, eine neue Subassoziation aus dem slowakischen und ungarischen Karstgebiet. Biológia (Bratislava) 22, 321-335.
- JANOSSY, D. (1960): Nacheiszeitliche Wandlungen der Kleinsäugetierfauna Ungarns. Zool. Anzeiger 167(314), 133-136.
- JANOSSY, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugetierfauna Europas im Pleistozän. Zschr. Säugetierkde. 26, 1-11.
- JANOSSY, D. (1979): Die Gliederung des ungarischen Pleistozäns aufgrund der Vertebratenfaunen (ung.). 195 S., Akadémiai Kiadó, Budapest.
- KADAR, L. (1965): Biogeographie (ung.). 471 S., Tankönyvkiadó, Budapest.
- KADAR, L. (1975): Landscapes, zones and their regional energy. Acta geogr. debr. 13, 35-80.
- KASZAB, Z. (1961): Über die zoogeographischen Beziehungen der Karpaten und ihrer Becken (ung.). Folia ent. hung. 14, 251-264.
- KERNER, A. (1863): Pflanzenleben der Donauländer. 238 S., Wien.
- KONDRACKI, J. (1966): Das Problem der Taxonomie der naturräumlichen Einheiten. Wiss. Veröff. dtsh. Inst. Länderkunde (1966), 15-21, Leipzig.
- KORDOS, L. (1977a): A sketch of the biostratigraphie of the Hungarian Holocene. Földr. Közl. 25, 144-160.
- KORDOS, L. (1977b): Holocene Vertebrate studies in Hungarian caves. Proc. 7th Int. speleol. Congr. Sheffield, 272-275.
- KOVACS, L. (1953): Lepidoptera. In SZEKÁSSY, V. (Hrsg.): Die Lebewelt von Bátorliget (ung.), 326-380. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- KRETZOI, M. (1953): Quaternary geology and the vertebrate fauna. Acta geol. (Acad. Sci.) hung. 2, 67-76.
- KRETZOI, M. (1969): Skizze der terrestrischen Biostratigraphie des ungarischen Pliozän und Quartär. Földr. Közl. 16(92).
- KRETZOI, M. (1977): Ecological conditions of the "loess" period in Hungary as revealed by the vertebrate fauna, Földr. Közl. 25(101), 75-93.
- LATTIN, G., de (1967): Grundriß der Zoogeographie. 602 S., Fischer, Jena-Stuttgart.
- MOCZAR, L. (1948): Die Seehöhe und die ökologischen Gesichtspunkte in der Bezeichnung zoogeographischer Gebietseinheiten. Fragm. faun. hung. 11, 85-89.
- MOCZAR, L. (1953): Hymenoptera. In SZEKÉSSY, V. (Hrsg.): Die Lebewelt von Bátorliget, (ung.). 286-316, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- PECSI, M. & S. SOMOGYI (1967): The physico-geographical regions and geomorphological districts of Hungary. Földr. Közl. 15, 285-302.
- PECSI, M., SOMOGYI, S. & P. JAKUCS (1971): Landscape units and their types in Hungary. Hung. geol. Stud. IGU Europ. region. Conf. Budapest, 11-64.
- PENZES, A. (1958): Survival of stoloniferous plant colonies (polycorms) of a relict character. Biológia (Bratislava) 13, 253-264.
- PENZES, A. (1960): Über Morphologie, Dynamik und zöologische Rolle der sproßkolonienbildenden Pflanzen (Polycormone). Fragm. flor. geobot. 6, 501-515.
- REBEL, H. (1931): Zur Frage der europäischen Faunenelemente. Ann. naturhist. Mus. Wien 46, 49-55.
- RONKAY, L. & Z. VARGA (1984a): Neue Arten und Unterarten aus der Gattung Ammonoia Lederer 1857. Acta zool. hung. 30, 481-491.
- RONKAY, L. & Z. VARGA (1984b): Neue Noctuiden aus Armenien bzw. aus dem Kaukasus-Raum, Zschr. Arbeitstg. österr. Ent. 36, 86-94.
- RONKAY, L. & Z. VARGA (1986): New taxonomic and zoogeographic data for some groups of Palearctic Cucullinae, Folia ent. hung. 47, 149-161.
- SOO, R. (1926): Die Entstehung der ungarischen Puszta. Ungarische Jahrbücher 6, 258-276.
- SOO, R. (1929): Die Vegetation und die Entstehung der ungarischen Puszta. J. Ecol. 17, 329-350.
- SOO, R. (1940): Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Nova Acta Leopoldina 9(56), 1-49.
- SOO, R. (1947): Die Waldgesellschaften des Mittleren Steienbürgens und ihre Charakterarten (ung.). Erd. Kisl. Sopron 47, 1-58.

...): Die Pflanzenwelt von Bátorliget. In
 ... (Hrsg.): Die Lebewelt von Bátorliget
 ... Akadémiai Kiadó, Budapest.

... (1959): Streitfragen über die Entstehung der
 ... des Alföld und ihre heutige Beurteilung.
 Ert. 8, 1-26.

... R. (1964-80): Synopsis systematico-geobotanica
 ... vegetations Hungariae (ung.) Bd. I-VI. Bd. I
 (1964); Bd. II (1966), Bd. III (1968); Bd. IV (1970); Bd.
 V (1973); Bd. VI (1980). Akadémiai Kiadó, Budapest.

SOOS, L. (1943): The Mollusc fauna of the Carpathian
 Basin (ung.). 478 S., Budapest.

SOOS, L. (1958): Die Mollusca-Fauna des Moorgebietes
 von Bátorliget und die Frage der Vergangenheit
 des Alföld. Allatt. Köz. 25, 103.

STEFANOVITS, P. (1975): Talajtan (Bodenkunde, ung.).
 375 S., Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

SZENT-IVANYI, J. (1937): Sketch of the zoogeographi-
 cal division of the Carpathian Basin. Ann. Mus.
 nat. hung. 31, 129-136.

SZENT-IVANYI, J. (1938): Die zoogeographischen
 Elemente der Lepidopterenfauna des historischen
 Ungarns. Folia ent. hung.

TELEKI, P. (1936): Die geographischen Grundlagen
 des ökonomischen Lebens (ung.), 311 S., Budapest.

UDVARDY, M.D.F. (1969): Dynamic Zoogeography.
 XVIII + 445 S., Van Nostrand, New York.

VAGVÖLGYI, J. (1953): Die Mollusca-Fauna von Bā-
 torliget. In SZEKESY, V. (Hrsg.): Die Lebewelt von
 Bátorliget (ung.), 416-429, Akadémiai Kiadó, Budapest.

VARGA, Z. (1963-64): Zoogeographische Analyse der
 Makrolepidopterenfauna Ungarns I-II. Acta biol. debr.
 2-3, 141-154 u. 147-167.

VARGA, Z. (1975a): Geographische Isolation und
 Subspeziation bei den Hochgebirgs-Lepidopteren der
 Balkanhalbinsel. Acta ent. jugoslav. 11, 5-39.

VARGA, Z. (1975b): Zoogeographische Gliederung der
 palaearktischen Orealfauna. Verhandl. 6. Int. Symp.
 Entomofauna. Mitteleur. Lunz a.S., 263-284, Junk, The
 Hague.

VARGA, Z. (1977): Das Prinzip der areal-analytischen
 Methode in der Zoogeographie usw. Acta biol. debr.
 14, 223-285.

VARGA, Z. (1982): Historische und rezente Dynamik
 der palaearktischen Faunenkreise. D. Sc. Diss. Theses,
 22 S., Budapest.

VARGA, Z. (1984): Boreomontaanien ja arkoalpiinien
 disjunktioiden synty - eläinmaantieteellinen ja evolu-
 tiivinen ongelmaväyhti (finn.: die boreomontanen und
 arkoalpinen Arealdisjunktionen, ihre zoogeographische
 und evolutive Bedeutung). Baptria 9, 53-60.

WALTER, H. (1954): Die Grundlagen der Pflanzenver-
 breitung: Arealkunde. 244 S., Ulmer, Stuttgart.

WALTER, H. & H. STRAKA (1970): Einführung in
 die Phytologie III/2 Arealkunde. 478 S., Ulmer,
 Stuttgart.

WENDELBERGER, G. (1948): Die Entstehung der
 ungarischen Puszta. Wetter und Leben 1, 61-86.

WENDELBERGER, G. (1954): Steppen, Trockenrasen
 und Wälder des pannonischen Raumes. Festschr.
 Alchinger 1, 574-634.

WENDELBERGER, G. (1955): Zur Frage der Waldlo-
 sigkeit der ungarischen Puszta. Burgenländ. Heimatbl.
 14, 492-494.

WENDELBERGER, G. (1959): Die Waldsteppen des
 pannonischen Raumes. Veröff. Geobot. Inst. Rübél 35,
 77-113.

WENDELBERGER, G. (1973): Zum Problem der
 pannonischen Waldsteppen. Acta bot. (Acad. Sci.)
 hung. 19, 403-404.

WHITTAKER, R.H. (1953): A consideration of climax
 theory. Ecol. Monogr. 23, 41-78.

WHITTAKER, R.H. (1974): Climax concepts and
 recognition. In: R. KNAPP (ed.): Vegetation dynamics,
 137-154, Junk, The Hague.

ZOLYOMI, B. (1949): Die Mitteldonau-Florenscheide
 und das Dolomitphänomen. Bot. Köz. 39, 209-224.

ZOLYOMI, B. (1953): Die Entwicklungsgeschichte der
 Vegetation Ungarns seit dem letzten Interglazial.
 Acta biol. Acad. scient. hung. 4, 367-413.

ZOLYOMI, B. (1957): Der Tatarenahorn-Eichen-Löß-
 wald der zonalen Waldsteppe. Acta bot. hung. 3, 401-
 424.

ZOLYOMI, B. (1958): Die natürliche Vegetation von
 Budapest und Umgebung., In: Budapest természeti
 képe (ung.: das Naturbild von Budapest), 508-642,
 Budapest.

ZOLYOMI, B. (1964): Pannonische Vegetationsproble-
 me. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 103-104, 144-151.

ZOLYOMI, B. (ed.) (1967): Gulde der Exkursionen des
 Internationalen Geobotanischen Symposiums, Eger-
 Vácrtót, 88 S.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Zoltán S. Varga
 Lehrst. f. Zoologie und Evolution
 L. Kossuth-Universität
 H-4010 Debrecen, Ungarn