

A Kárpát-medence állatföldrajzi tagolódása

VARGA ZOLTÁN

ABSTRACT: (*Zoogeographical subdivision of the Carpathian basin.*) – The Carpathian basin is a nearly perfect biogeographical unit, surrounded by high mountains which act as filters and barriers of faunal dynamics. As a consequence of different intensity of effects on mobile vs. stationary animal groups, the zoogeographical subdivision of this region was differently outlined by the specialists, depending on the focal group of their surveys. The zoogeographical subdivision of the Carpathian basin, given by L. Soós had, however, a different character than most of these surveys, since he could also consider the faunal historic aspect of the regionalisation. The fossil evidence has shown that a considerable amount of species was present in the Carpathian basin since the Upper Miocene („ancient runk of the fauna”), e.g. the relicts of the ancient Pannonian inland sea/lake. The survival of numerous forest endemisms strongly supports the forest refuge character of several parts of Carpathians in the Upper Pleistocene; a fact which was repeatedly demonstrated by the recent palaeobotanical and molecular phylogeographic surveys, as well. As a consequence of the archipelago character of the Carpathians, the level of endemism is here, as Soós formulated, „similarly high as it can only characterise the insular faunas”.

1. A Kárpát-medence életföldrajzi helyzete – történeti áttekintés

„A Kárpát-medence a szárazföld belsejében szokatlanul tökéletes, kerek földrajzi egységet jelent” – e szavakkal kezdi SOÓS Lajos (1943) monografikus könyvének „A Kárpát-medence Mollusca-faunájának általános képe” c. fejezetét. Életföldrajzi képét az határozza meg, hogy szinte minden oldalról hegyvidékek veszik körül, amelyek az errefelé irányuló faunamozgásokat korlátozzák és megszűrik, ám izoláló hatásuk révén azt is lehetővé teszik, hogy az itt megtelepedő élőlények és együtteseik a továbbiakban a maguk önálló evolúciós útját járják. Ezért az állatföldrajzi területi beosztások a Kárpát-medencét és a vele nagyrészt azonosítható történelmi Magyarországot (vö. SOÓS 1943: 444) szükségképp önálló egységként kezelik, ellentétben Magyarország jelenlegi területével. E tekintetben DUDICH (1953: 188) BULLA és MENDÖL (1947 ill. 1999) felfogásához csatlakozik, akik megállapítják: „Az Európa szívében helyet foglaló Kárpát-medence földrajzi egységessége... nem a földrajztudomány műhelyében mesterségesen kikristályosított elmélet..., hanem a természet erőinek nagyszerű harcából megszületett, mindenki által érzékelhető, szemmel látható tény.” A hazai szakirodalom, DUDICH (1953) alapján – az Euro-Turáni faunavidék részeként – *Középdunai faunakerület*ről ír, míg az újabb európai szakirodalom és az Európai Unió élőhelyvédelmi irányelve is (Habitat Directive, Council of Europe, 1997) a Kárpátok gyűrűjével körülvett medence belső területeit, a Pannon térséget tekintik önálló életföldrajzi egységnek.

A Kárpát-medence és ezen belül Magyarország területe, körülvéve a Kárpátok számos magassági övezetre tagolódó magashegységi ívével, a közép-európai lombdó-övezet és a kontinentális erdőssztyepp övezet határán fekszik, jelentős (szub-) mediterrán és – elsősorban nyugaton – atlanti hatásokkal. Mindenképp leegyszerűsítés volna azonban itt csupán övezetek, zónák találkozásáról és hatásaik átfedéséről beszélni. Tájföldrajzi tanulmányok bizonyítják, hogy a Kárpát-medencére az jellemző, hogy itt megtörik az egyveretű kelet-európai régiókra jellemző nagyléptékű, zavartalan övezetesség, és azt az egyedi sajátosságú tájak változatossága

váltja fel (TELEKI 1936; KÁDÁR 1965, 1975; KONDRACKI 1966). Természeti sajátosságait, élőviláguk sokféleségét a klimatikus és a hidrográfiai-talajtani sajátságokat egyaránt tükröző életközösségeik egymáshoz illeszkedése, térbeli és működésbeli összerendeződésük sajátosságai határozzák meg.

Nem meglepő tehát, hogy a különböző állatcsoportok kutatói vállvetve törekedtek a Kárpát-medence minél pontosabb állatföldrajzi beosztásának megalkotására, többnyire szem előtt tartva DUDICH (1953) alábbi intelmét: „Minden magasabbrendű csoportra, a rendektől felfelé, külön-külön kell kidolgozni... az állatföldrajzi felosztást. Tudományos szempontból nem jelent kárt, hogy minden csoportra külön-külön felosztást kell készíteni, mert a rideg tényeknek ez felel meg.” Ennek szellemében született meg SOÓS Lajos (1934) felosztása a puhatestűekre, KOLOSVÁRY Gáboré (1936) a pókokra, KASZAB Zoltáné (1938) a gyászbogarakra, SZENT-IVÁNYI József é (1938) a lepkékre, végezetül MÓCZÁR László é (1939, 1943) a redősszárnyú darazsakra és a méhfélékre alapozva. Ehhez a sorhoz csatlakozott e sorok írójának korai munkája is (VARGA 1964), melyben az előbbiekhöz képest nagyobb hangsúlyt kapott a növényföldrajzi szempontokkal való egyeztetés. A legtöbb felosztás egységesen az adott csoport jelenlegi elterjedési képei alapján elkülönített ún. faunaelemekre, illetve az ilyen alapon megállapított jelenlegi faunaképre (alapfauna vs. színezőelemek) vonatkozik.

Voltak azonban ezeknek a munkákban az adott csoport sajátosságait tükröző egyéni vonások is. SOÓS Lajos (1934, 1943) bőségesen élt azzal a faunatorténeti rekonstrukciós lehetőséggel, amelyet már ekkor biztosított számára a Kárpát-medence fosszilis puhatestűinek kutatottsága. Számos fajnak a f. Miocénig (a Szarmatáig) való vissza-nyomozhatósága a „faunánk ősi törzsét” képviselő fajcsoport felállítására, és az alábbi megállapításra ihlette: „Annyi bizonyos, hogy Mollusca-faunánk képe már a jégkor előtt kialakult, s azon a jégkor csak aprólékos változtatásokat végzett egyes fajok kigyomlálásával”, jóllehet ennek a mondatnak a szófűzése még a régi monoglacialis szemléletre utal. A Kárpátok endemizmusokban való gazdagságára pedig az egyetlen plauzibilis magyarázatként a Kárpátok (ill. ezt megelőzően a Tisia-tömb) szigetfauna jellegét találta meg. A fossziliákkal nem nyomonkövethető csoportokban pedig vagy az edafikus és klimatikus adottságok (KASZAB 1938; MÓCZÁR 1939, 1943), vagy pedig a vegetációs és vegetációtörténeti viszonyok (SZENT-IVÁNYI 1938; VARGA 1964) fokozott figyelembe vétele nyilvánult meg.

Valamennyi munka azonban abból az elemi tényből indul ki, hogy bármely terület faunája különböző elterjedésű és eredetű állatfajok együttese. Az állatföldrajzi szempontból hasonlóan minősülő fajok csoportjait *faunatípus*nak (*faunakör*nek), a csoportok egyes tagjait pedig *faunaelemek*nek nevezzük. Megkülönböztetésük és jellemzésük alapja a fenti munkákban (sőt a növényföldrajzi elemzésekben még ma is!) a jelenlegi elterjedési terület alakja és kiterjedése volt, jóllehet a nagy lepidopterológus H. REBEL (1931) már évtizedekkel korábban meglátta, hogy az európai fauna lényegében egy autochton (*holothermikus*) és egy hidegtűrő, kontinentális (*holopsychrikus*) komponensre tagolódik. Ugyanez a kettősség tükröződik G. DE LATTIN (1967) nagyívű munkájában, aki összehasonlító chorológiai módszerrel, a szűk elterjedésű, ill. kiterjedt áreaformák egymásba látszólag folyamatosan átmenő, szinte végtelen sokféleségét véges számú, közös gócterülethez hozzárendelhető faunatípusra (faunakör, *Faunenkreis*) vezeti vissza. Ezért ma a közös földrajzi gócterülettel jellemezhető fajok összességét tekintjük egy *faunatípus*hoz tartozónak. Az adott faunatípust képviselő egyes taxonokat: fajokat, esetenként az önálló elterjedésű alfajokat nevezzük *faunaelemek*nek. A gócterületek meghatározása az ún. *areografikus* (elterjedés-elemző) módszerrel történik, több lépésben. Először az adott gócterület leginkább jellemző, szűk elterjedésű (*stenochor*, *endemikus*) fajok révén, majd a megszakított (*diszjunkt*) elterjedésű, több alfajra tagolódó (*politipikus*) fajok alfajainak gócterületei alapján, végül fajgazdag törzsfajlódási egységek (nemzetségek, alnemzetségek) faj-sokféleségi gócai alapján; mindezen gócterületek többszörös egyezésének

bizonyító erejére alapozva (DE LATTIN 1967; MÜLLER 1977, 1981; VARGA 1977, 2003). Ezért a faunatípusok sokfélesége az adott terület faunájának történeti kialakulásáról, evolúciójáról értékes információkat szolgáltat, olyan esetekben is, ahol fossziliák híján a genetikai markerek mutatják meg az evolúciós változások tér-időbeliségét (pl. HEWITT 1999, 2000, 2004; TABERLET *et al.* 1998; SCHMITT 2007).

Faunatípusok és faunaelemek a Kárpát-medencében

A Kárpát-medence életföldrajzi képének fontos vonása a faunaelemek sokfélesége, a különböző földrajzi eredetű fajok összetorlódása. Ebből a szempontból a széles elterjedésű, Eurázsia nagy részén elterjedt fajok kevésbé jellemző értékűek, bár kétségtelen, hogy adott terület fajkészletének jelentős hányadát teszik ki. Többségük széles tűrőképességű, szinte csak az Alföld erdőtlenné vált kultúrtájai vagy a Kárpátok alpin-szubnivális övezetei jelenthetnek számukra idegen életközeget. Nagy számban fordulnak elő viszont az ember által mérsékelt befolyásolt élőhelyeken, így pl. az üde lombdőkben, kaszálóréteken, hagyományos művelésű területeken. Bár az ilyen fajok gyakran még ma is nagy elterjedésűek, vannak közöttük olyanok, amelyek, főleg a nagy térigényűek, emberi hatásra erősen visszaszorultak (pl. daru, tűzok, hód, európai bölény), elterjedésük szakadozottá vált; óriási területekről kipusztultak vagy kipusztulástól veszélyeztetettekké váltak. Ez jellemző a csúcsragadozókra is (hiúz, farkas, barna medve), amelyeket korábban drasztikus eszközökkel irtottak, újabban viszont, mindenekelőtt Közép-Európa több országában, igyekeznek a meglévő állományt gyarapítani ill. a kipusztultakat visszatelepíteni.

Mint ezt az alábbi táblázatos áttekintésekből láthatjuk, minden állatcsoportban vannak olyan domináns faunatípusok, amelyek együttesen a teljes fajkészlet 50-80 %-át teszik ki. Ezek általában nagy areájú palaearktikus vagy holarktikus fajok, amelyek elterjedése az európai vagy eurázsiai mérsékelt klímaövezet nagyrésztét lefedi. Elterjedésük a mai általános éghajlati övezetességet tükrözi, bár egyik részük elterjedésének északi határa inkább a nyári izotermákat követi (a tenyészidőszak hőösszegére igényes fajok), míg másik részük elterjedési határvonala inkább a téli izotermák szerint alakul (fagyérzékeny atlantikus és atlanto-mediterrán, illetve éppen ellenkezőleg, a hideg, havas telet igénylő kontinentális, „szibériai” fajok). Az ilyen, nagy areájú fajok aránya természetesen a nagyobb mozgékonyabb állatcsoportokban a jelentősebb (pl. madarak, szitakötők, lepkék), de a kevésbé mozgékony, inkább élőhelyükhöz kötött állatcsoportok (csigák, százlábúak, ikerszelvényesek, futóbogarak stb.) esetében is meghaladja a fajkészlet felét. Ezeknek a faunaelemeknek az összességét szokás "*alapfaunának*" nevezni, hiszen ők határozzák meg a fauna általános jellegét, pl. azt, hogy mediterrán, középeurópai-lomberdei vagy boreális-tajga jellegű faunáról van-e szó.

A faunaelemek másik jelentős csoportjára viszont az jellemző, hogy korlátozott elterjedésűek, és areájuk az adott régió valamelyik szűkebb területegységéhez kapcsolódik. Bár nincsenek jelentős fajszámmal képviselve, arányuk néhány %-tól legfeljebb 10-15%-ig terjed, jelenlétük mégis sajátos *színezetet* ad a faunának; mutathatja pl. egy közép-európai területen az atlantikus, a mediterrán, a sztyeppeit stb., tehát nem a klímazonális alaphelyzetből adódó hatásokat. Őket nevezzük összefoglalóan állatföldrajzi *színezőelemeknek*. Sokszor a környező területek kevésbé terjedőképes fajai, így pl. a Kárpát-medencében az *alpi*, a *kárpáti*, *balkáni* stb. fajok ilyen színezőelemek, másszor távolabbi eredetű (pl. *turáni-ürömpusztai*) fajok ideszakadt maradvány-populációiról van szó. Jelenlétük nem az általános klímazonális viszonyokat tükrözi, hanem sokkal inkább az adott élőhelyen, helyileg, szűkebb léptékben ható tényezőkkel hozható összefüggésbe.

Különösen a változatos domborzatú, mikroklímájú és növényzetű területeken fordulhat elő együtt sokféle színezőelem. A Magyar Középhegység alacsonyabb hegyvidékeire jellemző, hogy jelentőssé válik az égtáj szerinti kitérttség és az alapkőzet hatása. Ez teszi lehetővé, hogy egy-egy klímaváltozást a fajok jórésze csekély elterjedésváltozással, az adott régió belüli élőhelyváltással vészeljen át. Így pl. az a hidegtűrő csiga-együttes, amely az Aggteleki-karszton az utolsó eljegesedési fázis (Würm) hideg éghajlata alatt a Nagyoldal sziklás tetőjén élt, ma a tőle légvonalban mintegy 2 km-re, É-ra fekvő hideg szurdokvölgy alján található meg, szinte változatlan faji összetételben. Számos melegigényes faj a hideg éghajlatú szakaszokat a déli kitérttségű lejtőkön vészelte át, és innen terjedhetett szét az eljegesedések utáni felmelegedések (interglaciálisok, interstadiálisok) során. Ezért a Kárpát-medence élővilágának a kialakulásában nemcsak a hosszú távú, nagy léptékű benépesedési folyamatok a lényegesek, hanem a finomabb léptékű helyi hatások is. Ezt bizonyítják azok a korábbi adatok, amelyek a negyedidőszak több fázisában látszólag ellentétes igényű, erdőlakó és nyílt területekhez ragaszkodó emlősfajok jelenlétét igazolták, eltérő arányokban a medence különböző tájain (KRETZOI 1969, 1977; JÁNOSSY 1961; KORDOS 1977; KROLOPP & SÜMEGI 1998; SÜMEGI & KROLOPP 2000), és azok a modern molekuláris vizsgálatok is, amelyek hidegtűrő kételtű-, hulló- és emlősfajok Würm-refugiumaként és posztglaciális terjedési gócterületeként jelölték meg a Kárpát-medencét (BABIK *et al.* 2004; DEFFONTAINE 2005; KOTLIK *et al.* 2006; SOMMER & NADACHOWSKI 2006; URSENBACHER *et al.* 2006; VÖRÖS *et al.* 2006; HOFMAN *et al.* 2007; SCHMITT *et al.* 2007; GRATTON *et al.* 2008; STEWART *et al.* 2010; VARGA 2010) A paleoökológiai vizsgálatok is a hidegpusztai és a tűlevelű erdei vegetáció váltakozó előretörését-visszahúzódását mutatták ki Würm eljegesedés során (BENNETT *et al.* 1991; WILLIS *et al.* 1995, 2000; FARÇAŞ *et al.* 1999, 2004; RUDNER & SÜMEGI 2001; WOHLFAHRT *et al.* 2001; MAGYARI *et al.* 2002; BJÖRKMAN *et al.* 2003; TANŤAU *et al.* 2003, 2006; WILLIS & VAN ANDEL 2004; FEURDEAN *et al.* 2007; BIRKS & WILLIS 2008; MAGRI, D. 2008).

A korlátozott elterjedésű faunaelemek nagy változatossága különösen jellemző a Kárpát-medence peremterületeire, amilyen például az *Alpok-alja*, ahol a kelet-alpesi, a nyugat-balkáni (*illír*) és a medence belsejére jellemző (*pannon*) hatások találkoznak, de ilyenek a *Dél-Dunántúl* domb- és hegyvidékei (pl. a Villányi-hegység és a Mecsek), ahol erős a mediterrán és az illír hatás is; a *Bánát* hegyvidékei és az *Erdélyi-szigethegység*, ahol a pannon, a mediterrán, a balkáni és a kárpáti hatások ütköznek, de sajátos hatások torlódnak össze a *Gömör-Tornai karsztvidéken* (Aggteleki- ill. Szlovákiai-karszt), ahol a kárpáti, az északi-kontinentális (*boreális*) és a száraz-hegyvidéki (*xeromontán*) faunaelemek találkoznak a medence alacsony-középhegységi részeire jellemző pannon- és szubmediterrán jellegűekkel. Hasonló elterjedési átfedések színtere a Kárpátoktól területileg jobban izolált *Bükk-fennsík*, vagy a más geológiai sajátosságú *Zempléni-hegység* is, különösen *Tokaj-Hegyalja*, ahol a pannon jelleg a kontinentalitással párosul. Az Alföldnek is vannak nagy fajváltozatosságú peremterületei: ilyen a *Dráva-sík* és a *Bereg-Szatmári-sík*, amelyek a környező hegyvidékek hatásait közvetítik az Alföldre. A medence jellegű kontinentális hatások a belső, síksági területeke jellemzőek. Számos faj a pontuszi sztyepppekkal és erdőssztyepppekkal közös, de vannak Dél-Szibériáig és Mongóliáig húzódó elterjedésű, hidegtűrő-kontinentális fajok is. Utóbbiak főként a löszpusztákra jellemzőek. Mások, főként a szikesek és a nyílt homokpuszták fajai, viszont már a turáni félsivatagi jellegű ürömpuszták felé mutatják a kapcsolatot.

A Kárpát-medence egésze jóval kiterjedtebb és változatosabb domborzatú terület, mint a medence belső, alacsonyabb tengerszintfeletti magasságú részeire korlátozott Magyarország. Mind a boreális és alpin elemekben gazdag magasabb kárpáti régiók, mind pedig az élővilág jégkorszaki túlélése szempontjából leginkább számításba jöhető menedékterületek kívül esnek Magyarországon. Ezért mind a Kárpát-medencére leginkább jellemző szűk elterjedésű, ún. bennszülött (*endemikus*) fajok száma, mind pedig a fauna általános sokfélesége a Kárpát-

medence egészét tekintve jóval nagyobb, mint a jelenlegi Magyarországon. Azokban az állatcsoportokban, ahol a fauna zömét nagy mozgásképességű, jól röpködő fajok alkotják (szitakötők, bagolylepkék; kisebb mértékben a nappali lepkék is), ott a fauna mintegy 80%-át a nagy elterjedésű, domináns faunaelemek képezik ("alapfauna"), a biogeográfiai színezőelemek össz-aránya pedig 20% alatt marad. Ahol viszont a fajállomány nagy részét meghatározott élőhelyekhez szigorúan ragaszkodó, korlátozott mozgásképességű fajok alkotják (szárazföldi csigák, talajlakó ízeltlábúak, röpképtelen egyenesszárnyúak, tápnövény specialista lepkék, stb.), az alapfauna/színezőelemek arány egyenletesebb; definíció szerint a fauna változatosabb, diverzebb (VARGA 1995, 2003, 2006).

Bennszülött fajok (endemizmusok) a Kárpát-medencében és Magyarországon

"Bennszülött"nek a köznapi szóhasználat valamely földrész őslakóit nevezi, szemben a bevándorlókkal, akik jelenleg már gyakran az adott térség lakóinak többségét alkotják. Az „őslakosság” azonban maga is viszonylagos fogalom. Tudjuk, hogy Amerika „őslakói” a Bering-szoroson át, Ázsia felől érkeztek, tehát ők csak az újabb, pl. az európai vagy kínai, indiai stb. bevándorlókhoz képest „ősibbek”. Hasonlóan vagyunk az életföldrajzban széles körben használt „bennszülött (*endemikus*) faj” megjelöléssel is. A név azt sugallja, mintha ezek a fajok ott jöttek volna létre, ahol ma is élnek. Ez azonban egyáltalán nem biztos, hogy így van. Csak kevés esetben állnak rendelkezésünkre olyan fosszilis maradványok, amelyek az egyes fajok keletkezésének helyét és idejét viszonylag pontosan megállapíthatóvá teszik.

Valószínű például, hogy – legalább részben – itt alakultak ki azok a kárpát-medencei bennszülött csigafajok, amelyeket SOÓS Lajos (1943) fent idézett klasszikus művében „*faunánk ősi törzseként*” jellemezte. Közülük a legkorábban (f. Miocén) megjelenő fajok egyike az endemikus bánáti csiga (*Chilostoma banaticum*), de a kárpát-medencei elterjedési súlypontúak a SOÓS által a Pannon beltenger „maradékfajaiként” jellemezett *Theodoxus* fajok (*Th. danubialis*, *Th. transversalis*, *Th. praevostianus*; molekuláris filogenetikai viszonyokról lásd: BUNJE 2007; BUNJE & LINDBERGH 2007; FEHÉR *et al.* 2007), a termálvízi *Melanopsis parreysi*, és mellettük sok szélesebb elterjedésű faj, mint pl. *Bithynia tentaculata*, *Valvata piscinalis*, *V. naticina*, *Planorbis cornea*, *Limnaea stagnalis*, *Vertigo angustior*, *Clausilia dubia*. A levantei rétegekben jelenléte miatt sokáig hasonlóan régi faunaelemünknek vélték a keleti ajtócsigát (*Pomatias rivulare*) is (SOÓS 1943; VARGA 2003), azonban erről az újabb genetikai vizsgálatok azt valószínűsítik, hogy a medence peremén északi irányba terjedése újabb, posztglaciális eredetű.

Az endemikus fajok a Földön egyenlőtlen eloszlásúak. A legtöbb bennszülött faj a trópusi esőerdők endemizmus-forrópontjaira koncentrálódik, de jelentős arányú endemizmust találunk számos óceáni szigetcsoportban, sőt a kontinensek szigetszerű élőhelyein, főként a magashegységekben. Sürgető feladat az endemizmus-központok feltérképezése, fajkészletük megismerése, de ez önmagában még kevés. A genetikai sokféleség megőrzésében játszott szerepük megismerése, evolúciós jelentőségük feltárása nagyrészt még a jövő feladata. Ehhez a *filogenetikai elemzés* módszereit kell igénybe vennünk. Ismeretes pl., hogy a Bükk, az Aggteleki- és Szlovákiai-karszt bennszülött forráslakó csigája, a kárpáti forráscsiga (*Sadleriana pannonica*) a legközelebbi rokonságban a Dinári-karszton és a Déli-Mészalpokban élő *Hauffenia*-fajokkal áll. A Szádelői-völgyre és a Szlovákiai-karszt szomszédos területeire nézve endemikus *Alopija chlathrata* orsócsiga-faj filogenetikai testvérfaja az erdélyi *Alopija bielzii*. Az Aggteleki-karszt barlangjaiban élő Vágvölgyi-szálfarkú (*Eukoenenia vagvoelgyii*) legközelebbi rokona (*Eukoenenia austriaca*) az Északi-Mészalpok egyik, a jégkorszakok alatt

csak részben eljegesedett hegységének, a Totes Gebirge-nek a karsztüregében él. További rokonságuk trópusi elterjedésű. A felsorolt fajok filogenetikai testvérfajai, elterjedésük összefüggései *jégkorszak-előtti (preglaciális)*, harmadidőszaki kapcsolatokra utalnak.

A Kárpát-medence, bár Európa fiatal kialakulású, az alpi orogenezis által meghatározott részéhez tartozik, bizonyos állatcsoportokban bővelkedik bennszülött (*endemikus*) elemekben. SOÓS Lajos (1943: 453) a Kárpát-medence Mollusca-faunájának állatföldrajzi elemzése kapcsán megjegyzi: „*Mollusca-faunánk endemizmusa olyan váratlanul magasfokú, amilyen csak a szigetfaunákat szokta jellemezni*” (29,16%). Jelentős köztük a kárpáti-erdőlakó endemizmusok száma, mint pl. *Speleodiscus triarius*, *Macrogastra bielzi*, *Cochlodina cerata*, *Vestia gulo*, *V. turgida*, *Lozekia transsylvanica*, *Trichia lubomirskii* (FEHÉR *et al.* 2007). Hasonló a helyzet egyes talajlakó ízeltábú-csoportokban (pl. kaszaspókók – *Opilionida*: 28 %, ikerszelvényesek – *Diplopoda*, faji szinten: 7,3 %, alfaji szinten további 13,5 %; vö. KORSÓS 1994), sőt a röpképtelen rovarcsoportok egy részében is (pl. csökevényes szárnyú szöcske- és sáska-nemek: *Isophya*, *Poecilimon*, *Odontopodisma*, vö. KIS 1980 futóbogarak, pl. a *Morphocarabus* alnem szűk elterjedésű fajai: *Carabus /M./ obsoletus*, *C. /M./ zawadskyi*, *C. /M./ hampei*, az *Otiorrhynchus* nembe tartozó ormányosok; részletesebben lásd: VARGA 2003, 2006).

Endemizmusaink jelentős része valamilyen módon kötődik a karsztvidékekhez. Az Erdélyi-szigethegység (Mt. Apuseni) nagytestű, bennszülött *Octodrilus* földigilisztái kizárólag a hegység déli, karsztos területein fordulnak elő (CSUZDI & POP 2007; CSUZDI *et al.* 2010), és alpin-balkáni taxonokkal állnak kapcsolatban. Ezt jól magyarázza az a geológiai összefüggés, mely szerint a fenti terület a Vardar-tömb északra rotálódott lemeztöredéke, amely vulkánikus tevékenység során tovább fragmentálódott, lehetőséget adva vikariáns taxonok kialakulására. Szintén régi reliktumok a specializált életmódú barlangi-vízi csigák (pl. a mecseki karsztok bennszülött vak-csigája, a *Bythiospeum hungaricum*), az Északi-Kárpátok és a Gömör-Tornai-karszt számos barlangjában több helyi alakra tagolódó *Niphargus tatrensis*; az Aggteleki-karszt barlangjaiban élő, Frivaldszky Imre által leírt szemcsés vakászka - *Mesoniscus graniger*; ikerszelvényesek, pl. az Abaliget-barlangban élő *Haasea hungarica*, *Brachydesmus troglobius* és *Hungarosoma bokori*; barlangi futóbogarak: *Duvalius*, *Neotrechus*, *Typhlotrechus*, *Anophthalmus* fajok, pl. az Aggteleki-karszt barlangjaiban élő *Duvalius hungaricus*). Ezekre a preglaciális maradvány-endemizmusokra („ereklyefajokra”) az jellemző, hogy csak ott maradhattak fenn, ahol a különleges élőhelyi viszonyok egyenletes, fagymentes hőmérsékletet biztosítottak számukra. Megjegyzendő azonban, hogy a nagy mértékű endemizmus bármelyik említett állatcsoportban csupán a Déli- és Keleti-Kárpátokra, a Bánát hegységeire és az Erdélyi-szigethegységre, illetve hegyvidékeink közül a Mecsek, a Bükk, az Aggteleki-hegység karsztjaira jellemző. A Kárpát-medence belső részein, a *Pannonicum* jellemző élőhelyein többnyire csak alfaji szintű, fiatal negyedidőszaki kialakulású *neoendemizmusokkal* találkozhatunk, amelyek többsége keleti-mediterrán, balkáni ill. kontinentális, sztyeppei-félsivatagi kapcsolatú fajoknak a Kárpát-medencében izolálódott népességeiből alakult ki.

Glaciális refugiumok, reliktumok és regionális tagolódás

A Kárpát-medence éghajlati szempontból nemcsak ma átmeneti helyzetű, megvolt ez a sajátossága a fiatal negyedidőszaki eljegesedések idején is. Míg a medence belső részén a lápokkal, folyómenti mocsarakkal és hidegtűrő fákból álló, ligeterdő-foltokkal tarkított hidegkontinentális löszsztatya („mamutsztatya”) uralkodott, belső-ázsiai sztyepplakó és tundrai-tajgai fajok együtteseivel, addig a medencét délnyugatról-délkeletről szegélyező hegyvidékek már

erdő-menedékterületek voltak, és a medence kedvezőbb éghajlatú peremterületein is megmaradt a fás vegetáció. Benne, legalábbis az utolsó eljegesedéseket, a tűlevelű erdei fajok mellett a hidegtűrő lomberdei elemek is átvészelhették (BENNETT *et al.* 1991; WILLIS *et al.* 1995, 2000; BIRKS & WILLIS 2008). A jégkorszaki erdő-refugiumok helyzetét, a pollen-elemzések bizonyítékai mellett, legjobban a talajfauna és az erdei aljnövényzet endemikus fajai jelzik. Vannak ilyenek a Magyar-középhegységben is, de méginkább a Kárpát-medence délnyugati részén (*Illyricum*), a Keleti-és Déli-Kárpátokban. A Keleti-Kárpátokra és Erdély hegyeire jellemző nagy számú ún. *dacikus* faj közül némelyek az Északi-középhegység keleti részére ill. a Bereg-Szatmári síkra is átterjednek, pl. a vésett orsócsiga (*Clausilia dubia*), az erdélyi tarsza (*Isophya stysi*), az erdélyi avarszöcske (*Pholidoptera transsylvanica*). Jellemző erdőtalaj-lakó endemizmusok az Erdélyi-szigethegységben az *Entomobielzia gaetica*, *Karpathophilon dacicus* ikerszelvényesek, *Protracheoniscus politus*, *Hyloniscus transsylvanicus* ászka-fajok.

Az előbbieknél fiatalabbak, a negyedidőszak valamelyik korábbi, jégközi (*interglaciális*) időszakából erednek azok az endemizmusok, amelyek a Földközi-tenger melléki vagy belső-ázsiai száraz hegyvidékek fajaival közeli rokonok. Száraz sziklás és bokorerdős élőhelyeink bennszülött lakója több bagolylepkéfaj hazánkából leírt nevezéktani törzsalakja ill. alfaja (*Euxoa vitta vitta*, *Chersotis fimbriola fimbriola*, *Ch. fimbriola baloghi*, *Polymixis rufocincta isolata*, *Cucullia mixta lorica*) stb. Szintén a negyedidőszak jégközi fázisaira vezethető vissza azoknak a bennszülött, általában alfaji rangú taxonoknak az eredete, amelyek legközelebbi rokon fajai ill. alfajai a Balkán-félsziget kevésbé eljegesedett magashegységeiben honosak. Ilyen pl. a szurokfekete szerecsenlepke keleti-kárpáti és erdélyi-szigethegységi két alfaja (*Erebia melas carpathicola* ill. *E. melas runcensis*), a balkáni szénalepke déli-kárpáti alfaja (*Coenonympha rhodopensis schmidtii*) stb. Hasonlóképpen fiatal negyedidőszakiak azok a bennszülött fajok vagy alfajok, ahol a földtörténeti mértékkel mérve rövid izolációs időszak csupán csekély mértékben differenciálódott taxonok kialakulását tette lehetővé. Ilyeneket bőven találhatunk a Kárpát-medence *Pannonicum* flóratartományának (ill. faunakörzetének) jellegzetes sziki, homoki, löszpusztai és sziklagyep-lakó, valamint szárazerdő-lakó fajai között. Néhány kiragadott példa: szikeseinken a bennszülött halofitonokra specializált zsákhordó-molyok (pl. *Coleophora hungarica*, *C. peisoniella*), a sziki ürömbagoly (*Saragossa porosa kenderesensis*), a Kiskunság homokterületein több bennszülött pókölő-darázs faj, pl. *Tachyagetes dudichi*, *Cryptocheilus szabopatayi*, *C. richardsi* ill. az endemikus *Dictyna szabo*i hamvaspók; meleg tölgyeseink balkáni-kis-ázsiai kapcsolatú bennszülött alfajai a *Dioszeghiana schmidtii schmidtii*, *Asteroscopus syriacus decipulae* bagolylepkék. Endemikus fajok vannak a Vörös Könyv által kipusztult vagy eltűnt fajokként említett rovarok között is (pl. budai fűrgéfutonc - *Limnastis dieneri*, budai laposfutó – *Cymindis budensis*), számos további pedig a kipusztulás közelébe került (pl. 8 endemikus rovarfaj ill. alfaj).

A Kárpát-medence regionális tagolódása szempontjából jelentősek azonban azok a reliktumjellegű csoportok és fajok is (földigiliszták, páncélosatkák, ikerszelvényesek; vö. KORSÓS 1994; CSUZDI & POP 2007; CSUZDI *et al.* 2010; MAHUNKA 1993, 2007), amelyek elterjedése a medence-peremi gócterületekkel függ össze. Ilyenek például a kelet-alpesi, az illír, a móziai és a dácikus fajok. Az illír fajok legnagyobb gyakorisággal a Dinári-hegységrendszer és a hozzá csatlakozó dombvidékek-síkságok fajgazdag lomberdeiben fordulnak elő (illír bükkösök és gyertyános-tölgyesek), innen sugároznak át a Dunántúl és az Alpok-alja határos területeire ("Praeillyricum"), ilyenek pl. a *Helicigona illyrica*, *Trichia erjavec*i csigafajok, *Mastigona bosniense*, *Brachydesmus attemsi* ikerszelvényesek; az egyenesszárnyúak közül néhány csökevényes szárnyú, röpképtelen faj: *Isophya modesta*, *Odontopodisma schmidtii*. Vannak illír faunaelemek a Dráva és a Száva vízgyűjtő területének

édesvízi faunájában is, pl. a tegzesek közül *Chaetopteryx rugulosa*, *Platyphylax frauenfeldi*, az illír-keletalpi elterjedésű *Cordulegaster heros* szitakötő, stb.

Kárpáti fajok ill. alfajok mindenekelőtt azokban a korlátozott mozgásképességű állatcsoportokban vannak, amelyekben a Kárpátoknak ill. a Kárpátok bizonyos részterületeinek, önálló evolúciós jelentősége állapítható meg (VARGA 2006; SCHMITT & VARGA 2009). Ilyenek pl. a szárazföldi csigák (*Gastropoda, Pulmonata: Stylommatophora*, pl. *Spelaeodiscus, Laciniaria, Trichia* genusok), futóbogarak (*Coleoptera: Carabidae*), bizonyos lepke-genuszok (*Lepidoptera, Geometridae: Psodos, Satyridae: Erebia* - csak alfaji szinten!), hideg forráslakó csigák, rovarok (pl. álkérészek, tegzesek) stb. Kárpáti fajok Magyarország mai területén, zömmel reliktumjelleggel, csupán az Északi-Középhegység néhány magasabb (pl. Bükk-fennsík) ill. a Kárpátokhoz közvetlenül csatlakozó területén (Zempléni-hg., Aggteleki-karszt, Beregi-sík) fordulnak elő, zömmel extrazonális (pl. zónainverzió révén létrejött), hideg mikroklímájú élőhelyeken (pl. kárpáti kékescsiga - *Bielzia coeruleans*, kárpáti forráscsiga - *Sadleriana pannonica*, pompás futrinka - *Carabus obsoletus*, kárpáti szélesfutó - *Abax schueppeli* stb.).

Tágabb értelemben véve a *dacikus fajok* is kárpáti elemeknek tekinthetők, azonban két okból célszerű őket különválasztani (VARGA 2006; SCHMITT & VARGA 2009). Egyrészt sok esetben elterjedésük góca nem maga a kárpáti ív, hanem a Bánát hegyvidékei vagy a Ny-Erdélyi-Szigethegység, és ezek nem is igazán a magas hegyvidékek lakói (pl. erdélyi ajtócsiga - *Pomatias rivulare*, bánáti csiga - *Chilostomum banaticum*, erdélyi avarszöcske - *Pholidoptera transsylvanica*, piroslábú hegyisáska - *Odontopodisma rubripes*, Zubovskihegyisáska - *Zubovskia banatica*, erdélyi futrinka - *Carabus hampei*), másrészt bizonyos genuszokban a fajgazdagság annyira a Keleti- vagy a Déli-Kárpátok meghatározott részterületeihez (pl. az *Alopi* orsócsiga-nem esetében a Keleti-Kárpátok belső mészkőövezetéhez) kötődik, hogy ezt az általános "kárpáti" megjelölés csak elkenné. Ezeknek a faunaelemeknek az önállóságát az is aláhúzza, hogy esetenként endemikus genuszokról van szó (pl. a *Mischtschenkotetrix* tövishátú-sáska-nem). Vannak emellett a Keleti- és Déli-Kárpátok (Nagy-Hagymás¹, Bucsecs², Királykő³ ill. Fogarasi-havasok⁴, Szebeni-havasok⁵, Retyezát⁶) magas régióira jellemző endemizmusok is, amilyen néhány röpképtelen sáskafaj (*Miramella ebneri*⁵, *Podismopsis transsylvanica*⁴) ill. alfaji szinten a szerecsenlepkék (*Erebia epiphron transsylvanica*^{2,3,4,6}, *E. manto traianus*^{2,3,6}, *E. cassioides neleus*⁶, *E. gorge fridericikoenigi*^{2,3,6}, *E. melas carpathicola*¹) és a magashegységi araszólepkék (*Glacies coracina dioszeghyi*^{2,3,6}, *G. noricana carpathica*^{2,6}, *G. canaliculata schwingenschussi*^{2,3,6}) számos képviselője. A dacikus faunaelemek Magyarországon az Északi-középhegység keleti-északkeleti részére és az Alföld humidabb éghajlatú keleti-északkeleti peremterületeire jellemzőek, pl. (*Bielzia coeruleans*+, *Balea stabilis**, *Laciniaria plicata*, *Monacha carthusiana*, *Oxychilus inopinatus*, *Perforatella dibothryon**, *Ruthenica filograna**), az egyenesszárnyúaknál (*Leptophyes discoidalis*+, *Isophya stysi**, *Pholidoptera transsylvanica**, *Odontopodisma rubripes*+).

A *kelet-balkáni (mőziai) fajok* a jégkorszakokat a Balkán keleti részének refugiális területein vészelték át, és késő glaciális-posztglaciális terjedésük révén a Déli-Kárpátok és a Bánát hegyei felől érték el a Kárpát-medencét. Terjedőképesebb fajaik a Ny-Erdélyi-szigethegység peremén át elérték a Nagy-Alföld DK-i, K-i peremterületeit illetve Kárpátalját és az Északi-Középhegység keleti részét. Ilyen elterjedésűek pl. a *Chondrula tridens*, *Laciniaria plicata*, *Vitrea inopinata*, *Monacha carthusiana* csigafajok. Ilyen elterjedési típusú talajlakó páncélos-atkát (*Oribatida*) Bátorliget környékén is találtak (MAHUNKA 1993, 2007), ami az Alföld keleti peremterületeinek a kelet-balkáni-erdélyi erdő-refugiumokkal való összeköttetését bizonyítja.

Az *alpin és arktikus-alpin fajok* előfordulásai környékünkön az Alpok, a Kárpátok és a Balkán-félsziget magas, erdőhatár fölötti (alpin-szubnivális) övezeteire jellemzőek (VARGA &

SCHMITT 2008; SCHMITT & VARGA 2009). Nálunk csak különleges, hideg mikroklímájú, reliktumörzö élőhelyekre korlátozódnak. Elterjedésük egyik oldalon az Alpok-aljától a Magas-Bakonyig tart; ilyen pl. a tarka hegyisáska (*Miramella alpina*), araszólepkék: *Perizoma didymata*, *Euphya scripturata*, az alpesi göte (*Triturus alpestris*), a másik oldalon az Északi-középhegységnek a Kárpátokkal összefüggésben álló részeire terjed ki. Egy-egy faj a Börzsöny és a Mátra magas részein is előfordul, pl. a tarka hegyisáska (*Miramella alpina*), a hegyi fehérlepke (*Pieris bryoniae*); több ilyen faj ismert a Bükk-fennsík zónainverziós szurdokvölgyeiből (*Melampophylax nepos*, *Drusus trifidus* tegzesek, *Entephria cyanata* araszólepkék; utóbbit a Bükkben bennszülött alfaj, *E. cyanata gerennae* képviseli), az Aggteleki-karsztról (*Drusus trifidus* tegzes, *Vertigo alpestris* csiga) és a Zempléni-hegység magas tömbjeiből. Faunánkban glaciális reliktumoknak tekinthetők.

A Kárpát-medence területi állatföldrajzi tagolódása – rövid összefoglalás

Korábban az állatföldrajzi kutató munka mintegy végcéljaként hierarchikus elvű területi beosztás megalkotását tekintették. Holott tisztában voltak vele, hogy az életföldrajzban bármilyen határ csupán pillanatfelvétel értékű, és hogy a különböző élőlénycsoportok alapján készített területi beosztások határai szükségképpen nem esnek egybe. Különösen nyilvánvaló ez egy olyan átmeneti jellegű éghajlatú területen, mint a Kárpát-medence, amelynek medence-jellege és klímájának átmeneti jellege valamilyen mértékben az egész negyedidőszak folyamán érvényesült. Logikus azt állítani, hogy az a terület, ahol kárpáti elterjedésű és a boreális túlevelű övezetre jellemző fajok határozzák meg a fauna képét, azt kárpáti jellegűnek: *Carpathicum*-nak tekintjük, ahol pedig a meleg-száraz tölgyesekre és erdőssztyepp-társulásokra jellemző fajok dominálnak, azt pannóniai jellegűnek, *Pannonicum*-nak mondjuk. Igen ám: *de a kétféle terület érintkezik és térben-időben átfedi egymást*. Ha az Aggteleki-karszton a déli oldalon felhágunk a Nagyoldal fennsíkjára, akkor a sziklás, meleg déli lejtőn és a tető sekély talajú tölgyeseiben a *Pannonicum*-ra jellemző állategyüttest találunk. Ha viszont a hegy északi oldalán ereszkedünk le a Ménes-völgybe, ott már a kárpáti faunaelemek bősége fogad bennünket. Átmeneti klímájú területeken jelentőssé válik az égtáj szerinti kitézettség és az alapkőzet hatása, és ez lehetővé teszi, hogy egy-egy klímaváltozást a fajok jelentős része minimális elterjedés-változással, az adott régió belüli élőhely-váltással vészellen át. Az egyes konkrét népesedések elterjedése állandóan változik, a sokféle fajú együttesek alapján megvont határok viszont csupán többé-kevésbé hasznos absztrakciók.

Ezért van az, hogy ugyanazon területeket a különböző állatcsoportokkal foglalkozó szerzők más- és más módon értékelik. Azokban az állatcsoportokban ahol a kárpáti jellegű fajok száma jelentős, és az Északi-középhegység faunaképét is még ezek jelenléte határozza meg, ott az Északi-középhegységet a *Carpathicum* legdélebbi, már némileg elszegényedett faunájú nyúlványának lehet tekinteni (csigák, főleg hegyi patakokban fejlődő rovarcsoportok: kérészek, álkérészek, tegzesek). Azokban az állatcsoportokban, ahol viszont erősebb terjedőképességük vagy a növényzethez-kötöttségük miatt az Északi-középhegységben erős a délies: szubmediterrán és pannon hatás, pl. a hártványúaknál, lepkéknél, ott ezt a területet inkább a *Pannonicum*-hoz tartozónak véljük. Hasonló kérdéseket kell megválaszolni, ha a medence nyugati peremterületeit tekintjük, ahol a *Pannonicum* hatásai találkoznak a kelet-alpesiekkel (*Noricum*) és a nyugat-balkániakkal (*Illyricum*). Az illír refugium hatása erős pl. a szárazföldi csigáknál, de jelentéktelen a mozgékony rovarcsoportokban, stb. Ezért az alábbiakban mi olyan területi beosztást vázolunk fel, ahol megjelöljük az átfedési területeket is, majd felvázoljuk a Kárpát-medencébe behatoló különféle faunaelemek inváziós irányait is.

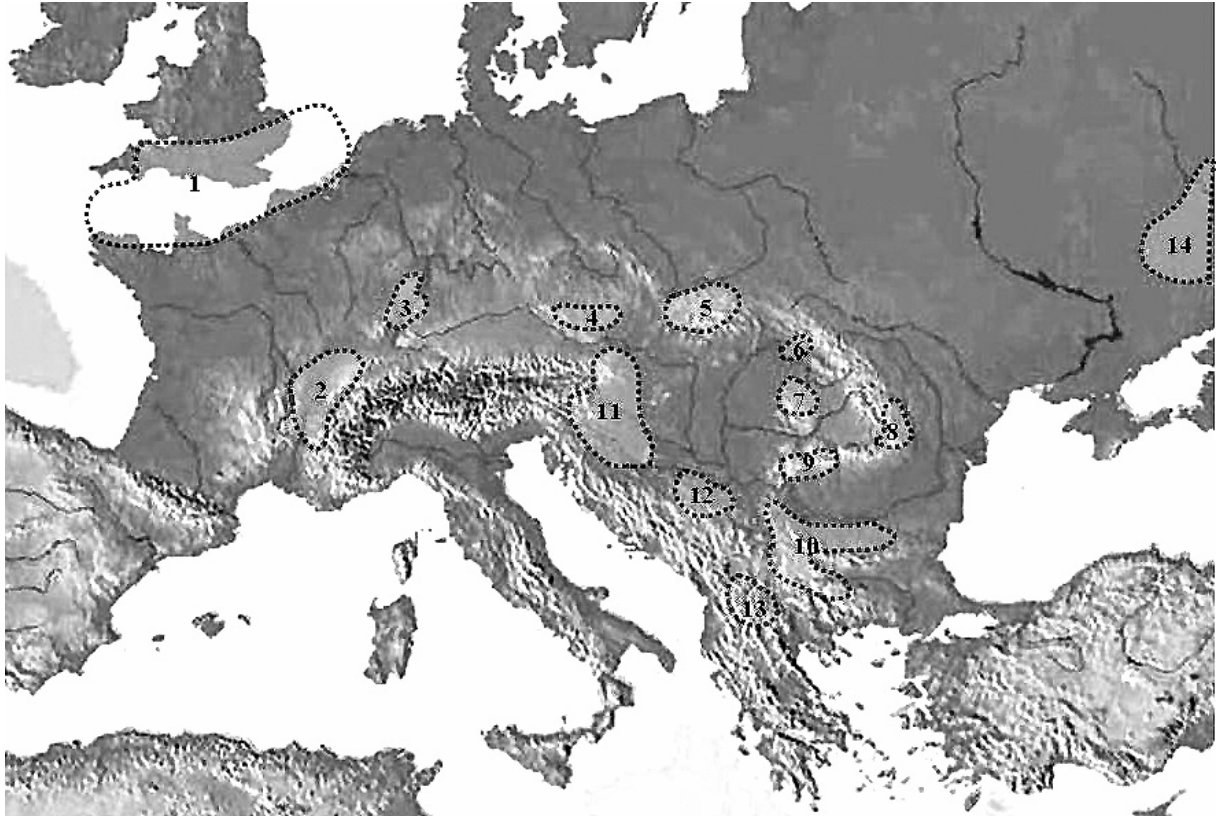
Fő egységek	Átfedések	Átfedési terület neve
Pannonicum		
	<i>Pannonicum-Carpathicum</i>	Matricum
Carpathicum		
	<i>Pannonicum-Illyricum</i>	Praeillyricum
Illyricum		
	<i>Illyricum-Noricum</i>	Vendicum
Noricum		
	<i>Carpathicum-Moesicum</i>	Dacicum
Moesicum		

Irodalom

- BABIK, W., BRANICKI, W., SANDERA, M., LITVINCHUK, S., BORKIN, L.J., IRWIN, J.T. & RAFINSKI, J. (2004) Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. – *Molecular Ecology* **13**: 1469-1480.
- BENNETT, K.D., TZEDAKIS, P.C. & WILLIS, K.J. (1991) Quaternary refugia of north European trees. – *Journal of Biogeography* **18**: 103-115.
- BIRKS, H. J. B. & WILLIS, K. J. (2008) Alpines, trees, and refugia in Europe – *Plant Ecology & Diversity*, **1**: 2, 147 – 160
- BJÖRKMAN, L., FEURDEAN, A. & WOHLFARTH, B. (2003) Late-Glacial and Holocene forest dynamics at Steregoiu in the Gutaiului Mountains, Northwest Romania. – *Revue of Palaeobotany and Palynology*, **124**: 79-111.
- BULLA, B. & MENDÖL, T. (1999) *A Kárpát-medence földrajza*. Budapest, Lucidus Kiadó, pp. 420. (Az 1947. évi kiadás reprint kiadása)
- BUNJE, P. M. E. (2005) Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). – *Molecular Ecology* **14**: 4323–4340
- BUNJE, P. M. E. & LINDBERGH, D. R. (2007) Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **42**: 373–387
- CSUZDI, CS. & POP, V. V. (2007) A Kárpát-medence földgilisztái. In: Forró, L. (szerk.): *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása – A Kárpát-medence állattani értékei és faunájának kialakulása*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 13-20.
- CSUZDI, CS. POP, V. V. & POP, A. A. (2010) The earthworm fauna of the Carpathian Basin with new records and description of three new species (Oligochaeta: Lumbricidae) – *Zoologischer Anzeiger* **250**: 2-18.
- DEFFONTAINE, V., LIBOIS, R., KOTLÍK, P., SOMMER, R., NIEBERDING, C., PARADIS, E., SEARLE, J.B. & MICHAUX, J.R. (2005) Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of Central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). – *Molecular Ecology*, **14**: 1727-1739.
- DUDICH, E. (1952): *Állatföldrajz*. Egyetemi Jegyzet, ELTE Budapest, pp. 108 + 202.
- FEHÉR, Z., VARGA, A., DELI, T., DOMOKOS, T., SZABÓ, K., BOZSÓ, M. & PÉNZES, ZS. (2007): Védett puhatestűek filogenetikai vizsgálata (in Hung.). In: FORRÓ, L. (szerk.): *A Kárpát-medence faunájának eredete*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 183-200.
- FARCAS, S., DE BEAULIEU, J.-L., REILLE, M., COLDEA, G., DIACONEASA, B., GOEURY, C., GOSLAR, T. & JULL, T. (1999) First ¹⁴C datings of Late Glacial and Holocene pollen sequences from Romanian Carpathes. – *Comptes Rendus de l'Academie de Science de Paris, Sciences de la vie* **322**: 799-807.
- FARCAȘ, S., MICLAUS, M. & TANTAU, I. (2004) Correlations between the actual hilly and plain vegetation from Transylvania and recent–sub-recent palynological spectra. – *Studii Cercet Biol Bistrita* **9**: 99–111.
- FEURDEAN, A., WOHLFARTH, B., BJÖRKMAN, L., TANTAU, I., BENNIKE, O., WILLIS, K.J., FARCAS, S. & ROBERTSSON, A.M. (2007) The influence of refugial population on Lateglacial and early Holocene vegetational changes in Romania. – *Revue of Palaeobotany and Palynology*, **145**: 305–320.
- GRATTON, P., KONOPINSKI, M.K. & SBORDONI, V. (2008) Pleistocene evolutionary history of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): genetic signatures of climate cycles and a 'time-dependent' mitochondrial substitution rate. – *Molecular Ecology*, **17**: 4248-4262.
- HEWITT, G.M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**: 87-112.

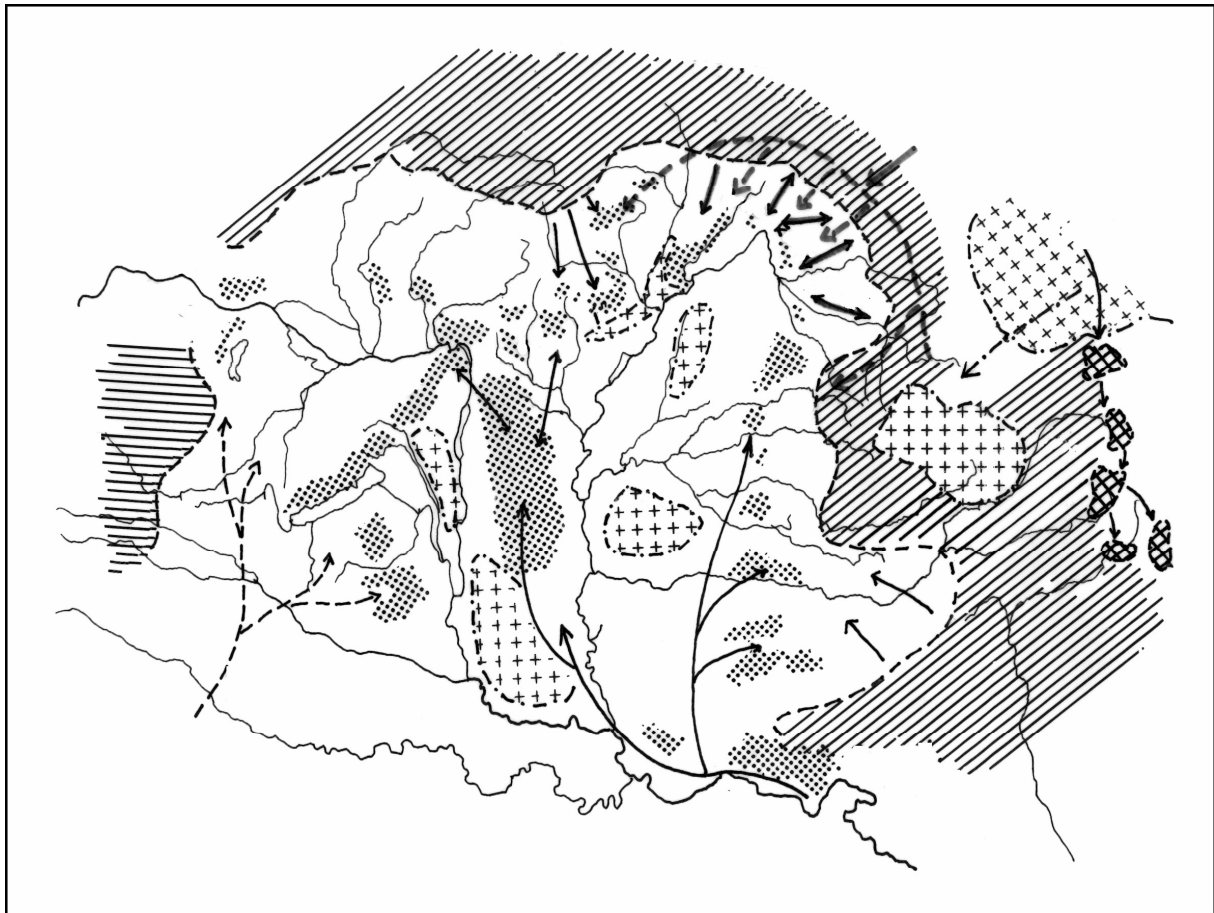
- HEWITT, G.M. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. – *Nature*, 405: 907-913.
- HEWITT, G.M. (2004) Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **359**: 183-195.
- HOFMAN, S., SPOLSKY, C., UZZEL, T., COGALNICEANU, D., BABIK, W. & SZYMURA, J.M. (2007) Phylogeography of the fire-bellied toads *Bombina*: independent Pleistocene histories inferred from mitochondrial genomes. – *Molecular Ecology* **16**: 2301-2316.
- JÁNOSSY, D. (1961) Die Entwicklung der Kleinsäugetierfauna Europas im Pleistozän. – *Zeitschrift für Säugetierkunde* **26**: 1-11.
- KÁDÁR, L. (1965) *Biogeográfia* – Tankönyvkiadó, Budapest, 471 pp.
- KÁDÁR, L. (1975) Landscapes, zones and their regional energy. – *Acta Geographica Debrecina* **13**: 35-80.
- KASZAB, Z. (1937–1938): A történelmi Magyarország Tenebrionidái. – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, **31**: p. 16–93.
- KIS, B. (1980) Die endemischen Orthopteren in der Fauna von Rumänien. – *Muzeul Brukenthal, Stud. si Comunic.* **24**: 421-431.
- KOLOSVÁRY, G. (1936): Ein Versuch zur Einteilung der Karpatischen Länder mit Berücksichtigung der Spinnenfaunistischen Angaben und ein Beitrag zum Rassenkreisproblem der Spinnen. – *Folia Zoologica et Hydrobiologica* **9**: 92–114.
- KONDRACKI, J. (1966) Das Problem der Taxonomie der naturräumlichen Einheiten. – *Wissenschaftliche Veröffentlichungen des deutschen Institutes für Länderkunde*. **23/24**: 15-21, Leipzig.
- KORDOS, L. (1977) A Sketch of the Biostratigraphy of the Hungarian Holocene. – *Földrajzi Közlemények* **25**: 144-160.
- KORSÓS, Z. (1994) Checklist, preliminary distribution maps and bibliography of Millipedes of Hungary (Diplopoda). – *Miscellanea Zoologica Hungarica*, **9**: 29-82.
- KOTLIK, P., DEFFONTAINE, V., MASCHERETTI, S., ZIMA, J., MICHAUX, J.R. & SEARLE, J.B. (2006) A northern glacial refugium for bank voles (*Chlethrionomys glareolus*). – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**: 14860-14864.
- KRETZOI, M. (1969) Skizze der terrestrischen Biostratigraphie des ungarischen Pliozän und und Quartär. – *Földrajzi Közlemények* **16** (92): 138-144.
- KRETZOI, M. (1977) Ecological Conditions of the “Loess” Period in Hungary as Revealed from the Vertebrate Fauna. – *Földrajzi Közlemények* **25**: 75-93.
- KROLOPP, E. & SÜMEGI, P. (1995) Palaeoecological reconstruction of the late Pleistocene, based on loess malacofauna in Hungary. – *GeoJournal* **36**(2-3): 213-222.
- LATTIN, G. DE (1967) *Grundriss der Zoogeographie*. – Fischer, Jena-Stuttgart, pp. 602.
- MAGRI, D. (2008) Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). – *Journal of Biogeography*, **35**: 450-463.
- MAHUNKA, S. (1993) *Hungaromotrichus baloghi* gen. et sp. n. (Acari: Oribatida), and some suggestions to the faunagenesis of the Carpathian basin. – *Folia Entomologica Hungarica*, **54**: 75-83.
- MAHUNKA, S. (2007) A Kárpát-medence páncélosatkái. In: FORRÓ, L. (szerk.): *A Kárpát-medence faunájának eredete*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 37-44.
- MÓCZÁR, L. (1939): Redősszárnyú darazsaink (Fam. Vespidae) elterjedése a történelmi *Magyarországon*. – *Annales historico-naturalis Musei Nationalis Hungariae* **32**: 65-90.
- MÓCZÁR, L. (1948): Die Seehöhe und die ökologischen Gesichtspunkte in der Bezeichnung zoogeographischer Gebietseinheiten. – *Fragmenta Faunistica Hungarica* **11**: 85–89.
- MÜLLER, P. (1977) *Tiergeographie*. Teubner, Stuttgart, pp. 268.
- MÜLLER, P. (1981) *Arealsysteme und Biogeographie*. Ulmer, Stuttgart, pp.704.
- REBEL H (1931) Zur Frage der europäischen Faunenelemente. – *Annalen des naturhistorischen Museum Wien*, **46**: 49-55.:
- RUDNER, Z.E. & SÜMEGI, P. (2001) Recurring Taiga forest-steppe habitats in the Carpathian Basin in the Upper Weichselian. – *Quaternary International*, **76/77**: 177–189.
- SCHMITT, TH. (2007) Molecular Biogeography of Europe: Pleistocene cycles and Postglacial trends. – *Frontiers in Zoology* **4**: 11.
- SCHMITT, T., RÁKOSY, L., ABADJIEV, S. & MÜLLER, P. (2007) Multiple differentiation centres of a non-Mediterranean butterfly species in south-eastern Europe. – *Journal of Biogeography* **34**: 939-950.
- SCHMITT, TH. & VARGA, Z. (2009) Biogeography of butterflies and larger moths of the Carpathian basin and Balkan peninsula. – In.: STLOUKAL, E. *et al.* (ed.): – *Vývoj prírody Slovenska, Faunima*, Bratislava, pp. 143-166.

- SOMMER, R.S. & NADACHOWSKI, A. (2006) Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. – *Mammalian Review*, **36**: 251-265.
- SOÓS L (1943) A Kárpát-medence Mollusca-faunája. Magyar Királyi Természettudományi Társulat, Budapest, pp. 478.
- SOÓS, L. (1934) Magyarország állatföldrajzi felosztása. – *Állatani Közlemények* **31**: 1-25.
- STEWART, J. R., LISTER, A. M., BARNES, I. & DALÉN, L. (2010) Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. – *Proceedings of the Royal Society B* **277**: 661–671
- SÜMEGI, P. & KROLOPP, E. (2000) Quaternary malacological analyses for modelling the Upper Weichselian palaeoenvironmental changes in the Carpathian basin. – *Geolines* **11**: 139-142.
- SZENT-IVÁNY, J. (1937—1938): Sketch of the Zoogeographical Division of the Carpathians Basin regarding the Distribution of the MacrolCarpathians Basin regarding the Distribution of the Macrolepidoptera. – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, **31**: 129-136.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G. & COSSON, J.-F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – *Molecular Ecology*, **7**: 453-464.
- TELEKI, P. (1936): A gazdasági élet földrajzi alapjai. – Vol. I-II. Budapest
- URSENBACHER, S., CARLSSON, M., HELFER, V., TEGELSTRÖM, H. & FUMAGALLI, L. (2006) Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. – *Molecular Ecology*, **15**: 3425-3437.
- VARGA, Z. (1964): Magyarország állatföldrajzi beosztása a nagylepkefauna komponensei alapján. – *Folia Entomologica Hungarica* **17**: 119—167.
- VARGA, Z. (1977) Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelemente-Einteilung der europäischen Tagsschmetterlinge (Lep.: Diurna) – *Acta Biologica Debrecina*, **14**: 223-285.
- VARGA, Z. (1989): Die Waldsteppen des pannonischen Raumes aus biogeographischer Sicht. – *Düsseldorfer geobotanische. Kolloquien* **6**: 35-50.
- VARGA, Z. (1995): Geographical Patterns of Biodiversity in the Palearctic and in the Carpathian Basin. – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **41**: 71-92.
- VARGA Z (1996) Biogeography and Evolution of the orcal Lepidoptera in the Palearctic. – *Acta Zoologica Hungarica*, **42**: 289-330.
- VARGA Z (2003a) The geographical distribution of high mountain macrolepidoptera in Europe. Alpine biodiversity in Europe. (ed. by L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner and D.B.A. Thompson), pp. 239-257. Springer, Berlin, Heidelberg.
- VARGA Z (2003b): A Kárpát-medence állatföldrajza. In: LÁNG I, BEDÓ Z, CSETE L (szerk.): Flóra, Fauna, Élőhelyek. Magyar Tudománytár III, MTA Társadalomkutató Központ, Budapest, pp. 89-119.
- VARGA Z (2006): A Kárpát-medence állatföldrajza és faunatorténete. In: Fekete G, Varga Z (szerk.): Magyarország tájainak növényzete és állatvilága. MTA Társadalomkutató Központ, Budapest, pp. 44-75.
- VARGA, Z. (2008): Mountain coniferous forests, refugia and butterflies. – *Molecular Ecology*, **17**: 2101–2106.
- VARGA, Z. (2010) Extra-Mediterranean refugia, post-glacial vegetation history and area dynamics in Eastern Central Europe. Survival on Changing Climate – Phylogeography and Conservation of Relict Species (ed. by J.C. Habel and T. Assmann), pp. 51-87. Springer, Heidelberg.
- VARGA, Z. & SCHMITT, T. (2008) Types of orcal and oreotundral disjunction in the western Palearctic. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**: 415-430.
- VÖRÖS, J., ALCOBENDAS, M., MARTÍNEZ-SOLANO, I. & GARCÍA-PARÍS, M. (2006): Evolution of *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae) in the Carpathian Basin. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **38**: 705–718
- WALTER, H. & BRECKLE, S-W. (1986) Ökologie der Erde. Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen onen Euro-Nordasiens. G. Fischer, Stuttgart.
- WALTER, H. & STRAKA, H. (1970): Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. - Ulmer, Stuttgart
- WILLIS, K.J. & VAN ANDEL, T.H. (2004) Trees or no trees? the environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. – *Quaternary Science Reviews*, **23**: 2369-2387.
- WILLIS, K.J., SÜMEGI, P., BRAUN, M. & TOTH, A. (1995) The late Qarternary environmental history of Bátorliget, NE Hungary. – *Palaeogeography, Palaeoclimate, Palaeoecology*, **118**: 25-47.
- WILLIS, K.J., RUDNER, Z.E., SÜMEGI, P. (2000): Full glacial forests of Central and South Eastern Europe. – *Quaternary Research* **53**: 203-213.
- WOHLFARTH, B., HANNON, G., FEURDEAN, A., GHERGARI, L., ONAC, B.P. & POSSERT, G. (2001) Reconstruction of climatic and environmental changes in NW Romania during the early part of the last deglaciation (~15,000–13,600 cal yr BP). – *Quaternary Science Reviews*, **20**: 1897-1914.



1. ábra: Európa Würm-glaciális extra-mediterrán refugium területei

- (1) „Channel” kontinentális talapzat (STEWART *et al.* 2010)
- (2) Az *Erebia medusa* nyugati genetikai ága (SCHMITT *et al.* 2007)
- (3) Kaiserstuhl-Schwarzwald mikro-refugium (SCHMITT & VARGA, mscr.)
- (4) Würm-kori elegyes erdő-refugium (WILLIS *et al.* 2000)
- (5) Számos faj kárpáti göcterülete (pl. *Vipera berus*, *Chlethrionomys rutilus*, *Ursus arctos*, *P. mnemosyne*; URSENBACHER *et al.* 2006, KOTLÍK *et al.* 2006, VALDIOSERA *et al.* 2007, GRATTON *et al.* 2008).
- (6) Bátorliget környékének erdő-refugiuma (WILLIS *et al.* 2000)
- (7) Az Erdélyi szigetegység (Mt. Apuseni) erdőrefugiuma (SCHMITT *et al.* 2007; FEURDEAN *et al.* 2007, MAGRI 2008)
- (8) A Keleti-Kárpátok déli részének refugiuma (*Chlethrionomys rutilus*, *Bombina variegata*, KOTLÍK *et al.* 2006, VÖRÖS *et al.* 2006, HOFMAN *et al.* 2007)
- (9) A Déli-Kárpátok déli oldalának erdőrefugiuma (*Bombina variegata*, *E. medusa*; VÖRÖS *et al.* 2006, HOFMAN *et al.* 2007, SCHMITT *et al.* 2007)
- (10) Észak-balkáni erdőrefugiumok, több foltban (pl. *Ursus arctos*, *P. mnemosyne*, *Erebia* spp., KOTLÍK *et al.* 2006, VALDIOSERA *et al.* 2007, GRATTON *et al.* 2008)
- (11) Prae-Noricum és Prae-Illyricum erdőrefugiumai (több foltban, számos fajjal, pl. *Vipera berus*, *Rana arvalis*, *E. medusa*, TABERLET *et al.* 1998, BABIK *et al.* 2004, URSENBACHER *et al.* 2006, VALDIOSERA *et al.* 2007, SCHMITT *et al.* 2007)
- (12) Dinári refugiumok (több foltban, számos fajjal)
- (13) Macedoniai refugiumok (több foltban, számos fajjal)



2. ábra: A Kárpát-medence belső faunadinamikája (VARGA 2006 után átrajzolva)

Ferdén vonalkázott terület szaggatott vonallal határolva, peremén nyilakkal: Carpathicum (incl. Dacicum) és kárpáti + dacikus hatások

Vízszintesen vonalkázott terület: Noricum

+ jelekkel kitöltött területek: pontuszi-pannon sztyepei (részben lösz-sztyepp) területek

Vastag hálózatos keleti-kárpáti területek: boreo-kontinentális jellegű keleti-kárpáti medencék

Sűrűn pontozott területek: szubmediterrán és mőziai hatású területek

Vékony szaggatott nyilak: preillír-prenorikus hatások

Vastag szaggatott nyilak: keleti-kárpáti összefüggések

Vékony folytonos nyilak: szubmediterrán és ősmátrai kapcsolatok

Vastag folytonos nyilak: kárpáti-pannon („Pracarthicum”) peremfluktuációk

VARGA Zoltán

Debreceni Egyetem, Evolúciós Állattani Tanszék

H-4010 DEBRECEN

Egyetem-tér 1.

E-mail: zvarga@tigris.unideb.hu