

# Das Problem der Formenbildung

## Ein Deutungsversuch mit Hilfe der Klimaökologischen Formel

Von

BRUNO PITTIONI (Wien)

Im Rahmen dieses Beitrages beschränke ich mich bewußt und ausschließlich auf die Glogersche Regel, deren Gültigkeit für Homöotherme von Gloger (2), Allen (1), Kleinschmidt (4), Görnitz (3) und Rensch (21) erkannt und überprüft wurde, während von Reinig (16) der Versuch einer Widerlegung unternommen wurde. Für Poikilotherme — und zwar Insekten — habe ich die Gültigkeit der Glogerschen Regel wiederholt nachgewiesen (7, 8, 9, 10). Im folgenden sei der Versuch unternommen, die Richtigkeit dieser Regel mit Hilfe der von mir aufgestellten Klimaökologischen Formel (8, 9, 10, 11) nachzuweisen, wodurch sich voraussichtlich die meisten der sogenannten „Ausnahmen“ — Rensch (20) gibt sie für die Glogersche Regel mit 6—12 % an — erklären und beseitigen lassen werden.

Meine Untersuchungen beschränken sich ausschließlich auf Apiden, insbesondere die Hummeln, die in ihrer individuellen Variabilität, Rassenbildung und Verbreitungsgeschichte unter den Hymenopteren als am besten erforscht angesehen werden können. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind im Hinblick auf die individuelle Variabilität und Rassenbildung von mir bereits vor Jahren niedergelegt worden (8, 9, 10); hier wird es meine Aufgabe sein, nachzuweisen, daß die auslösenden Faktoren der individuellen Variabilität (mit Ausnahme der aus den geschlossenen Variationsreihen herausfallenden „Aberrationen“, die höchstwahrscheinlich mutativen Ursprungs und damit zumeist der natürlichen Ausmerzung unterworfen sind), der Rassen- und Artbildung im Prinzip die gleichen, vor allem nämlich die Umgebungs-, in erster Linie die Klima-Einflüsse sind.

Als Hilfsmittel zu diesem Nachweis dienen mein Klimaökologischer Index und die Melanisationsintensität der jeweils untersuchten Art. Da ich mich bereits andernorts (8, 9, 10) ausführlich über diese Methode geäußert habe, beschränke ich mich hier auf das für das Verständnis Wichtigste.

Der Klimaökologische Index wird für das jeweilige Wohngebiet einer Form, Rasse oder Art mit Hilfe meiner Klimaökologischen Formel errechnet. Diese lautet:

$$N. (T + 20)$$

$$100. (B + 100) - (H + 1000)$$

wobei der damit erzielte Index bei Fundorten (Verbreitungsgebieten) mit einer Jahresdurchschnittstemperatur von 0° C oder weniger und gleichzeitiger absoluter Höhe von mehr als 100 m noch durch H/1000 geteilt werden muß. In dieser Formel bedeuten: N (Jahresdurchschnitt der Niederschläge), T (Jahresdurchschnitt der Temperatur), B (Geographische Breite) und H (Absolute Höhe). Die beiden zuletzt genannten Faktoren waren bisher in Klimaformeln meines Wissens niemals berücksichtigt worden, sind aber für die Bestimmung der jeweiligen lokalen Klimaverhältnisse von ausschlaggebender Bedeutung. Da wir bei der Errechnung des klimaökologischen Index auf die Angaben

meteorologischer oder geographischer Handbücher angewiesen sind, ist es unumgänglich notwendig, die dort gefundenen Werte erst einer gewissen Korrektur zu unterziehen, was durch die Einführung der Faktoren B und H in die Formel geschieht.

Wenn z. B. in einem meteorologischen Werk für ein Gebiet eine Jahresdurchschnittstemperatur von  $15^{\circ}\text{C}$  angegeben wird, so kann diese immer noch das Mittel sein zwischen sehr tiefen und sehr hohen Temperaturen der kältesten und wärmsten Jahreszeit (kontinentales Klima) oder zwischen zwei Extremtemperaturen, die kaum voneinander abweichen (ozeanisches Klima). Bei einer Reduktion auf den Meeresspiegel ergeben sich die geringsten Schwankungen im Äquatorialgebiet, von wo sie polwärts ständig zunehmen, woraus sich die Bedeutung des Faktors B ergibt. Noch auffälliger aber ist die Bedeutung des Faktors H. Es ist absolut nicht gleichgültig, ob die Niederschläge in Form von Regen oder Schnee fallen, insbesondere in Gebirgen. Schnee wird ökologisch als Feuchtigkeit erst zur Zeit der Schneeschmelze wirksam. Wenn man daher in Hochgebirgen die jährlichen Durchschnittsniederschläge z. B. mit 2000 mm angeführt findet, so kann dies zu einer argen Täuschung Veranlassung geben. Erstens besteht ein beträchtlicher Prozentsatz dieser Niederschläge aus Schnee; der aber ist trocken. Von diesem Schnee verdunstet weiterhin noch vor der Schmelze ein nicht gering zu schätzender Teil, der dem Gebiete ökologisch somit verloren geht. Bei der Schmelze aber bringen es die orographischen Verhältnisse des Gebirges mit sich, daß der weitaus größte Teil des Schmelzwassers bereits unter der Schneedecke nach tieferen Lagen abfließt und daher ebenfalls für jenes Gebiet, für welches die Niederschläge mit 2000 mm angegeben werden, verloren geht. Nur ein verhältnismäßig geringer Prozentteil der gemessenen und angegebenen Niederschläge wird also in den höheren Gebirgslagen ökologisch wirksam. Daraus erklärt sich ja auch der Tundrencharakter der Hochgebirgslagen; Tundren aber sind Kältesteppen, also ausgesprochene Trockengebiete. Aus dem Gesagten geht klar hervor, daß eine alleinige Berücksichtigung der Niederschläge (ohne Korrektur durch den Faktor H) unausweichlich zu falschen Werten führen muß. Die bisherigen Klimaformeln mußten daher für die Gebirgslagen notwendigerweise Indices ergeben, die in Widerspruch standen zu den tatsächlichen ökologischen Verhältnissen dieser Gebirge.

Die Melanisationsintensität wird von mir in ganz roher Form in der Weise festgestellt, daß ich (in den folgenden Fällen) die Körperbehaarung in 10 Bezirke, die auftretenden Hauptfarben aber in 3 Kategorien einteile. Die 1. Kategorie (weiß-greischwarz) entspricht dem geringsten Melanisationsgrad und erhält den Wert 0, die 2. Kategorie (braun-rot) stellt einen mittleren Melanisationsgrad dar mit dem Wert 0.5 und die 3. Kategorie (schwarz) erhält als höchste Melanisationsstufe den Wert 1. Die Melanisationsintensität eines Individuums wird demnach ermittelt, indem ich für jeden der 10 Bezirke den jeweiligen Melanisationswert einsetze und diese 10 Werte addiere. Die nachfolgenden Ausführungen zeigen, daß schon diese rohe Methode zu überraschenden Resultaten führt.

Die „individuelle Variabilität“ kann in ihrer Abhängigkeit von den Klimaeinflüssen (mit der oben gemachten kleinen Einschränkung) durch meine Untersuchungen (8, 9, 10) als nachgewiesen angesehen werden. Ich beschränke mich daher im folgenden bloß auf zwei Beispiele an Hand zweier äußerst variabler Arten, des fast transpaläarktisch verbreiteten *Bombus pratorum* L. und des erst kürzlich von mir geklärten (12) *Bombus flavescens* Sm. aus SO-Asien.

Tabelle 1 \*

Name	Herkunft	Index	Mel.-Int.
<i>B. flavescens mearnsi</i> Ashm.	Bremen	2.04	9
<i>B. pratorum pratorum</i> L.	Lessachtal, Kärnten	1.97	8
<i>B. pratorum donovanellus</i> K.	Rohrwald bei Wien	1.00	7
<i>B. flavescens mearnsi</i> Ashm.	Philippinen	10.05	9
<i>B. flavescens geei</i> Cckll.	Kiangsi	8.66	18
<i>B. flavescens dilutus</i> Frison	Tschekiang	4.80	5

Aus vorstehender Zusammenstellung ergibt sich — ebenso wie bei den von mir andernorts untersuchten Formen (8, 9, 10) — ein deutliches Abnehmen der Melanisationsintensität mit abnehmenden klimaökologischen Indices. Im Gegensatz zu Re in ig (16) kann bei diesen Formen von einer Ab- bzw. Zunahme der Melanisationsintensität in Richtung auf irgendein Ausbreitungszentrum nicht die Rede sein. So ist zwar *decoloratus* bisher nur aus Norddeutschland bekannt geworden, *pratorum typicus* tritt vorherrschend aber nicht nur im größten Teil der mittleren Höhenlagen der Alpen, sondern auch in Südfinnland und in den Gebirgen der Balkanhalbinsel auf, während *donovanellus* in den Wald- und Auegebieten nördlich von Wien, aber auch in den tieferen Lagen der Balkanhalbinsel überall überwiegen kann. Hier kann also von einer Ausbreitungsrichtung auch nicht einmal annähernd gesprochen werden, die Formen treten in anscheinend gänzlicher Unregelmäßigkeit über das ganze Verbreitungsgebiet verstreut auf. Erst eine Untersuchung der kleinen Verbreitungsgebiete vorherrschender Formen im Hinblick auf ihre klimaökologischen Indices zeigt, daß eine sehr weitgehende Abhängigkeit der Melanisationsintensität von den in meiner Formel zur Verwendung gelangenden Faktoren feststellbar ist. Ganz ebenso verhält es sich bei den Formen des *B. flavescens* Sm.; *mearnsi* als eine der dunkelsten Formen tritt vorherrschend auf den Philippinen, aber auch auf Formosa und in Siam auf, *geei* ist typisch für SO-China, *dilutus* für Tschekiang. Alle drei Formen kommen in SO-China auch nebeneinander vor, wo aber *mearnsi* und *dilutus* zahlenmäßig sehr stark zurücktreten, *mearnsi* fehlt in Tschekiang, *dilutus* hingegen auf den Philippinen, Formosa und in Siam. Auch hier keinerlei Abhängigkeit der Melanisationsintensität von einer Ausbreitungsrichtung, hingegen deutliche Abhängigkeit von den klimaökologischen Verhältnissen des jeweiligen Wohngebietes.

Daß sich die Rassen einer Art ganz analog verhalten wie die „individuellen“ Formen, habe ich ebenfalls bereits nachgewiesen (9). Ich

\*) Als Fundorte wurden von mir für jede Form jeweils solche angeführt, an denen diese Form entweder deutlich vorherrschend vorkommt oder von wo sie bisher ausschließlich bekanntgeworden ist (z. B. *decoloratus*). Weiter wurden nur solche Formen gewählt, die sowohl bei den Männchen wie auch bei den Weibchen und Arbeiterinnen auftreten können.

möchte mich daher auch bezüglich dieser darauf beschränken, an Hand der klimaökologischen Indices und der Melanisationswerte der Rassen dreier *Bombus*-Arten nachzuweisen, daß das bei den Individualformen erkannte auch für die Rassen einer Art zutrifft.

Tabelle 2 \*

Name:	Verbreitung:	Index	Mel.-Int.
<i>B. lapponicus</i>			
<i>scandinavicus</i> Fr. u. Wg.	Tiefere Lagen Skand.	2.18	8
<i>B. lapponicus lapponicus</i> Fabr.	Sibirien	0.44	5
<i>B. lapponicus sylvicola</i> K.	Kanada	0.41	4
<i>B. balteatus balteatus</i> Dahlb.	Skandinavische Fjälle	0.70	4
<i>B. balteatus nivalis</i> Dahlb.	Sibirien	0.44	3.
<i>B. lapidarius lapidarius</i> L.	Mitteleuropa	1.89	9
<i>B. lapidarius decipiens</i> Pér.	Südspanien	1.15	6

Auch hier sehen wir, daß abnehmende Melanisationsintensität Hand in Hand geht mit abnehmenden klimaökologischen Indices. Dies geht so weit, daß z. B. *lapponicus scandinavicus* auf die tieferen und Küsten-Lagen Skandinaviens beschränkt bleibt, während der sibirische *lapponicus lapponicus*, der sich vom kanadischen *sylvicola* färbungsmäßig nur sehr wenig unterscheidet, in Skandinavien auf die Fjällregionen beschränkt bleibt, also auf ein Verbreitungsgebiet, dessen durchschnittliche klimaökologische Indices (vergl. *balteatus balteatus*) den sibirischen viel näher liegen als denjenigen der tiefen Lagen Skandinaviens. In Skandinavien könnte man also der Meinung sein, daß es sich bei *scandinavicus* und *lapponicus typicus* bloß um „individuelle“ Färbungsformen handelt. Erst ein genaues Studium des Gesamtverbreitungsgebietes und der diesem eigenen klimaökologischen Indices sowie der individuellen Variabilität einerseits des *scandinavicus*, andererseits des *lapponicus* zeigt, daß es sich um zwei verschiedene Rassen mit ganz verschiedener ökologischer Valenz handelt. Tatsächlich steht *lapponicus lapponicus* dem kanadischen *lapponicus sylvicola* nicht nur färbungsmäßig, sondern auch im Hinblick auf dessen ökologische Valenz sehr nahe, wie aus den nahezu übereinstimmenden durchschnittlichen klimaökologischen Indices hervorgeht. Auch die Rassen der beiden anderen oben angeführten Arten verhalten sich ganz entsprechend. Auch hier besteht keinerlei Zusammenhang zwischen Aufhellung bzw. Verdunkelung und Ausbreitungsrichtung. Sowohl *scandinavicus* wie *sylvicola* sind ausgesprochen periphere Rassen; die eine aber zeigt weitgehende Verdunkelung, die andere zwar nur geringe, aber doch deutliche Aufhellung gegenüber dem typischen *lapponicus*. Aus Gründen, die ich andernorts (9) dargelegt habe, müssen wir die Färbung

\*) Die klimaökologischen Indices sind als Durchschnittsindices, gewonnen aus dem Hauptverbreitungsgebiet der einzelnen Rassen, zu verstehen. Die Melanisationswerte sind die der am weitesten verbreiteten Färbungsform des Weibchens der jeweiligen Rasse.

des rezenten *lapponicus typicus* als eine verhältnismäßig primitive ansehen, *lapponicus* steht also der gemeinsamen Ausgangsrasse färbungsmäßig am nächsten, während *scandinavicus* am stärksten abgeleitet ist. Etwas weniger abgeleitet erscheint *sylvicola*; trotzdem ist er heller, was im Gegensatz zu Reinig's Auffassung steht, der übrigens darüber hinaus den Fehler begeht, daß er rezente Rassen voneinander ableitet. Seine „Widerlegung“ der Glogerschen Regel steht daher schon aus diesem Grunde auf sehr schwacher Basis.

Im folgenden sei nun gezeigt, daß sich auch die Arten eines Subgenus ganz ebenso verhalten wie die Rassen und Individualformen einer Art. Ich habe aus Raumersparnis die folgenden Beispiele so gewählt, daß sie verschiedenen zoogeographischen Regionen entstammen und überdies die verschiedenen Möglichkeiten der Färbungs-Aufeinanderfolge möglichst eindrucksvoll in ihrer Abhängigkeit von den klimatischen Gegebenheiten der entsprechenden Verbreitungsgebiete aufzeigen.

Tabelle 3

Name	Verbreitung	Index	Mel.-Int.
<i>B. lapidarius</i> L.	Mitteleuropa	1.89	9
<i>B. alticola</i> Kriechb.	Hochalpen	1.50	4
<i>B. sicheli</i> Rad.	Nordeuropäisch-sibirische Taiga	0.56	4
<i>B. incertus</i> Mor.	Vorderasiatische Hochgebirge	0.53	3
<i>B. bicoloratus</i> Sm.	Formosa	10.19	7
<i>B. irisanensis</i> Cckll.	Philippinen	10.05	7
<i>B. tajushanensis</i> Pitt.	Fukien	8.66	4
<i>B. senex</i> Vollenh.	Sumatra	7.18	3
<i>B. xanthopus</i> Kriechb.	Korsika	2.91	9
<i>B. terrestris</i> L.	Tiefere Lagen Mitteleuropas	1.89	6
<i>B. lucorum</i> L.	Höhere Lagen Mitteleuropas	1.50	6
<i>B. sporadicus</i> Nyl.	Nordeuropa	0.70	4
<i>B. patagiatus</i> Nyl.	Sibirische Taiga	0.56	3
<i>B. sapporoensis</i> Cckll.	Sachalin	0.79	7
<i>B. ignitus</i> Sm.	Korea	2.21	9
<i>B. fervidus</i> Fabr.	USA mit Ausnahme des Südens	0.23	2
<i>B. americanorum</i> Fabr.	Mexico	2.28	6
<i>B. kohli</i> Cckll.	Brasilien	9.47	10
<i>B. medius</i> Cress.	Paraguay	4.16	7
<i>B. dahlbomi</i> Guerin	Chile	1.36	5

Bei den vorstehenden vier Subgenera der Gattung *Bombus* ist ebenso wie bei den Individualformen und den Rassen einer Art deutlich die Beziehung zwischen Melanisationsintensität und Klima gegeben. Während aber bei den beiden ersten Subgenera, *Lapidariobombus* und *Senexibombus*, ein richtungsmäßiges geographisches Fortschreiten der Melanisierung kaum nachzuweisen ist, ist ein solches bei den beiden folgenden Untergattungen, *Bombus* s. str. für die Paläarktis und *Fervidobombus* für die nearktische und neotropische Region, geradezu in die Augen springend.

Nach Re in ig müßte bei *Bombus* s. str. die Art *patagiatus* im Ausbreitungszentrum gelegen sein, da die peripher von ihr liegenden Arten deutliche Verdunklung aufweisen. Es müßte also, um die Re in igsche Methode — nämlich Re zentes von Re zentem abzuleiten — beizubehalten, westwärts vorerst *sporadicus*, von diesem *lucorum*, dann *terrestris* und schließlich *xanthopus* abgeleitet werden. Das ist natürlich unmöglich. Tatsache ist, daß *patagiatus* die nächsten Beziehungen zu *lucorum* und dieser zu *terrestris* aufzuweisen hat, während *xanthopus* etwas abseits steht. Hingegen gehört *sporadicus* eher in die Verwandtschaft des *sapporoensis* und *ignitus* als in diejenige des *lucorum-terrestris-patagiatus*. Wir sehen also, daß wir es bei den oben fortschreitend von W nach O gereihten Arten mit zwei bis drei kleineren Verwandtschaftskreisen zu tun haben, die sich gegenseitig in ihrer geographischen Aufeinanderfolge mehrweniger durchdringen bzw. vertreten. Trotzdem aber schreiten sie in ihrem Melanisationsgrad — ganz unabhängig von jeder engeren verwandtschaftlichen Beziehung — in einer Weise fort, die nicht nur in völliger Übereinstimmung mit den jeweiligen klimaökologischen Indices steht, sondern darüber hinaus auch für den klimatologisch nur wenig Geschulten auf den ersten Blick erkennen läßt, daß stärkste Melanisation an ozeanisch-warme Klimate (Korsika, Korea), geringste Melanisation aber an extrem kontinentales Klima (Taiga) gebunden erscheint. Wer an der Richtigkeit dieser Tatsache aber immer noch Zweifel hegen sollte, müßte sich durch das letzte Beispiel, nämlich durch die Verhältnisse beim Subgenus *Fervidobombus* in Amerika, überzeugen lassen. Der Verlauf der Index- und Melanisationskurve dieser Arten ist nämlich ein genaues Spiegelbild derjenigen der *Bombus* s. str.-Arten. Hier nimmt die Melanisation schrittweise mit den klimaökologischen Indices zu, erreicht einen Höhepunkt und nimmt ebenso gleichmäßig wieder ab, während wir bei den *Bombus*-Arten den entgegengesetzten Vorgang beobachten können. Und auch hier bei den *Fervidobombus*-Arten ist die Erklärung die gleiche. Während dort ein Fortschreiten von feucht-warmem über trocken-kühles zu feucht-warmem Klima feststellbar ist, ist es hier ein Fortschreiten von trocken-kühlem über feucht-warmes in trocken-kühles Klima. Auch hier setzt sich die Färbungsreihe ungeachtet der engeren verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arten zueinander in strenger Abhängigkeit von den Klimafaktoren fort.

Es scheint demnach, daß wir es bei der Glogerschen Regel zumindest bei manchen Poikilothermen mit einer ausgesprochenen Gesetzmäßigkeit zu tun haben. Wir sehen, daß sich im Prinzip kein Unterschied machen läßt zwischen den sogenannten „individuellen Variationen“, den Rassen und den Arten eines engeren Verwandtschaftskreises. Die Rassen und Arten unterliegen einundderselben Gesetzmäßigkeit wie die Individualformen, was die Abhängigkeit ihrer Färbung von Klima-Faktoren anbe-

trifft. Da ich andernorts (9) aber nachweisen konnte, daß auch die ökologische Valenz in Beziehung zum Färbungsbild bzw. zum Melanisationsgrad steht — und zwar in der Weise, daß stark abgeleitete Färbungsformen zumeist auch durch geringe Weite der ökologische Valenz ausgezeichnet sind —, so ergibt sich der logische Schluß, daß die klimatischen Einwirkungen es sind, durch welche die Melanisationsintensität und in weiterer Folge auch die ökologische Valenz bewirkt wird, und zwar ganz gleichgültig, ob es sich um die fälschlich immer gering geschätzten Individualformen oder um Rassen und verwandte Arten handelt.

Nur auf dieser Basis läßt sich das Phänomen der regionalen Konvergenzen zufriedenstellend erklären. Wenn es nämlich das Klima ist, das die Färbung bedingt, dann wird es nicht mehr verwunderlich erscheinen, daß wir in bestimmten Verbreitungsgebieten — zumeist in solchen mit besonders extrem wirkenden Klimafaktoren — eine weitgehende Übereinstimmung im Färbungsbild auch nicht näher verwandter Arten feststellen können (12). Bei den Hummeln kämen hier z. B. die bekannten Melanisationszentren in Frage, in denen fast alle dort auftretenden Arten in besonders hohen Melanisationsgraden vertreten sind. Kleinere solche Melanisationszentren sind z. B. Schleswig-Holstein und Nordwestdeutschland (hier sind es vor allem stark melanierte Individualformen, die gehäuft auftreten) bzw. Korsika mit eigenen stark melanierten Rassen und sogar endemischen solchen Arten. Große derartige Melanisationsgebiete aber sind die feucht-heißen Urwaldgebiete Südamerikas und Indonesiens, in denen hochmelanierte Arten aus den verschiedensten Subgenera auftreten. Nur so läßt sich das gehäufte Vorkommen stark weißbehaarter Arten der verschiedensten Subgenera in den vorderasiatischen Gebirgen (Kaukasus, Armenien, Elburs), die Greis-Färbung der meisten Pamir-Arten und das vorherrschende Lehmgelb der meisten chinesischen Hummeln erklären. Der sogenannte „genius loci“ ist eben nichts anderes als die Auswirkung der in meiner Klimaökologischen Formel zur Anwendung gelangenden Faktoren.

Das Primäre sind also die klimatischen Gegebenheiten eines Gebietes. Von diesen hängt es ab, welche Arten (Rassen, Formen) im Hinblick auf ihre ökologische Valenz dort vorkommen können. Da sich in Gebieten mit extremen klimatischen Bedingungen nur Arten (Rassen, Formen) mit stark abgeleiteter ökologischer Valenz halten können, diese aber in der Mehrzahl der Fälle durch stark abgeleitete Färbung ausgezeichnet sind, erklärt sich die weitgehende Uniformität der in einem derartigen Gebiet auftretenden Arten (Rassen, Formen), d. h. die Erscheinung der regionalen Konvergenz. Ausnahmen im uniformen Färbungsbild der in einem derartigen Gebiet vorkommenden Arten werden nur durch solche Formen hervorgerufen, die dank ihrer außerordentlich weitgespannten ökologischen Valenz, also ihrer ausgesprochenen Euryökie, in die Lage

versetzt sind, auch in Gebieten mit derart extremen Lebensbedingungen noch leben zu können. Umgekehrt erklärt sich die Erscheinung der regionalen Divergenz aus der Wirkung der verschiedenen Klimabedingungen auf die Rassen einer Art, bzw. die Arten eines engeren Verwandtschaftskreises.

Die Formenbildung läßt sich somit — zumindest im Geltungsbereich der Glogerschen Regel — mit Hilfe der Klimaökologischen Formel auf einen gemeinsamen Nenner bringen und erweist sich als klimabedingt. Da diese Beziehung für eine Gruppe von poikilothermen Tieren hiermit nachgewiesen erscheint, die Glogersche Regel aber ursprünglich für Homöotherme aufgestellt wurde, ist die Vermutung naheliegend, daß diese Regel für alle Tiere in gleicher Weise Gültigkeit hat.

## Literatur:

1. Allen, J. A. (1877): The influence of physical conditions in the genesis of species — *Radical Rev.* 1, p. 108—140.
2. Gloger, C. L. (1833): Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klimas — Breslau.
3. Görnitz, K. (1923): Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern — *J. Ornith.* 71, p. 456—511.
4. Kleinschmidt, O. (1901): Der Formenkreis *Falco Hierofalco* und die Stellung der ungarischen Würgfalken in demselben — *Aquila* 8, p. 1—49.
5. Kleinschmidt, O. (1926): Die Formenkreislehre und das Weitwerden des Lebens — Halle.
6. Kleinschmidt, O. (1934): Die Raubvögel der Heimat — Leipzig.
7. Pittioni, B. (1940): Die Hummeln und Schmarotzerhummeln von Venezia Tridentina — *Mem. Mus. Stor. Nat. Ven. Trid.* 5/1, p. 3—43.
8. Pittioni, B. (1941): Die Variabilität des *Bombus agrorum* F. in Bulgarien — *Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia* 14, p. 238—311.
9. Pittioni, B. (1942/43): Die borealpinen Hummeln und Schmarotzerhummeln — *Ibid.* 15, p. 155—280; 16, p. 1—77.
10. Pittioni, B. (1949): *Stelis minima* Schck., eine seltene und wenig bekannte Schmarotzerbiene — *Ztschr. Wien. Ent. Ges.* 34, p. 29—39.
11. Pittioni, B. (1949): Die Klimaökologische Formel als Hilfsmittel der biogeographischen Forschung — *Wetter und Leben*, Wien, 2, Heft 7/8, p. 161—167.
12. Pittioni, B. (1949): Beiträge zur Kenntnis der Bienenfauna SO-Chinas. Die Hummeln und Schmarotzerhummeln der Ausbeute J. Klapperich (1937/38) — *Eos Madrid* 25, 3/4, p. 241—289.
13. Pittioni, B. und Schmidt, R. (1942/43): Die Bienen des südöstlichen Niederdonau — *Niederdonau, Natur und Kultur*, Wien 19, p. 1—69; 24, p. 1—89.
14. Reinig, W. F. (1935): Über die Bedeutung der individuellen Variabilität für die Entstehung geographischer Rassen — *SB. Ges. naturf. Fr. Berlin*, p. 50—69.
15. Reinig, W. F. (1937): *Melanismus, Albinismus und Rufinismus* — Leipzig.
16. Reinig, W. F. (1938): *Elimination und Selektion* — Jena.
17. Reinig, W. F. (1939): Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, p. 170—206.
18. Rensch, B. (1929): *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung* — Berlin.
19. Rensch, B. (1932): Über die Bedeutung des Prinzips geographischer Rassenkreise — *Geogr. Z.* 38, p. 157—166.
20. Rensch, B. (1933): *Zoologische Systematik und Artbildungsprobleme* — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 35, p. 19—83.
21. Rensch, B. (1936): *Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern* — *Arch. Naturg. (N. F.)* 5, p. 317—363.
22. Rensch, B. (1938): Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsprägung von homöothermen Tieren zu Recht? — *Arch. Naturg. (N. F.)* 7, p. 364 bis 389.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.](#)

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Pittioni Bruno

Artikel/Article: [Das Problem der Formenbildung - Ein Deutungsversuch mit Hilfe der Klimaökologischen Formel 254-261](#)