

Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse  
vom 5. April 1979

Sonderabdruck aus dem Anzeiger der math.-naturw. Klasse der  
Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Jahrgang 1979, Nr. 3

(Seite 67 bis 78)

Das wirkl. Mitglied Helmuth Zapfe legt für den Anzeiger  
eine Arbeit vor:

„Die taxonomische und stammesgeschichtliche  
Position des Bambusbären (Carnivora, Mammalia).  
Gebiß-Analyse und Fossildokumentation.“ (The taxonomic  
and phylogenetic position of the Giant Panda: Carnivora,  
Mammalia. Teeth-analysis and the fossil record.) Von Erich  
Thenius. (Institut für Paläontologie der Universität Wien)  
Mit 3 Textabbildungen.

Zusammenfassung: Die taxonomische und phylogenetische  
Stellung des Bambusbären oder Großen Panda (*Ailuropoda  
melanoleuca* [David]) wird an Hand einer Gebißanalyse — unter  
Berücksichtigung morphologisch-anatomischer, serologischer,  
karyologischer und ethologischer Befunde sowie von Fossil-  
funden — kritisch untersucht. Das Ergebnis lautet: Entgegen  
der bisherigen Auffassung des Verfassers ist *Ailuropoda  
melanoleuca* ein Angehöriger der ursiden Arctoidea, dessen  
Stammlinie sich jedoch frühzeitig von jener der Bären (Ursidae)  
getrennt hat. Dies und die seither erworbenen Sondermerkmale  
machen eine taxonomische Abtrennung als eigene Familie  
(Ailuropodidae Pocock) notwendig. Nähere verwandtschaftliche  
Beziehungen bestehen weder zu den Katzenbären oder Kleinen  
Pandas (*Ailurus fulgens*), noch zu den übrigen Kleinbären  
(Procyonidae). Die Ähnlichkeiten bzw. Übereinstimmungen mit  
diesen beruhen auf gemeinsamen Primitivmerkmalen (Symplesio-  
morphien) bzw. Konvergenzerscheinungen durch eine ähnliche  
Ernährungsweise.

*Agriarctos Kretzoi* aus dem Jung-Miozän (Pannon bzw. Vallesien) von Mittel- und Westeuropa wird als Angehöriger der Ailuropodidae klassifiziert. *Agriarctos* dokumentiert die spätestens im jüngeren Mittel-Miozän erfolgte Trennung von ursiden Formen aus der Verwandtschaft von *Ursavus* und den für den Bambusbären kennzeichnenden „trend“ in der Ausbildung der Prämolaren.

Summary: Revision of the taxonomic and phylogenetic position of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) from Szechuan and adjacent districts of China after a teeth-analysis. The giant panda is a very old offshoot of the early bear stock, but developed in another direction than *Ursus* and the other recent ursids. However *Ailuropoda* is not a form related to the *Hyaenarctos*- (= *Agriotherium*) group of the Late Tertiary, as was suggested from Winge, Schlosser, Weber, Bardenfleth, Matthew, Erdbrink and Hendeby. The *Ailuropoda*-line can be traceable back to *Agriarctos* from the Late Miocene (Vallesian) from Europe, which is probably a descendant from a Middle-Miocene species of *Ursavus*. The combination of morphological, anatomical, karyological and ethological characters of the giant panda suggested a separation as a family (Ailuropodidae), distinct from the Ursidae, an opinion, which for the first time is articulated by Pocock.

Relationships between *Ailuropoda* and the smaller panda (*Ailurus fulgens*) are not existent. The common characters and the resemblances are either symplesiomorph features or convergencies, which are in relation to a similar alimentation.

Einleitung und Problemstellung: Die taxonomische Stellung des Bambusbären (*Ailuropoda melanoleuca*) wird seit seiner Entdeckung durch den französischen Jesuitenpater Abbé Armand David im Jahr 1869 diskutiert. *Ailuropoda melanoleuca* wurde entweder als Angehöriger der Bären (Ursidae) oder als solcher der Kleinbären (Procyonidae einschließlich Ailuridae) klassifiziert, wobei er einerseits mit der jungtertiären *Agriotherium*- (= „*Hyaenarctos*“) Gruppe, andererseits mit dem rezenten Katzenbären (*Ailurus fulgens*) in nähere verwandtschaftliche Beziehungen gebracht wurde, sofern er nicht überhaupt als Vertreter einer eigenen Familie (Ailuropodidae Pocock 1921) angesehen wurde. Ungeachtet dessen lautet das Problem somit: Ist der Bambusbär ein aberranter, auf Bambusnahrung spezialisierter Urside oder ein großwüchsiger Verwandter des kleinen Panda oder Katzenbären?

Auf Grund wesentlicher morphologisch-anatomischer, karyologischer und auch ethologischer Befunde ist der Verfasser unter Berücksichtigung fossiler Funde seinerzeit (1960, 1969, 1972) zusammen mit Autoren wie Milne-Edwards, Mivart, Lankester, Gregory, Simpson, Colbert und Piveteau zur Auffassung gelangt, daß der Bambusbär weder ein Angehöriger der Ursiden sei, noch vom *Agriotherium*-Stock abgeleitet werden könne.

Vor wenigen Jahren kam Sarich (1973) auf Grund serologischer Befunde jedoch zu dem Ergebnis, daß der Bambusbär ein Urside sei, nachdem bereits Davis (1964) auf Grund eingehender anatomischer Studien zum gleichen Ergebnis gekommen war. Die Befunde von Sarich und die in jüngster Zeit (1978) vom bekannten Frankfurter Anatomen D. Starck gleichfalls vertretene Auffassung, daß *Ailuropoda melanoleuca* zu den echten Bären (Ursidae) gerechnet werden darf, waren Anlaß für eine Untersuchung auf odontologischer Grundlage unter Berücksichtigung der Fossilfunde. Anliegen dieser Studie war zugleich, die Aussagekraft serodiagnostischer Befunde in taxonomischer und stammesgeschichtlicher Hinsicht zu überprüfen. Wie der Verfasser bereits an anderer Stelle (1969 b, 1976 a) ausgeführt hat, kommt serodiagnostischen Befunden eine wesentliche Bedeutung für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Beziehungen zu. Zu beachten ist allerdings die Erfahrungstatsache, daß derartige serologische Befunde taxonomisch nur beschränkt auswertbar sind, da die Protein-(Albumin-)Evolution langsamer verläuft als die „adaptive“ Evolution. Dies bedeutet, daß die Serodiagnostik besonders bei stark spezialisierten Formen Aufschluß über die stammesgeschichtliche Herkunft zu geben vermag.

Die mit der systematisch-phylogenetischen Stellung des Bambusbären verbundene Problematik war somit zugleich auch mit der Frage nach der Verwendbarkeit serodiagnostischer Befunde für die Phylogenese verknüpft. Waren die bisher auf Grund morphologisch-anatomischer, karyologischer und ethologischer Kriterien gewonnenen Ergebnisse oder die serologischen Ergebnisse falsch?

Gebiß-Analyse und ihre Methodik: Das Gebiß, besonders das Backengebiß, wurde bei taxonomischen und phylogenetischen Untersuchungen stets als wichtiger Merkmalskomplex berücksichtigt und zwar nicht nur von Paläontologen, sondern auch von Zoologen. Die erste ausführliche Analyse des Gebisses des Bambusbären stammt von Bardenfleth (1914), weitere von Matthew

(1929), Gregory (1936), Simpson (1945), Erdbrink (1953), Thenius (1960, 1969) und Hendey (1972). Während Bardenfleth, Matthew, Erdbrink und Hendey *Ailuropoda melanoleuca* als Angehörigen der Ursiden klassifizieren und von *Agriotherium* (= „*Hyaenarctos*“) bzw. *Indarctos* ableiten, wird der Bambusbär von Gregory, Simpson und Thenius wegen der von den rezenten Ursiden völlig verschiedenen Ausbildung des Prämolarengebisses und dessen Übereinstimmung mit *Ailurus fulgens* als Angehöriger der Procyoniden bzw. Ailuriden angesehen. Die Ähnlichkeiten im Molarengebiss zwischen *Ailuropoda* und den (meisten) Ursiden werden dabei als Konvergenzen gedeutet (Abb. 1).

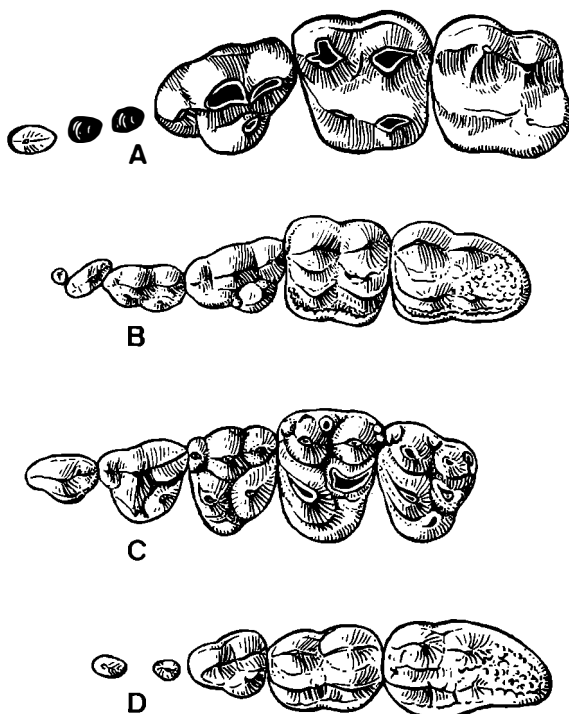


Abb. 1. Backenzahngebiss von A) *Agriotherium insignis* ( $P^1$ ,  $P^4$ — $M^2$  sin. und Alveolen von  $P^2$  und  $P^3$ ) aus dem Pliozän von Montpellier, B) *Ailuropoda melanoleuca* ( $P^2$ — $M^2$  sin.), rezent, C) *Ailurus fulgens* ( $P^2$ — $M^2$  sin.), rezent und D) *Ursus arctos* ( $P^1$ ,  $P^3$ — $M^2$  sin.), rezent. Beachte Reduktion der vorderen Prämolaren bei Ursiden (*Ursus* und *Agriotherium*) gegenüber *Ailuropoda* und *Ailurus* sowie urside Vergrößerung der Molaren bei *Agriotherium*, *Ailuropoda* und *Ursus*.  $\frac{2}{3}$  nat. Größe

Die neuerliche Untersuchung durch den Verfasser stützt sich nicht nur — wie seinerzeit — auf die Morphologie der Zahnkronen, sondern auch auf eine Analyse der Zahnwurzeln. Wie der Verfasser bereits mehrfach nachweisen konnte (1953, 1976 b), kann eine erfolgversprechende Analyse des Backengebisses verschiedentlich nur unter Berücksichtigung der Zahnwurzeln erfolgen. Die Zahnwurzeln verhalten sich gegenüber Elementen der Zahnkrone meist etwas konservativer. Diese Feststellung ermöglicht Aussagen darüber, ob ein gegenüber anderen Arten einfach gebauter Backenzahn als primitiv oder als abgeleitet zu bewerten ist und damit Angaben über die phyletische Lesrichtung. Als Beispiel sei das in Zusammenhang mit der Piscibzw. Carnivorie sekundär vereinfachte Backengebiß des Eisbären (*Ursus maritimus*) genannt, der sich dadurch vom Braunbärenstock ableiten läßt. Weiters wird dadurch verschiedentlich erst die Homologisierung von Zahnhöckern und damit deren genetische Interpretation möglich, die wiederum Voraussetzung für einen Vergleich darstellt.

Im konkreten Fall geht es darum, ob die in vieler Hinsicht übereinstimmende Ausbildung der Prämolaren bei *Ailuropoda* und *Ailurus* eine Spezialhomologie, also ein synapomorphes Merkmal darstellt oder ob es sich um eine Konvergenzerscheinung handelt, die in Zusammenhang mit der ähnlichen Ernährungsweise steht. Als diagnostisch besonders wichtiger Zahn gilt bei den Carnivoren der P<sup>4</sup>. Dieser Zahn ist bei den rezenten Ursiden (*Ursus*, *Helarctos*, *Tremarctos*, *Melursus*) völlig verschieden von dem von *Ailuropoda melanoleuca* ausgebildet. Während bei den Ursiden stets nur zwei Außenhöcker (Para- und Metacon) und ein Innenhöcker (Protocon) entwickelt sind und der Paracon als Haupthöcker wesentlich höher und kräftiger ist, besitzt der P<sup>4</sup> vom Bambusbären drei Außenhöcker (Parastyl, Para- und Metacon) und zwei Innenhöcker. Er entspricht dadurch morphologisch dem von *Ailurus fulgens*. Auch die beiden vorderen Prämolaren (P<sup>2</sup> und P<sup>3</sup>) von *Ailuropoda* weichen durch ihre mehrspitzige Krone und die Zweiwurzeligkeit von jenen der Ursiden ab, sofern sie bei diesen nicht völlig reduziert sind. Bei *Ailurus* und den übrigen Procyoniden sind sie hingegen gleichfalls zweiwurzelig und meist mit einer mehrspitzigen Krone versehen. Es erscheint daher verständlich, daß der Bambusbär von Gregory, Simpson und Thenius auf Grund der Gebißanalyse (und anderer Merkmale) mit *Ailurus* und nicht mit den Ursiden in nähere verwandtschaftliche Beziehungen gebracht wurde.

Für den Phylogenetiker bildet die Homologisierung der Zahnhöcker die Basis. Der primäre Innenhöcker (Protocon = Deuterocon früherer Autoren) des P<sup>4</sup> besitzt einen eigenen Wurzelast. Dieser liegt bei *Ailuropoda melanoleuca* in der hinteren (distalen) Zahnhälfte. Demnach entspricht der hintere Innenhöcker dem Protocon, der vordere und gelegentlich zwischen beiden ausgebildete weitere Höcker hingegen sind phyletische Neubildungen (Abb. 2). Bei *Ailurus fulgens* liegt die linguale

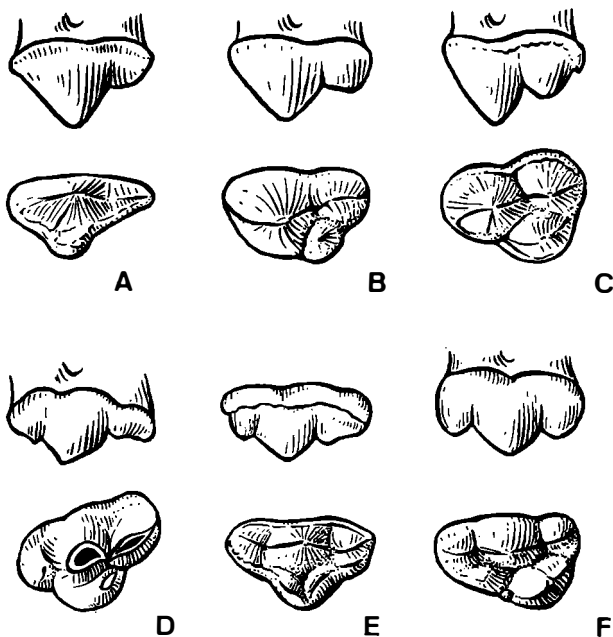


Abb. 2. P<sup>4</sup> sin. von *Ursavus primaevus*, Mittel-Miozän (A), *Ursus böckhi* (B), Pliozän, *Ursus arctos*, rezent (C), *Agriotherium insignis*, Pliozän (D), *Agriarctos* sp., Jung-Miozän (E) und *Ailuropoda melanoleuca*, rezent (F). Beachte Verschiebung des Innenhöckers nach hinten bzw. Ausbildung eines Parastyls unter gleichzeitiger Reduktion des Paracons. Jeweils Buccal- und Occlusalansicht. Auf gleiche Länge gebracht

Zahnwurzel in der vorderen Zahnhälfte, d. h. der vordere (mesiale) Innenhöcker entspricht dem Protocon, während der hintere Innenhöcker als Neubildung dem Hypocon gleichzusetzen ist. Diese bereits von Bardenfleth (1914) im Prinzip gewonnene Erkenntnis bedeutet, daß die Übereinstimmungen im Bau des

P<sup>4</sup> (und den übrigen Prämolaren) zwischen *Ailuropoda* und *Ailurus* nicht auf direkten verwandtschaftlichen Beziehungen beruhen, sondern Konvergenzerscheinungen sind. Andererseits bestätigt die nunmehrige Homologisierung der Zahnhöcker des P<sup>4</sup> die näheren Beziehungen zwischen *Ailuropoda* und den Ursiden, da bei letzteren gleichfalls der „trend“ zur Verlagerung des ursprünglich vorne gelegenen Protocon nach hinten vorhanden ist.

Wenn auch durch die Position des Protocon vom P<sup>4</sup> ein typisch ursides Merkmal aufgezeigt werden konnte, so sind doch die Verschiedenheiten gegenüber den eigentlichen Bären nicht zu übersehen. Dazu kommen morphologisch-anatomische, karyologische und ethologische Differenzen, die erkennen lassen, daß die zum Bambusbären führende Linie frühzeitig ihren Eigenweg genommen haben muß. Demnach beruhen die Übereinstimmungen im Bau der Genitalorgane mit *Ailurus* (Davis 1964), sowie Ähnlichkeiten in der Zahl der Chromosomen (Newnham & Davidson 1964) und im Verhalten (Schneider 1939, 1952) mit Procyoniden auf altertümlichen oder symplesiomorphen Merkmalen, die nicht als Maßstab für den Verwandtschaftsgrad herangezogen werden können. Der so verblüffenden Ähnlichkeit mit *Ailurus* im P-Gebiß steht die Reduktion des M<sub>3</sub> bei den Procyoniden gegenüber, die bereits frühzeitig erfolgte, wie Fossilfunde dokumentieren.

Die Fossildokumentation: Fossilfunde waren es auch, die bei der Beurteilung der stammesgeschichtlichen Herkunft von *Ailuropoda* eine besondere Rolle spielten. Die eiszeitlichen Funde, die nunmehr in größerer Zahl als Reste der sogenannten *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna aus Südchina bekannt sind (vgl. Kahlke 1961, Han & Zhang 1978), sind lediglich verbreitungsgeschichtlich für die Gattung *Ailuropoda* (einschließlich „*Ailureidopus*“) interessant, geben jedoch keine Hinweise auf die stammesgeschichtliche Herkunft des Bambusbären.

Wie bereits oben angedeutet, sind Angehörige der Agriotheriinen seit Winge (1895) wiederholt als Stammformen von *Ailuropoda* angesehen worden, eine Auffassung, der sich bereits Kretzoi (1930) sowie der Verfasser (1959) entschieden widersetzen. Bei den Agriotheriinen (*Agriotherium* = „*Hyaenarctos*“, *Indarctos*) kommt es zwar beim P<sup>4</sup> zu einer Verschiebung des Protocon nach hinten und zur Ausbildung eines (kleinen) Parastylhöckers, doch zeigen die übrigen Prämolaren den „trend“ zur Reduktion. Es sind einspitzige Zähne, von denen bestenfalls der P<sup>3</sup> zweiwurzelig ist. Es ist dies ein *Ailuropoda* völlig entgegen-

gesetzter „trend“, dessen radikale Umkehr auch bei einer stark veränderten Ernährungsweise gänzlich unwahrscheinlich ist, zumal der „trend“ zur Verlängerung der Molaren bei *Agriotheriinen* und *Ailuropoda* übereinstimmt. Weder *Agriotherium* noch *Indarctos*, die in mehreren Arten aus dem Jung-Miozän bzw. Pliozän der Holarktis (siehe Frick 1926, Thenius 1959) und Südafrikas (Hendey 1972) bekannt geworden sind, kommen daher als Stammformen des Bambusbären in Betracht. Bei *Indarctos*, von dem einzelne Arten nach dem Bau des  $P^4$  *Ailuropoda* noch näher kommen als *Agriotherium*, ist übrigens der  $M^2$  spezialisierter als beim Bambusbären.

Nun sind bereits vor Jahren durch Kretzoi (1942) spärliche Fossilreste aus jungmiozänen Ligniten Ungarns als *Agriarctos* beschrieben worden, die von Kretzoi (1942, 1945) zwar auch als Agriotheriiden (Kretzoi wertet die Agriotheriinae als eigene Familie) klassifiziert werden, die sich jedoch im Bau der Prämolaren wesentlich von *Indarctos* und *Agriotherium* unterscheiden (Abb. 3).

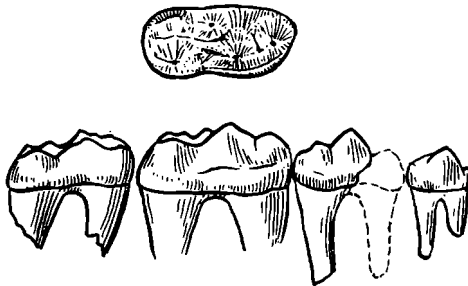


Abb. 3. *Agriarctos gaudi* Kretzoi aus dem Jung-Miozän (Pannon) von Hatvan.  $P_3$ — $M_1$ , dext. von buccal,  $M_1$  auch von oclusal. Nach Kretzoi (1942), ergänzt umgezeichnet.  $\frac{2}{3}$  nat. Größe

$P_4$  und  $P_3$  sind zweiwurzelig, die Krone des  $P_4$  deutlich, jene des  $P_3$  andeutungsweise dreispitzig. Die Molaren unterscheiden sich nach Kretzoi nicht wesentlich von jenen der Agriotheriinen, doch erscheint der Metaconidhöcker etwas nach vorne verschoben, ein auch für *Ailuropoda* charakteristisches Merkmal. Reste des Maxillargebisses lagen Kretzoi nicht vor. Aus gleichaltrigen Ligniten Frankreichs (Soblay, Deptm. Ain) haben seither Viret & Mazenot (1948) und Viret (1949) Zahnreste als *Ursavus depereti* beschrieben, unter denen ein  $P^4$  völlig aus dem Rahmen fällt. Dieser Zahn unterscheidet sich von dem von Viret (1949)



im Verband mit dem  $M^1$  und  $M^2$  gefundenen und tatsächlich zu *Ursavus* gehörigen  $P^4$  und kann m. E. nur auf *Agriarctos* bezogen werden (Abb. 2 E). Dieser  $P^4$  (Viret & Mazenot 1948, Tf. I, Fig. 6, 6 a) besitzt drei Außenhöcker, von denen der Paracon die übrigen (Parastyl und Metacon) nur wenig überragt und einen zweiteiligen Innenhöcker. Dieser Zahn entspricht dem  $P^4$ , wie er nach der Ausbildung des Mandibulargebisses von *Agriarctos* für dieses Genus anzunehmen ist.

Der  $P^4$  von Soblay und die mandibularen Zähne von Hatvan (*Agriarctos gaali* Kretzoi) und Rózsaszentmárton (*A. vighi* Kretzoi) — deren spezifische Selbständigkeit erst durch umfangreiches Material zu bestätigen sein wird — zeigen in den bisher vorliegenden, diagnostisch jedoch entscheidenden Gebißmerkmalen genau jene „trends“, die für eine Stammform von *Ailuropoda* anzunehmen sind. Die starken Basalbänder an den Backenzähnen von *Agriarctos* sind zweifellos ein primitives Merkmal. Da — wie oben gezeigt wurde — den „trends“ in der Ausbildung der Prämolaren eine entscheidende Rolle zukommt, kann angenommen werden, daß *Agriarctos* zu der zu *Ailuropoda* führenden Linie gehört oder zumindest dieser nahesteht.

*Agriarctos* läßt sich morphologisch durchaus von mittelmiozänen *Ursavus*-Formen ableiten, bei denen das P-Gebiß vollständig ist und die  $P^2-3$  und  $P_2-P_4$  einspitzig, jedoch zweiwurzellig sind. Dies bedeutet, daß sich die *Ailuropoda*-Linie spätestens im jüngeren Mittel-Miozän vom Stock der Bären getrennt hat. Die zu den rezenten Ursiden (Ursinae und Tremarctinae) führenden Linien sind erst im Jung-Miozän „abgespalten“.

Durch den Nachweis von *Sivanasua* (= „*Schlossericyon*“ Crusafont 1959) aus dem Alt-Miozän Europas ist die Existenz von Procyoniden, die der Wurzel von *Ailurus* bzw. *Nasua* nahestehen, gelungen. Bei *Sivanasua* ist der  $M_3$  bereits reduziert. Dies bedeutet zugleich eine spätestens im jüngeren Oligozän erfolgte Trennung von Procyoniden und Ursiden.

Taxonomische und phylogenetische Ergebnisse: Der Bambusbär (*Ailuropoda melanoleuca*) ist auf Grund einer Gebißanalyse als ein früher Seitenzweig der Bären (Ursidae) anzusehen, der sich in völlig anderer Richtung als etwa *Ursus* und die übrigen rezenten Ursiden entwickelt hat. Die Trennung erfolgte früher als etwa die Aufspaltung in die Tremarctinae und Ursinae (vgl. Thenius 1976 b). Diese Feststellung und die für den Bambusbären kennzeichnenden Merkmale (primitive

neben hochspezialisierten) läßt vom Standpunkt des Taxonomen eine Abtrennung als eigene Familie (Ailuropodidae) als sinnvoll erscheinen, wie sie bereits durch Pocock (1921), allerdings lediglich auf Grund äußerer Kennzeichen, vorgenommen wurde. Eine Bewertung nur als Unterfamilie der Ursidae trägt in Hinblick auf die untereinander viel näher stehenden Tremarctinae und Ursinae den Gegebenheiten nicht genügend Rechnung. Man müßte letztere zu je einer Tribus abwerten.

*Agriarctos* aus dem Jung-Miozän (Pannon bzw. Vallesium) Europas ist als Angehöriger der Ailuropodidae zu klassifizieren. Aus *Agriarctos* bzw. dieser Gattung nahestehenden Formen hat sich der Bambusbär entwickelt. Sein heutiges Verbreitungsgebiet ist ein typisches Schrumpfareal. *Agriarctos* dürfte sich aus mittelmiozänen *Ursavus*-Formen (z. B. *Ursavus brevirhinus*, *U. „intermedius“*) entwickelt haben, deren Prämolaren noch keine einseitige Differenzierung erfahren hatten.

Ursiden und die Procyoniden lassen sich zur Überfamilie der Ursoidea zusammenfassen. Diese neue Bewertung in systematisch-phylogenetischer Hinsicht steht nicht mit den Befunden der Serodiagnostik in Widerspruch, nach denen der Bambusbär als Angehöriger der Ursiden zu klassifizieren sei. Dieses Beispiel bestätigt vielmehr die Arbeitshypothese des Verfassers, wonach die „adaptive“ Evolution rascher verläuft als die Protein-Evolution. *Ailuropoda melanoleuca* läßt sich gemeinsam mit den rezenten Ursiden auf primitive bärenartige Formen (*Ursavus*-Gruppe) zurückführen.

#### Literatur

Bardenfleth, K. S., 1914: On the systematic position of *Aeluropus melanoleucus*. — Mindeskr. Japetus Steenstrup Fødsel, Art. 17, 1—15, Kopenhagen.

Colbert, E. H., 1955: Evolution of the Vertebrates. — XIII+479, New York (J. Wiley & Sons).

Crusafont-Pairó, M., 1959: Trouvailles en Espagne du plus ancien procyonidé d'Eurasie. — Ann. Paléont. 45, 125—140, Paris.

Davis, D. D., 1964: The giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanisms. — Fieldiana: Zool. Mem. 3, 1—339, Chicago.

Erdbrink, D. P., 1953: A review of fossil and recent bears of the old World. — Proefschrift, XII + 597, Deventer (J. de Lange).

Frick, Ch., 1926: The Hemicyoninae and an American Tertiary bear. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 56 (1), 1—119, New York.

Gregory, W. K., 1936: On the phylogenetic relationships of the giant panda (*Ailuropoda*) to other arctoid Carnivora. — Amer. Mus. Novit. 878, 1—29, New York.

- Han, D. F. & Zhang, S. S., 1978: A hominid canine and mammalian material from the Pleistocene of Zhejiang. — *Vertebrata Palasiatica* 16 (4), 255—263 (chin.), Peking.
- Hendey, Q. B., 1972: A pliocene ursid from South Africa. — *Ann. South Afric. Mus.* 59 (6), 115—132, Kapstadt.
- Kahlke, H.-D., 1961: On the complex of the *Stegodon-Ailuropoda*-fauna of Southern China and the chronological position of *Giantopithecus blacki* v. Koenigswald. — *Vertebrata Palasiatica* 5, 104—108, Peking.
- Kretzoi, M., 1938: Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauuna. — *Ann. Mus. Nation. Hungar., Pars Miner., Geol., Palaeont.* 31, 87—156, Budapest.
- Kretzoi, M., 1942: Zwei neue Agriotheriiden aus dem ungarischen Pannon. — *Földtani Közlöny* 72, 350—353, Budapest.
- Kretzoi, M., 1945: Bemerkungen über das Raubtiersystem. — *Ann. Hist. Natur. Musei Nation, Hungar.* 38 (4), 59—83, Budapest.
- Matthew, W. D., 1929: Critical observations upon Siwalik mammals. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 56 (7), 437—560, New York.
- Newnham, R. & Davidson, M., 1964: Nuclear cytology of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). — *Mamm. Chromos. Newsletters* 14, S. 52, Houston.
- Pocock, R. J., 1921: The external characters and classification of the Procyonidae. — *Proc. Zool. Soc. London* 1921, 389—422, London.
- Raven, H. C., 1936: Notes on the anatomy and viscera of the Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*). — *Amer. Mus. Novit.* 877, 1—23, New York.
- Sarich, V. M., 1973 b: The Giant Panda is a bear. — *Nature* 245, 218—220, London.
- Schlosser, M., 1899 a: Über die Bären und Bärenähnlichen des europäischen Tertiärs. — *Palaeontographica* 46, 95—148, Stuttgart.
- Schneider, K. M., 1939: Einiges vom Großen und Kleinen Panda. I. Vom Großen Panda. — *Zool. Garten n. F.* 11, 203—231.
- Schneider, K. M., 1952: Vom Bambusbären. — *Natur & Volk* 82, 275—283, Frankfurt/M.
- Simpson, G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 85, 1—350, New York.
- Starck, D., 1978: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage 1. — XIV+274, Berlin — New York (Springer).
- Thenius, E., 1953: Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, *Ursus* (*Thalarectos*) *maritimus* Phipps, 1774. — *Sgtdkl. Mitt.* 1, 1—7, München.
- Thenius, E., 1959: *Indarctos arctoides* (Carnivora, Mammalia) aus dem Pliozän Österreichs nebst einer Revision der Gattung. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 108, 270—295, Stuttgart.
- Thenius, E., 1969 a: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). — *Handb. d. Zool.* 8 (2), VIII+722, Berlin (de Gruyter).
- Thenius, E., 1969 b: Über einige Probleme der Stammesgeschichte der Säugetiere. — *Z. zool. Syst. & Evol. forschg.* 7, 157—179, Hamburg.
- Thenius, E., 1972: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. — VIII+345, Jena (Fischer).

Thenius, E., 1976 a: Protein-Evolution und „adaptive“ Evolution. — *Natur & Mus.* 106, 363—370, Frankfurt/M.

Thenius, E., 1976 b: Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Tremarctos* (Ursidae, Mammalia). — *Z. Säugetierkde.* 41, 109—114, Hamburg.

Thenius, E. & Hofer, H., 1960: Stammesgeschichte der Säugetiere. — VI+322, Berlin (Springer).

Viret, J., 1949: Observations complémentaires sur quelques mammifères fossiles de Soblay. — *Eclogae geol. Helv.* 42 (2), 469—476, Basel.

Viret, J. & Mazenot, G., 1948: Nouveaux restes de mammifères dans les gisements de lignite pontien de Soblay (Ain). — *Ann. Paléont.* 34, 19—59, Paris.

Winge, H., 1895: Jordfundne og unlevende rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. — *Museo Lundii* 2 (4), 1—103, Kopenhagen.

---