

Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Tremarctos* (Ursidae, Mammalia)

Von E. THENIUS

Aus dem Paläontologischen Institut der Universität Wien

Eingang des Ms. 14. 4. 1975

Einleitung

Der Brillenbär, *Tremarctos ornatus* (F. Cuvier), ist der einzige rezente Vertreter der Ursiden in Südamerika. Der geographischen Sonderstellung dieser Art entsprechen zahlreiche morphologische und physiologische Besonderheiten. Sie haben nicht nur zur generischen Abtrennung, sondern, gemeinsam mit fossilen Verwandten (z. B. *Arctodus* = *Arctotherium*), auch zur Abgliederung einer eigenen Unterfamilie (Tremarctinae = Arctotheriinae) geführt (MERRIAM und STOCK 1925). Wie bereits MERRIAM und STOCK (1925) betonen, lassen sich die pleistozänen und rezenten Bären in zwei deutlich getrennte Gruppen (Ursinae und Tremarctinae) aufteilen. Die von ERDBRINK (1953) vertretene Auffassung, *Tremarctos* nur als Subgenus von *Ursus* zu bewerten, ist auf Grund starker morphologischer Unterschiede im Bau des Schädels und des Gebisses nicht aufrechtzuerhalten. Dazu kommt noch die von sämtlichen übrigen rezenten Bären abweichende Zahl der Chromosomen. Nach WURSTER (1969) und EWER (1973) beträgt die Chromosomenzahl $2n = 52$. Sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der für die übrigen Ursiden kennzeichnenden Zahl ($2n = 74$).

Auch KURTÉN (1966, 1967), der sich in den letzten Jahren eingehend mit den eiszeitlichen Bären Nordamerikas befaßt hat, trennt *Tremarctos* und seine fossilen Verwandten als Angehörige einer eigenen Unterfamilie (Tremarctinae) ab. KURTÉN (1966) kommt zu dem interessanten Ergebnis, daß *Tremarctos* mit einer großwüchsigen Art (*Tr. floridanus*), die von GIDLEY (1928) ursprünglich *Arctodus* zugeordnet wurde, im Jung-Pleistozän auch in Nordamerika heimisch war. Diese großwüchsige Art weist nach KURTÉN zwar verschiedene gemeinsame Merkmale mit dem europäischen Höhlenbär (*Ursus spelaeus*) des Jung-Pleistozäns auf, die jedoch eindeutig als Konvergenzerscheinungen zu deuten sind. *Tremarctos floridanus*, der Floridabär, läßt sich mit dem Andenbären (*Tr. ornatus*) auf eine gemeinsame *ornatus*-ähnliche Stammform zurückführen. Damit ist aber noch nichts über die eigentliche stammesgeschichtliche Herkunft von *Tremarctos* ausgesagt.

Besteht also hinsichtlich der taxonomischen Zuordnung und der Gliederung der Kurzschnauzenbären Einhelligkeit, so gibt es verschiedene Ansichten über die stammesgeschichtliche Abkunft der Tremarctinae, die zugleich mit verbreitungsgeschichtlichen Problemen verknüpft sind. So hat der Nachweis von Agriotheriinen¹ (= „*Hyaenarctos*“ und verwandte Gattungen) im nordamerikanischen Pliozän (s. FREUDENBERG 1910; FRICK 1921) die Auffassung gestützt, in diesen Ursiden die Stammformen der Kurzschnauzenbären (*Arctodus* und *Tremarctos*) zu sehen (FRICK 1921; MERRIAM und STOCK 1925; PIVETEAU 1961; MÜLLER 1970). Tatsächlich sind gewisse

¹ Entspricht Hemicyoninae bei PIVETEAU (1961) und MÜLLER (1970).

Ähnlichkeiten im Gebiß vorhanden. Die folgende Gebißanalyse soll aufzeigen, wie weit diesen Ähnlichkeiten auch tatsächlich verwandtschaftliche Beziehungen entsprechen.

Für die Überlassung von Vergleichsmaterial sei auch an dieser Stelle den Herren Hofrat Dr. F. BACHMAYER und Dr. Dipl.-Ing. K. BAUER, Naturhistorisches Museum Wien, sowie Prof. Dr. R. SIEBER, Geologische Bundesanstalt Wien, mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Beschreibung und Analyse des Gebisses von *Tremarctos*

Das Backengebiß von *Tremarctos ornatus* scheint auf den ersten Blick nicht grundsätzlich von dem anderer primitiver Bären (z. B. *Helarctos*, *Euarctos*) verschieden zu sein. Eine genaue Analyse der Molaren und des P⁴ zeigen jedoch deutliche konstante Merkmalsverschiedenheiten gegenüber Angehörigen der Ursinae, die hier zum Vergleich herangezogen wurden. Besonders wichtig ist der Bau des Kronenmusters vom M₁ und M₂ sowie der P⁴ überhaupt.

Der M₁ zeigt den für Ursiden typischen Grundplan aus dem ± schneidend entwickelten Trigonid und dem gut ausgebildeten flacheren Talonid. Das Trigonid setzt sich aus dem Haupthöcker (Protoconid), der mit diesem durch eine Schneide verbundenen Paraconidklinge und dem durch eine Kerbe vom Protoconid getrennten Metaconidhöcker zusammen. Interessant ist, daß die Para-Protoconidklinge buccal meist deutliche Schlißflächen, die durch den antagonistisch wirkenden P⁴ entstanden sind, erkennen läßt. Derartige Schlißflächen fehlen praktisch dem M₁ der Ursinae, finden sich aber auch bei *Tremarctos floridanus* (s. KURTÉN 1966, Fig. 7). Das Trigonid ist durch seine Schmalheit deutlich vom breiteren Talonid abgesetzt. Wichtig ist, daß am distalen Abhang des Protoconidhöckers ein eigener, kleiner konischer Höcker ausgebildet ist, wie er in dieser Stellung und Ausbildung von den Ursinae nicht bekannt ist. Die Buccalwand des Protoconidhöckers ist im Gegensatz zu jener bei den echten Bären nicht konvex, sondern leicht konkav gekrümmt. Der Metaconidhöcker ist einfach ausgebildet und durch eine tiefe Furche vom gleichfalls einfachen Entoconidhöcker getrennt. Das Talonid besteht aus dem schmalen Entoconid- und dem bedeutend breiteren Hypoconidhöcker, der distal in einen Kamm ausläuft, der zugleich die caudale Begrenzung der Talonidgrube bildet. Die Talonidgrube ist nur seicht ausgebildet, der Entoconidhöcker ist durch eine Kerbe von diesem distalen Kamm getrennt. Durch die Ausbildung von Trigonid und Talonid sind grundsätzliche Unterschiede gegenüber den Angehörigen der Ursinae vorhanden.

Bei diesen besitzt das Talonid ein tiefes Längstal, wie überhaupt die Innen- und Außenhöcker des M₁ deutlich durch eine Furche voneinander getrennt sind. Dadurch, durch die Ausbildung eines zusätzlichen Höckers vor dem Metaconid und einen kleineren Paraconidhöcker sind morphologische und proportionelle Unterschiede gegeben, die in ähnlicher Weise auch im Bau des M₂ zum Ausdruck kommen. Die oben für *Tremarctos ornatus* angeführten Merkmale im Bau des M₁ finden sich auch bei *Arctodus* (= *Arctotherium* = *Tremarctotherium* = *Pararctotherium*).

Der M₂ von *Tremarctos* zeigt gleichfalls den ursiden Bau durch die Verlängerung der Zahnkrone und seine gleichmäßige Breite, doch sind auch hier im Kronenmuster deutliche Unterschiede gegenüber den Ursinae festzustellen. Das Relief des M₂ ist viel niedriger als beim M₁, der Metaconidhöcker ist — wie auch bei den Ursinae — der höchste Höcker. Fast genau gegenüber dem Metaconid liegt der etwas niedrigere Protoconidhöcker. Beide sind durch eine median eingesenkte Crista miteinander verbunden. Die Paraconidpartie ist zwar weitgehend reduziert, doch im Vergleich zu den Ursinae etwas kräftiger ausgebildet, wodurch der ursprüngliche Charakter des Trigonids noch deutlich zum Ausdruck kommt (vgl. Buccalansicht). Zwischen dem Trigonid

und dem Talonid ist außen ein, vom Protoconid durch eine deutliche Kerbe getrennter Höcker ausgebildet. Dadurch und durch einen weiteren etwas median davon gelegenen Höcker, der nicht wie bei den Ursinae als mesio-distal verlaufender Kamm entwickelt ist, sondern als selbständiger Höcker eine in Richtung Protoconid verlaufende Crista erkennen läßt, ergibt sich ein von den Ursinae deutlich abweichendes Kronenmuster. Die Zahnkrone selbst ist relativ länger als bei den Ursinae, der Zahn somit relativ schmaler.

Der P^4 entspricht im Grundmuster dem der Ursinae, doch ist die Zahnkrone mehr schneidend ausgebildet, was auch mit dem typischen Anschliff des M_1 in Zusammenhang steht. Der Innenhöcker ist nur schwach ausgebildet und verschmilzt mit dem Cingulum. Er liegt ähnlich wie bei *Ursus americanus* und *U. thibetanus* etwas vor der Kerbe zwischen Proto- und Metaconidklinge und damit weiter vorne als bei *Ursus arctos*. Die Zahl der Wurzeläste variiert bei *Tremarctos ornatus* zwischen drei und zwei, wobei Innen- und Hinterwurzel miteinander verschmelzen (vgl. KURTÉN 1966). Dennoch sind im letzteren Fall zwei getrennte Pulpakanäle festzustellen (s. THENIUS 1958). Somit sind auch hier deutliche Unterschiede gegenüber den Ursinae vorhanden.

Mit dieser Charakterisierung ist aufgezeigt, daß die taxonomisch wichtigsten Bakenzähne (P^4 , M_1 und M_2) von *Tremarctos ornatus* in manchen Merkmalen ursprünglichere Züge als die Ursinae (einschließlich *Helarctos*) aufweisen, was für eine frühzeitige Trennung von Tremarctinae und Ursinae spricht. Die Trennung muß bereits erfolgt sein, bevor es zur Abspaltung der zu *Helarctos malayanus* führenden Linie gekommen ist. Dies läßt sich mit Sicherheit als Ergebnis der obigen Analyse ableiten.

Dieses Ergebnis wird durch den Bau des Schädels bestätigt, der vom Typ der Ursinae stark abweicht. Gleiches gilt für den Unterkiefer, bei dem die Fossa masseterica durch eine kräftige Crista von der Fossa praemasseterica getrennt ist. Eine Eigenheit, die den Ursinae fehlt. Mit dieser Feststellung ist jedoch auch die Erkenntnis verbunden, daß es bei Tremarctinae und Ursinae verschiedentlich zu Parallelentwicklungen gekommen sein muß, wie etwa die Vergrößerung von M^2 und M^3 erkennen läßt.

Bemerkungen zur Stammesgeschichte

Geht aus der Gebißanalyse die frühzeitige Aufspaltung der Tremarctinae und Ursinae hervor, so ist nunmehr die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft zu klären. Wie weit können Fossilfunde Aufschluß geben?

Im Jahre 1926 hat CH. FRICK aus dem nordamerikanischen Pliozän (Eden beds) von Kalifornien Reste eines Ursiden als *Plionarctos edensis* beschrieben. Außer den Maxillarbackenzähnen ($P^4 - M^2$) ist nur der M_2 bekannt. Bereits FRICK (1926, S. 116) stellt fest, daß *Plionarctos edensis* der Gattung *Tremarctos* nähersteht als *Ursus* oder *Helarctos*. Dies gilt nicht nur für den Bau des P^4 und die Proportionen der bei *Plionarctos edensis* stark abgekauten Maxillarmolaren (M^1 und M^2), sondern auch für den M_2 , der die für die Ursinae kennzeichnenden Merkmale vermissen läßt. Er ist zwar etwas primitiver als *Tremarctos ornatus* und rechtfertigt dadurch eine generische Abtrennung, doch läßt die Übereinstimmung eine Zuordnung zur Unterfamilie Tremarctinae zu. *Plionarctos edensis* stammt nach FRICK (1926) aus dem Eden Lower Pliocene. Abgesehen von der durch die wechselnde Grenzziehung zwischen Miozän und Pliozän bedingten unterschiedlichen Zuordnung derartiger Schichten einerseits zum Alt-Pliozän (Lower Pliocene), andererseits zum Jung-Miozän, zeigt die Begleitfauna durch das Auftreten von *Hypolagus*, *Prosthennops*, *Pliauchenia*, *Procamelus*, *Pliohippus* und *Rhynchotherium* (s. FRICK 1921, S. 340), daß die „Eden beds“ in den

Badlands des San Timoteo Canyon und Bautista Creek nicht dem älteren, sondern dem jüngeren Pliozän (Hemphillian) zuzuordnen sind. Wenngleich über die Parallelisierung des Hemphillian mit dem europäischen Neogen keine endgültige Aussage möglich ist, so spricht das Auftreten von *Hypolagus*, *Pliohippus* und *Rhynchotherium* (= *Trilophodon shepardi edensis* bei FRICK 1921; vgl. OSBORN 1936 und TOBIEN 1973) für die Einstufung in das Jung-Pliozän (Astiano). *Plionarctos edensis* ist weiters Zeitgenosse von *Agriotherium* (= „*Hyaenarctos*“), das durch *A. gregoryi* (FRICK 1921) nachgewiesen ist, sowie von *Indarctos* (vgl. *I. oregonensis*; SCHULTZ und MARTIN 1975).

Die von KRETZOI (1941) als *Plionarctos* (?) *stehlini* bezeichnete kleine Bärenform aus dem europäischen Altquartär ist, wie THENIUS (1958) zeigen konnte, ein Angehöriger der Schwarzbärengruppe (Subgenus *Euarctos* = *Selenarctos*), der nichts mit den Tremarctinae zu tun hat. Diese, als *Ursus* (*Euarctos*) *mediterraneus* (F. MAJOR) zu bezeichnende Art steht *U. thibetanus* nahe, so daß eine nur subspezifische Abtrennung von dieser Art möglich erscheint. Diese altpleistozäne Form wurde in der älteren Literatur meist mit *Ursus arvernensis* (= *minusus*) aus dem Villafranchium identifiziert. Der von KRETZOI (1941) gewählte Name ist jedoch nicht nur als Synonym von *Ursus mediterraneus* F. Major, 1873, einzuziehen, sondern auch wegen der Zugehörigkeit zu *Ursus* (*Euarctos*) nicht verwendbar.

Auch *Ursus schertzi* Dehm, 1943, aus dem Riß-Löß von Achenheim, der morphologisch „*Plionarctos stehlini*“ nahesteht, ist ein Angehöriger der Schwarzbärengruppe. Er verhält sich etwas evolierter als *Ursus mediterraneus*, so daß eine etwaige subspezifische Abtrennung von *U. mediterraneus* diskutabel erscheint (s. THENIUS 1958). ERDBRINK (1953) identifiziert *U. schertzi* mit *U. thibetanus*, allerdings faßt ERDBRINK den Artbegriff etwas weiter als üblich. Jedenfalls besteht über die Zugehörigkeit zu den altweltlichen Schwarzbären kein Zweifel.

HELLER (1949), der sich eingehender mit den ältest- und altquartären kleinen Bärenformen Europas befaßt hat, zählt allerdings nicht nur *U. stehlini* zu *Plionarctos*, das von ihm nur als Subgenus gewertet wird, sondern auch (?) *U. arvernensis* aus dem Villafranchium Europas, und *U. angustidens* aus dem ostasiatischen Altquartär (s. ZDANSKY 1928). Für die Zuordnung zu *Plionarctos* besteht kein Anlaß. *Ursus arvernensis* (= *minusus*) ist ein primitiver Angehöriger der Ursinae und kein Tremarctinae (vgl. VIRET 1954).

Somit ist *Plionarctos* bisher nur aus Nordamerika bekanntgeworden, eine tiergeographisch wichtige Feststellung.

Mit dem Nachweis von *Ursus minusus* im Jung-Pliozän Europas als Angehörigem der Ursinae bestätigt sich die obige Feststellung von der bereits früh erfolgten Trennung in Tremarctinae und Ursinae. Diese muß spätestens im Alt-Pliozän (Pannon = Jung-Miozän der marinen Chronologie) erfolgt sein. Aufgrund der bedeutenden morphologischen Differenzen gegenüber *Agriotherium* und *Indarctos* ist eine Ableitung von diesen überdies annähernd gleichaltrigen Angehörigen der Agriotheriinae nicht möglich. Wie bereits an anderer Stelle (THENIUS 1958) erwähnt, lassen sich sowohl die Tremarctinae als auch die pliozänen Agriotheriinen auf gemeinsame miozäne Stammformen zurückführen, die im Formenkreis von *Ursavus* zu finden sein dürften. Aus diesem sind jedoch nicht nur die neuweltlichen Tremarctinae, sondern auch die Ursinae hervorgegangen, wie morphologische Übergangsformen (*Ursavus ehrenbergi*) wahrscheinlich machen (THENIUS 1947).

Während Ursinae mit den Schwarz- bzw. Braunbären erst im Pleistozän nach Nordamerika gelangten, sind die Vorfahren der Kurzschnauzenbären bereits im älteren Pliozän (= Jung-Miozän) von Asien her über die damals landfeste Beringbrücke in Nordamerika eingewandert. Sie brachten im Pleistozän neben *Tremarctos*

auch die großwüchsigen Arctotherien (Gattung *Arctodus*) hervor, die jedoch mit dem Ende des Pleistozäns wieder ausstarben (KURTÉN 1967).

Zusammenfassung

Eine Gebißanalyse von *Tremarctos ornatus* zeigt, daß die Trennung von Ursinae (*Ursus*, *Melursus*, *Helarctos*) und Tremarctinae (*Tremarctos*, *Arctodus*) bereits frühzeitig erfolgt sein muß. Dies wird bestätigt durch Fossilfunde, indem *Plionarctos edensis* aus dem Jung-Pliozän Nordamerikas als Angehöriger der Tremarctinae, *Ursus minimus* (= „*arvernensis*“) aus dem Jung-Pliozän Europas hingegen als Ursine zu klassifizieren sind. Die Aufspaltung in die Tremarctinae und Ursinae ist demnach spätestens im jüngsten Jung-Miozän (= Alt-Pliozän = Pannon + Pont) vollzogen gewesen. Die Einwanderung der Vorfahren von *Tremarctos* und *Arctodus* in Nordamerika von Asien her erfolgte bereits im Pliozän, jene der Ursinae (Subgenus *Euarctos* und *Ursus*) erst im Pleistozän. Tremarctinae und Ursinae lassen sich auf *Ursavus*-ähnliche Formen des Mittelmiozäns zurückführen. *Tremarctos ornatus* weicht als einzige lebende Art der Tremarctinae auch durch die Chromosomenzahl von den Ursinae deutlich ab.

Summary

On the origin of the genus Tremarctos (Ursidae, Mammalia)

An analysis of the teeth of *Tremarctos ornatus* makes evidently, that the separation of Ursinae (*Ursus*, *Melursus*, *Helarctos*) and Tremarctinae (*Tremarctos*, *Arctodus*) must have taken place already in early time. Fossil remains confirm this, because *Plionarctos edensis* from the Late Pliocene of North America must be classified as a member of the Tremarctinae, but *Ursus minimus* (= „*arvernensis*“) from the Late Pliocene of Europe as Ursine. The division in Tremarctinae and Ursinae occurred in the youngest Late-Miocene (= „Alt-Pliozän“ = Pannon + Pont) at the latest. The immigration of the ancestors of *Tremarctos* and *Arctodus* in North America from Asia took place already in the Pliocene, that of Ursinae (Subgenus *Euarctos* and *Ursus*) at first in the Pleistocene. Tremarctinae and Ursinae can be traced back to forms similar *Ursavus* of the Middle-Miocene. *Tremarctos ornatus*, as the only living species of Tremarctinae, also is differing from the Ursinae by the number of chromosomes.

Literatur

- DEHM, R. (1943): Ein besonders kleiner Bär (*Ursus schertzi* n. sp.) aus dem Löß von Achenheim bei Straßburg im Elsaß. N. Jb. Miner. etc. B, Mh. 1943, 137—153, Stuttgart.
- ERDBRINK, D. P. (1953): A review of fossil and recent bears of the Old World. Proefschrift, XII + 597 S. Deventer: J. de Lange.
- EWER, R. F. (1973): The Carnivores. The World Naturalist, XV + 494, London: Weidenfeld & Nicolson.
- FREUDENBERG, W. (1910): Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. 1. Carnivoren. Geol. und Paläont. Abh. 13, 198—209.
- FRICK, CH. (1921): Extinct vertebrate faunas of the Badlands of Bautista Creek and San Timoteo Canon, Southern California. Bull. Univ. Calif. Publ., Geol. 12, 277—424.
- (1926): The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 56, 1—119.
- GIDLEY, J. W. (1928): A new species of bear from the Pleistocene of Florida. J. Washington Acad. Sci. 18, 430—433.
- HELLER, FL. (1949): *Ursus (Plionarctos) stehlini* Kretzoi, der kleine Bär aus dem altdiluvialen Sanden von Mauer-Bammenthal und Mainz-Wiesbaden. Sitz.-Ber. Heidelbg. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Jg. 1949, 11. Abh., 451—508.
- KRETZOI, M. (1941): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. Ann. Mus. Nation. Hungar. 34, 105—138.
- KURTÉN, B. (1966): Pleistocene bears of North America. 1. Genus *Tremarctos*, spectacled bears. Acta Zool. Fennica 115, 1—20.
- (1967): Pleistocene bears of North America. 2. Genus *Arctodus*, short-faced bears. Acta Zool. Fennica 117, 1—60.
- MAJOR, C. J. FORSYTH (1873): Remarques sur quelques mammifères posttertiaires de l'Italie. Atti Soc. Ital. Sci. natur. 15, 373—399.

- MERRIAM, J. C.; STOCK, CH. (1925): Relationships and structure of the short-faced bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene of California. Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 347, 1—35.
- MÜLLER, A. H. (1970): Lehrbuch der Paläozoologie III. Vertebrata. Teil 3. Mammalia. XV + 855 S. Jena: G. Fischer.
- OSBORN, H. F. (1936): Proboscidea I. Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea. XL + 802 S. New York: Amer. Mus. Press.
- PIVETEAU, J. (1961): Carnivora. Traité de Paléont. VI/1. 641—820. Paris: Masson et Cie.
- SCHULTZ, C. B.; MARTIN, L. D. (1975): Bears (Ursidae) from the Late Cenozoic of Nebraska. Bull. Univ. Nebraska State Mus. 10, 47—54.
- THENIUS, E. (1947): *Ursavus ehrenbergi* aus dem Pont von Euboea (Griechenland). Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. I, 156, 225—249.
- (1958): Über einen Kleinbären aus dem Pleistozän von Slowenien. Slovenska Acad. Znan. Umetn. 4, Razprave — Dissert. 4, 631—646.
- TOBIEN, H. (1973): On the evolution of Mastodons (Proboscidea, Mammalia). Part 1: The bunodont trilophodont groups. Notizbl. Hess. L. Amt Bodenforsch. 101, 202—276.
- WURSTER, D. H. (1969): Cytogenetic and phylogenetic studies in Carnivora. In: BERNISCHKE, K. (ed.): Comparative mammalian cytogenetics. 310—329. New York: Springer.
- ZDANSKY, O. (1928): Die Säugetiere der Quartärfauna von Chou-kou-tien. Paläont. Sinica (C) 5, 1—146.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ERICH THENIUS, Paläontologisches Institut der Universität, Universitätsstr. 7/II, A-1010 Wien

The distribution of the polecat, *Mustela putorius* in Fennoscandinavia, 1970-1974

By G. SAMARASINGHE

Department of Animal Ecology, University of Lund

Receipt of Ms. 30. 4. 1975

Introduction

Mustela putorius L. is one of the least known *Mustela* species with regard to distribution and ecology. The distribution can be determined by direct and indirect observation. The direct method entails sightings of living animals, trapping and hunting, together with the recording of dead animals. Indirect observation include such aspects as tracks, excrement, lair and nest sightings which can be related to the animal. The main drawback in these methods is that they are confined to a limited area, the factor of economy and time restricting the individual or group of researchers. It is therefore essential in any study of distribution covering larger areas or even countries, to have access to reliable information from many sources, the most important being scientific institutions, individual researchers on the animal or of closely related species, hunting and sporting associations, trappers, foresters and amateur naturalists. The following study includes all these sources.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Thenius Erich

Artikel/Article: [Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von Tremarctos \(Ursidae, Mammalia\) 109-114](#)