



# SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung  
einiger Feliden  
(Mammalia, Felidae)

Von Gustav Peters

|          |              |                        |                |
|----------|--------------|------------------------|----------------|
| SPIXIANA | Supplement 1 | München, 31. März 1978 | ISSN 0343-5512 |
|----------|--------------|------------------------|----------------|

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der  
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften mit insgesamt 320 Seiten. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis in Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues collectively containing 320 pages will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion — Editor-in-chief  
Dr. habil. E. J. FITTKAU

Schriftleitung — Managing Editors  
Dr. F. TEROFAL  
Dr. L. TIEFENBACHER

Redaktionsbeirat — Editorial board

Dr. F. BACHMAIER  
Dr. W. DIERL  
Dr. H. FECHTER  
Dr. R. FECHTER  
Dr. U. GRUBER

Dr. G. HEIDEMANN  
Dr. J. REICHHOLF  
Dr. F. REISS  
Dr. G. SCHERER

Dr. F. TEROFAL  
Dr. L. TIEFENBACHER  
Dr. I. WEIGEL  
Dr. H. WUNDT

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA  
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

Maria-Ward-Straße 1 b  
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA — Journal of Zoology**  
published by  
**The State Zoological Collections München**

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,  
Arbeitsgruppe Wuppertal

Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung  
einiger Feliden  
(Mammalia, Felidae)

Von Gustav Peters

|          |              |                        |                |
|----------|--------------|------------------------|----------------|
| SPIXIANA | Supplement 1 | München, 31. März 1978 | ISSN 0343-5512 |
|----------|--------------|------------------------|----------------|



*Meinen Eltern*

Die vorliegende Veröffentlichung wurde von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Köln als Dissertation eingereicht.

# Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden

Von Gustav Peters

## Abstract

Comparative investigation of vocalization in several felids

The vocal repertoires of puma (*Puma concolor*), snow leopard (*Uncia uncia*), clouded leopard (*Neofelis nebulosa*), tiger (*Panthera tigris*), jaguar (*Panthera onca*), leopard (*Panthera pardus*) and lion (*Panthera leo*) were studied by sound spectrograph analysis. The study incorporated ontogenesis of vocal behaviour in each species as far as recordings were available. Vocalizations typical for agonistic behaviour (spitting, hissing etc.) were not studied. Furthermore the vocal repertoires of the hybrids tigon (male tiger × female lion), leopon (male leopard × female lion) and leguar (male leopard × female jaguar) were analysed spectrographically. All vocalizations are defined in terms of their physical structural characteristics; their function(s) and behavioural situation(s) evoking their articulation are also given.

Homology reasoning based solely on structural criteria and the way a vocalization is produced is applied in an intra- and interspecific comparison of the vocalizations described.

The results of this survey of vocalization in some Felidae are viewed in respect of current theories of animal communication. The homology reasoning and a comparison of the vocal repertoires of the species in this study (including their ontogenesis) add new aspects to the discussion on the systematics of the Felidae, especially for the genus *Panthera* and the relationship of the puma with the other species of this family of the Carnivora.

## Inhalt

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 1.    | <b>Einleitung</b>                                       | 7  |
| 1.1   | Fragestellung   | 8  |
| 1.2   | Material und Methoden                                   | 8  |
| 1.3   | Zur Aussagefähigkeit lautspektrographischer Analysen    | 12 |
| 1.4   | Problematik von Lautgebungsuntersuchungen an Zootieren  | 13 |
| 1.5   | Nomenklatur der Lautelemente                            | 13 |
| 2.    | <b>Lautrepertoires der adulten Tiere</b>                | 15 |
| 2.1   | <i>Puma</i> ( <i>Puma concolor</i> )                    | 15 |
| 2.1.1 | Vogelruf  | 15 |
| 2.1.2 | Mauzen  | 17 |
| 2.1.3 | Hauptruf  | 18 |
| 2.1.4 | Zusammengesetzter Rolligkeitslaut der Weibchen          | 19 |
| 2.1.5 | Schnurren   | 21 |
| 2.1.6 | Gurren  | 22 |
| 2.1.7 | Wah-wah-Laut  | 22 |
| 2.1.8 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 23 |

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 2.2   | Nebelparder ( <i>Neofelis nebulosa</i> )                | 24 |
| 2.2.1 | Mauzen  | 24 |
| 2.2.2 | Hauptruf  | 25 |
| 2.2.3 | Hauptruf mit Nachstoßelement                            | 26 |
| 2.2.4 | Prusten   | 27 |
| 2.2.5 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 28 |
| 2.3   | Schneeleopard, Irbis ( <i>Uncia uncia</i> )             | 28 |
| 2.3.1 | Mauzen  | 29 |
| 2.3.2 | Hauptruf  | 29 |
| 2.3.3 | Prusten   | 31 |
| 2.3.4 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 32 |
| 2.4   | Tiger ( <i>Panthera tigris</i> )                        | 32 |
| 2.4.1 | Mauzen  | 33 |
| 2.4.2 | Hauptruf  | 34 |
| 2.4.3 | Hauptruf mit Nachstoßelement                            | 35 |
| 2.4.4 | Prusten   | 37 |
| 2.4.5 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 39 |
| 2.5   | Jaguar ( <i>Panthera onca</i> )                         | 40 |
| 2.5.1 | Mauzen  | 40 |
| 2.5.2 | Hauptruf  | 41 |
| 2.5.3 | Hauptruf mit Nachstoßelement                            | 42 |
| 2.5.4 | Nachstoßer  | 44 |
| 2.5.5 | Vorstoßer   | 46 |
| 2.5.6 | Strukturierte Rufreihe                                  | 47 |
| 2.5.7 | Prusten   | 49 |
| 2.5.8 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 51 |
| 2.6   | Leopard ( <i>Panthera pardus</i> )                      | 51 |
| 2.6.1 | Mauzen  | 51 |
| 2.6.2 | Hauptruf  | 53 |
| 2.6.3 | Hauptruf mit Nachstoßelement                            | 54 |
| 2.6.4 | Nachstoßer  | 55 |
| 2.6.5 | Vorstoßer   | 57 |
| 2.6.6 | Strukturierte Rufreihe                                  | 58 |
| 2.6.7 | Nieslaut  | 61 |
| 2.6.8 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 62 |
| 2.7   | Löwe ( <i>Panthera leo</i> )                            | 62 |
| 2.7.1 | Mauzen  | 63 |
| 2.7.2 | Hauptruf mit Nachstoßelement                            | 64 |
| 2.7.3 | Nachstoßer  | 67 |
| 2.7.4 | Vorstoßer   | 68 |
| 2.7.5 | Strukturierte Rufreihe                                  | 69 |
| 2.7.6 | Puffing   | 75 |
| 2.7.7 | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula | 76 |
| 3.    | Lautrepertoires der Hybriden                            | 76 |
| 3.1   | Tigon   | 76 |
| 3.1.1 | Hauptruf mit Nachstoßelement                            | 77 |
| 3.1.2 | Nachstoßer  | 78 |



|         |  |     |
|---------|--|-----|
| 3.1.3   | Rufreihe   | 79  |
| 3.2     | L e g u a r  | 80  |
| 3.2.1   | Nachstoßer   | 81  |
| 3.2.2   | Vorstoßer  | 81  |
| 3.2.3   | Strukturierte Rufreihe                                       | 82  |
| 3.3     | L e o p o n  | 84  |
| 3.3.1   | Hauptruf mit Nachstoßelement                                 | 84  |
| 3.3.2   | Nachstoßer   | 85  |
| 3.3.3   | Vorstoßer  | 86  |
| 3.3.4   | Rufreihe   | 87  |
| 4.      | <b>Ontogenese der Lautgebung</b>                             | 88  |
| 4.1     | P u m a ( <i>Puma concolor</i> )                             | 89  |
| 4.1.1   | Altersklasse I   | 89  |
| 4.1.1.1 | Quärren  | 89  |
| 4.1.2   | Altersklasse II  | 90  |
| 4.1.2.1 | Vogelruf   | 90  |
| 4.1.3   | Altersklasse III   | 91  |
| 4.1.3.1 | Vogelruf   | 91  |
| 4.1.4   | Altersklasse IV  | 93  |
| 4.1.4.1 | Vogelruf   | 93  |
| 4.1.5   | Altersklasse V   | 94  |
| 4.1.6   | Weitere Lautelemente junger Pumas                            | 94  |
| 4.2     | N e b e l p a r d e r ( <i>Neofelis nebulosa</i> )           | 94  |
| 4.2.1   | Altersklasse II  | 95  |
| 4.2.1.1 | Quärren  | 95  |
| 4.2.2   | Altersklasse III   | 96  |
| 4.2.2.1 | Mauzen   | 96  |
| 4.2.3   | Altersklasse IV  | 97  |
| 4.2.3.1 | Mauzen   | 97  |
| 4.2.4   | Altersklasse V   | 99  |
| 4.2.4.1 | Mauzen   | 99  |
| 4.2.5   | Weitere Lautelemente junger Nebelparder                      | 100 |
| 4.2.5.1 | Prusten  | 100 |
| 4.3     | S c h n e e l e o p a r d , I r b i s ( <i>Uncia uncia</i> ) | 101 |
| 4.3.1   | Altersklasse III   | 101 |
| 4.3.1.1 | Quärren  | 102 |
| 4.3.1.2 | Mauzen   | 102 |
| 4.3.2   | Altersklasse V   | 103 |
| 4.3.2.1 | Mauzen   | 104 |
| 4.3.2.2 | Hauptruf   | 104 |
| 4.3.3   | Weitere Lautelemente junger Schneeleoparden                  | 106 |
| 4.4     | T i g e r ( <i>Panthera tigris</i> )                         | 106 |
| 4.4.1   | Altersklasse I   | 106 |
| 4.4.1.1 | Quärren  | 106 |
| 4.4.2   | Altersklasse II  | 107 |
| 4.4.2.1 | Quärren  | 108 |
| 4.4.2.2 | Mauzen   | 108 |

|         |  |     |
|---------|--|-----|
| 4.4.3   | Altersklasse III                         | 109 |
| 4.4.3.1 | Quären                                   | 109 |
| 4.4.3.2 | Mauzen                                   | 110 |
| 4.4.3.3 | Hauptruf                                 | 111 |
| 4.4.4   | Altersklasse IV                          | 112 |
| 4.4.4.1 | Mauzen                                   | 113 |
| 4.4.4.2 | Hauptruf mit Nachstoßelement             | 113 |
| 4.4.5   | Altersklasse V                           | 115 |
| 4.4.5.1 | Mauzen                                   | 115 |
| 4.4.6   | Weitere Lautelemente junger Tiger        | 115 |
| 4.4.6.1 | Prusten                                  | 116 |
| 4.5     | J a g u a r ( <i>Panthera onca</i> )     | 117 |
| 4.5.1   | Altersklasse I                           | 117 |
| 4.5.1.1 | Quären                                   | 117 |
| 4.5.2   | Altersklasse II                          | 118 |
| 4.5.2.1 | Quären                                   | 118 |
| 4.5.3   | Altersklasse III                         | 119 |
| 4.5.3.1 | Quären                                   | 119 |
| 4.5.3.2 | Mauzen                                   | 120 |
| 4.5.4   | Altersklasse V                           | 121 |
| 4.5.4.1 | Mauzen                                   | 121 |
| 4.5.4.2 | Hauptruf mit Nachstoßelement             | 122 |
| 4.5.4.3 | Nachstoßer                               | 123 |
| 4.5.5   | Weitere Lautelemente junger Jaguare      | 124 |
| 4.6     | L e o p a r d ( <i>Panthera pardus</i> ) | 124 |
| 4.6.1   | Altersklasse I                           | 124 |
| 4.6.1.1 | Quären                                   | 124 |
| 4.6.2   | Altersklasse II                          | 125 |
| 4.6.2.1 | Quären                                   | 125 |
| 4.6.2.2 | Mauzen                                   | 126 |
| 4.6.3   | Altersklasse III                         | 127 |
| 4.6.3.1 | Mauzen                                   | 127 |
| 4.6.4   | Altersklasse V                           | 129 |
| 4.6.4.1 | Mauzen                                   | 129 |
| 4.6.5   | Weitere Lautelemente junger Leoparden    | 130 |
| 4.7     | L ö w e ( <i>Panthera leo</i> )          | 130 |
| 4.7.1   | Altersklasse I                           | 130 |
| 4.7.1.1 | Quären                                   | 130 |
| 4.7.2   | Altersklasse II                          | 131 |
| 4.7.2.1 | Mauzen                                   | 131 |
| 4.7.3   | Altersklasse III                         | 132 |
| 4.7.3.1 | Mauzen                                   | 132 |
| 4.7.4   | Altersklasse IV                          | 133 |
| 4.7.4.1 | Mauzen                                   | 134 |
| 4.7.4.2 | Hauptruf mit Nachstoßelement             | 134 |
| 4.7.5   | Weitere Lautelemente junger Löwen        | 136 |
| 4.8     | L e o p o n                              | 136 |
| 4.8.1   | Altersklasse IV                          | 136 |

|         |  |     |
|---------|--|-----|
| 4.8.1.1 | Mauzen   | 136 |
| 4.8.1.2 | Hauptruf   | 137 |
| 4.8.2   | Weitere Lautelemente junger Leopons  | 138 |
| 5.      | <b>Vergleich der Lautrepertoires der untersuchten Arten</b>  | 138 |
| 5.1     | Altersklasse VI (adulte Tiere)   | 138 |
| 5.1.1   | Mauzen   | 138 |
| 5.1.2   | Hauptruf   | 139 |
| 5.1.3   | Hauptruf mit Nachstoßelement   | 139 |
| 5.1.4   | Nachstoßer   | 139 |
| 5.1.5   | Vorstoßer  | 139 |
| 5.1.6   | Strukturierte Rufreihe   | 140 |
| 5.1.7   | Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula  | 140 |
| 5.1.8   | Prusten  | 141 |
| 5.1.9   | Nieslaut   | 142 |
| 5.1.10  | Puffing  | 142 |
| 5.1.11  | Schnurren  | 142 |
| 5.1.12  | Gurren   | 143 |
| 5.1.13  | Wah-wah-Laut   | 143 |
| 5.1.14  | Zusammenfassung  | 143 |
| 5.2     | <b>Vergleich der Lautrepertoires der Hybriden</b>  | 143 |
| 5.2.1   | Vergleich der Hybriden untereinander   | 144 |
| 5.2.1.1 | Hauptruf mit Nachstoßelement   | 144 |
| 5.2.1.2 | Nachstoßer   | 144 |
| 5.2.1.3 | Vorstoßer  | 144 |
| 5.2.1.4 | Rufreihe/strukturierte Rufreihe  | 145 |
| 5.2.2   | Vergleich mit den Lautrepertoires der jeweiligen Elternarten   | 145 |
| 5.2.2.1 | Vergleich Tigon mit Tiger und Löwe   | 145 |
| 5.2.2.2 | Vergleich Leguar mit Leopard und Jaguar  | 145 |
| 5.2.2.3 | Vergleich Leopon mit Leopard und Löwe  | 146 |
| 5.2.3   | Zusammenfassung  | 147 |
| 5.3     | <b>Vergleich des Ablaufs der Ontogenese der Lautgebung bei den einzelnen Arten unter Einschluß des Leopons</b> | 148 |
| 5.3.1   | Altersklasse I   | 148 |
| 5.3.2   | Altersklasse II  | 148 |
| 5.3.3   | Altersklasse III   | 149 |
| 5.3.4   | Altersklasse IV  | 149 |
| 5.3.5   | Altersklasse V   | 150 |
| 5.3.6   | Weitere Lautelemente im Verlauf der Ontogenese   | 150 |
| 5.3.7   | Zusammenfassung  | 151 |
| 6.      | <b>Homologieuntersuchung</b>   | 153 |
| 6.1     | <b>Lautformen in der Altersklasse VI (adulte Tiere)</b>  | 154 |
| 6.1.1   | Kriterium der Lage   | 154 |
| 6.1.2   | Kriterium der speziellen Qualität  | 154 |
| 6.1.2.1 | Vogelruf und Mauzen beim Puma  | 155 |
| 6.1.2.2 | Hauptruf mit Nachstoßelement   | 155 |

|          |  |     |
|----------|--|-----|
| 6.1.2.3  | Nachstoßer   | 156 |
| 6.1.2.4  | Prusten  | 156 |
| 6.1.2.5  | Strukturbeziehungen einiger weiterer Lautelemente  | 157 |
| 6.1.3    | Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen   | 158 |
| 6.1.3.1  | Verschiedene Vogelrufausprägungen beim Puma  | 158 |
| 6.1.3.2  | Vogelruf, Mauzen und Hauptruf beim Puma  | 158 |
| 6.1.3.3  | Mauzen und Hauptruf bei weiteren Arten   | 159 |
| 6.1.3.4  | Vorstoßer  | 159 |
| 6.1.3.5  | Hauptruf unter Einbeziehung der Ausbildung dieser Rufform in der Altersklasse III beim Tiger | 160 |
| 6.1.3.6  | Prusten  | 161 |
| 6.1.3.7  | Mauzen, Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement  | 162 |
| 6.1.3.8  | Nachstoßer und separater Nachstoßer beim Jaguar  | 162 |
| 6.1.3.9  | Übergangsruf   | 163 |
| 6.1.3.10 | Differenzierung der strukturierten Rufreihen   | 163 |
| 6.2      | Homologieuntersuchung der Lautformen in der Ontogenese                                       | 165 |
| 6.2.1    | Kriterium der speziellen Qualität  | 165 |
| 6.2.1.1  | Quären   | 165 |
| 6.2.1.2  | Hauptruf mit Nachstoßelement bei Tiger, Jaguar und Löwe                                      | 165 |
| 6.2.2    | Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen   | 166 |
| 6.2.2.1  | Quären und Mauzen (incl. Vogelruf)   | 166 |
| 6.2.2.2  | Verschiedene Ausprägungen des Mauzens (incl. Vogelruf)                                       | 166 |
| 6.3      | Zusammenfassung  | 167 |
| 7.       | <b>Schlußdiskussion: Anmerkungen zur systematischen Einordnung der untersuchten Arten</b>    | 168 |
| 7.1      | Vergleich der Lautrepertoires  | 168 |
| 7.2      | Vergleich der Lautstrukturen   | 169 |
| 7.3      | Vergleich des Verlaufs der Ontogenesen   | 169 |
| 7.4      | Zusammenfassung der vergleichend systematischen Betrachtung                                  | 170 |
| 8.       | <b>Systemeigenschaften der akustischen Kommunikation</b>                                     | 172 |
| 8.1      | Zur Klassifikation von Lautformen  | 172 |
| 8.2      | Beziehung von Lautfunktion und -struktur   | 173 |
| 9.       | <b>Merkmalsverteilung in der Lautgebung der untersuchten Arten</b>                           | 174 |
| 10.      | <b>Zusammenfassung</b>   | 175 |
| 11.      | <b>Short version</b>   | 178 |
| 11.1     | Abbreviations of vocalizations and their names in German and English                         | 178 |
| 11.2     | Distribution of characteristics in vocalization of the felids in this investigation          | 179 |
| 11.3     | Comparative investigation of vocalization in several felids                                  | 180 |
| 11.3.1   | Introduction   | 180 |

|        |   |     |
|--------|---|-----|
| 11.3.2 | Material and methods                                  | 181 |
| 11.3.3 | Vocalizations of adult animals                        | 184 |
| 11.3.4 | Vocalizations of the hybrids                          | 185 |
| 11.3.5 | Ontogenesis of vocalization                           | 186 |
| 11.3.6 | The problem of homology                               | 186 |
| 11.3.7 | Discussion. Aspects of the systematics of the Felidae | 187 |
| 11.3.8 | General bioacoustic aspects                           | 189 |
| 11.4   | Introduction to figures and tables                    | 190 |
| 11.5   | Register of tables                                    | 192 |
| 11.6   | Table of signs and abbreviations                      | 193 |
| 11.7   | Register of figures                                   | 194 |
| 12.    | <b>Summary</b>  | 198 |
| 13.    | <b>Literaturverzeichnis</b>                           | 200 |
| 14.    | <b>Abbildungen und Tabellen</b>                       | 205 |

## 1. Einleitung

Mit der Entwicklung geeigneter Hilfsmittel, besonders der Lautspektrographie, haben bioakustische Untersuchungen in den letzten zwei Jahrzehnten einen entscheidenden Anstoß erfahren. Eine Fülle von Arbeiten zu verschiedenen Aspekten der Lautgebung bei Vögeln — entsprechend der Bedeutung von Lautäußerungen im Gesamtverhalten dieser Gruppe — liegt vor (Übersichten in BREMOND 1963, HINDE 1969, THIELCKE 1970, THORPE 1961). Größere Aufmerksamkeit haben ebenso die Lautformen der Anura (BLAIR 1963, 1968) und der Arthropoda (ALEXANDER 1968, DUMORTIER 1963) gefunden. Eingehende Untersuchungen zum Lautgebungsverhalten der Säugetiere sind im wesentlichen auf einige Gruppen wie die Primates (ANDREW 1963 a, b, EPPLE 1968, ROWELL and HINDE 1962, STRUHSAKER 1967, WINTER et al. 1966) und die Ultraschallerzeugung bei den Chiroptera und den Cetacea (Zusammenfassung in VINCENT 1963) beschränkt. Einzelne Arten oder Gruppen der Ungulata haben HUNSAKER and HAHN (1965), KILEY (1972), der Carnivora GOSSOW (1970), HUFF and PRICE (1968), RESCHKE (1960, 1966) und TEMBROCK (1960 a) bearbeitet. TEMBROCK (1970) faßt weitere Ergebnisse aus unveröffentlichten Arbeiten zusammen und gibt einen Überblick zum Stand bioakustischer Forschung bei Säugern (1963 a, 1968).

Lautäußerungen lassen sich lautspektrographisch analysieren und in ihren physikalischen Parametern erfassen. Wie kaum ein anderer Bereich des Verhaltensinventars eignen sie sich damit unter bestimmten Voraussetzungen dazu, eine Tiergruppe unter Anwendung der Homologiekriterien auf ihre Verwandtschaftsverhältnisse hin zu untersuchen. So können Strukturmerkmale von Lautformen zur systematischen Gliederung einer Gruppe verwandter Arten beitragen (Orthoptera: ALEXANDER 1962, FABER 1953, JACOBS 1953; Anura: LITTLEJOHN 1959; Aves: BERGMANN 1972). Bisher liegen nur wenige Arbeiten über Säuger mit diesem Ansatz vor (EISENBERG 1974, GOSSOW 1970, RESCHKE 1960, 1966).

## 1.1 Fragestellung

Die Systematik der Felidae ist auch heute noch nicht befriedigend geklärt (EWER 1973, LEYHAUSEN 1973, SIMPSON 1945). Neben umfassenden Arbeiten (POCOCK 1917, WEIGEL 1961) sind besonders solche zur verwandtschaftlichen Beziehung der größeren Arten Puma, Nebelparder, Irbis, Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe vorhanden (HALTENORTH 1936, 1937, HEMMER 1966, 1968, LEYHAUSEN 1950, ZARAPKIN 1939). Sie führten zu widersprüchlichen Ergebnissen, da die Autoren Merkmalsunterschiede und -übereinstimmungen verschieden bewerteten. LEYHAUSEN (1950) und HEMMER (1966, 1968) beziehen die Lautgebung der Arten in ihre Erörterungen ein, bei RESCHKE (1960, 1966) stellt sie den Hauptgegenstand der Untersuchung dar.

Bei Orthopteren (PERDECK 1958), Anuren (BLAIR and LITTLEJOHN 1960) und Vögeln (MARLER 1957) sind bei verwandten sympatrischen Arten die der Anpaarung dienenden Lautäußerungen signifikant verschieden. Spezifische Rufformen der Feliden-Weibchen während der Rolligkeit dürften wohl ebenfalls auf artkennzeichnend unterschiedliche Ausbildung hin selektiert worden sein — zumindest soweit die Arten sympatrisch vorkommen oder zum Zeitpunkt der Artdifferenzierung vorkamen.

Es ist das Ziel dieser Arbeit, die Lautstrukturen der großen Felidenarten zu erfassen und zu charakterisieren, ihre jeweiligen Lautrepertoires aufzustellen und zu prüfen, ob diese Ergebnisse eine Aussage über ihre systematische Stellung zulassen. Dies erfordert, so weit wie möglich auch die Ontogenese der Lautgebung mit zu berücksichtigen. Die Auswertung des von den Arthybriden Tigon, Leopon und Leguar vorhandenen Tonbandmaterials könnte weitere Anhaltspunkte hierzu liefern.

Nicht berücksichtigt werden Lautelemente im Zusammenhang agonistischen Verhaltens, die einander auch bei nicht verwandten Arten oft strukturell sehr ähnlich sind (EIBL-EIBESFELDT 1969, S. 201); so finden sich Fauch- oder Zischlaute u. a. bei Feliden, Vögeln und Schaben. Man darf annehmen, daß diese Laute im Verlauf der Evolution auch auf möglichst eindeutige zwischenartliche „Verständlichkeit“ hin selektiert worden sind. Unberücksichtigt bleiben ferner Lautformen, wie sie verletzte oder schreckende Tiere äußern.

## 1.2 Material und Methoden

Untersucht wurde die Lautgebung folgender Arten:

|                          |                  |                        |
|--------------------------|------------------|------------------------|
| <i>Puma concolor</i>     | (Linnaeus, 1771) | — Puma                 |
| <i>Neofelis nebulosa</i> | (Griffith, 1821) | — Nebelparder          |
| <i>Uncia uncia</i>       | (Schreber, 1775) | — Schneeleopard, Irbis |
| <i>Panthera tigris</i>   | (Linnaeus, 1758) | — Tiger                |
| <i>Panthera leo</i>      | (Linnaeus, 1758) | — Löwe                 |
| <i>Panthera onca</i>     | (Linnaeus, 1758) | — Jaguar               |
| <i>Panthera pardus</i>   | (Linnaeus, 1758) | — Leopard              |

Die Nomenklatur entspricht der leicht revidierten Systematik nach POCOCK (1917), wie sie HEMMER (1966, 1968) und LEYHAUSEN (1973) verwenden.

Mit in die Untersuchung einbezogen sind folgende Arthybriden:

|        |                        |
|--------|------------------------|
| Tigon  | (♂ Tiger × ♀ Löwe)     |
| Leguar | (♂ Leopard × ♀ Jaguar) |
| Leopon | (♂ Leopard × ♀ Löwe)   |

Die reziproken Hybriden und weitere zwischen anderen Elternarten, wie sie früher manchmal in zoologischen Gärten gezüchtet wurden (GRAY 1954), waren nicht zugänglich.

Die Beobachtungen und Tonbandaufnahmen erfolgten in Zoos, einige auch bei Zirkusunternehmen und privaten Tierhaltern. Das gesamte Aufnahmematerial umfaßte bei Abschluß dieser Untersuchung 67 Bänder (13 cm-Spule, vorwiegend 360 m Bandlänge). Die Auswertungen basieren auf ca. 1450 Tonbandaufnahmen, die sich wie folgt auf die einzelnen Arten bzw. Hybriden und Entwicklungsalter verteilen (s. Tab. 1; alle Tabellen befinden sich in einem gesonderten Teil am Schluß der Untersuchung).

Eine Einteilung in Altersklassen ermöglicht es, die Jugendentwicklung der Lautäußerungen in ihrem Ablauf aufzugliedern. Bisher ist die Ontogenese der Lautgebung bei Säugetieren kaum untersucht (MARLER 1963). Wie jedoch GOSSOW (1970) bei Musteliden zeigen konnte, lassen sich in der Entwicklung des Lautgebungsverhaltens neben der Abhängigkeit vom Wachstum des Stimmapparates und der Resonanzräume deutliche Beziehungen zur allgemeinen Entwicklung der Motorik und einzelner spezieller Verhaltenskomplexe feststellen. Dementsprechend sind auch in dieser Untersuchung die einzelnen Altersklassen eingeteilt. Die Angaben dazu sind — soweit sie für die einzelnen Arten überhaupt vorhanden sind — im wesentlichen EWER (1973) und SCHALLER (1967, 1972) entnommen. Es bleibt zu bedenken, daß die zeitliche Abgrenzung der Entwicklungsstufen hier nur ein methodisches Hilfsmittel darstellt.

#### Altersklasseneinteilung:

|        |                                |   |
|--------|--------------------------------|---|
| AK I   | Geburt — 3 Wochen              | Jungtiere sind an den Wurfplatz gebunden; Motorik, Gehör und Sehvermögen noch unterentwickelt   |
| AK II  | 3 Wochen — 3 Monate            | noch weitgehende Bindung an den Wurfplatz; sich entwickelnde Motorik und Sinnesleistungen   |
| AK III | 3 Monate — 6 Monate            | Motorik und Sinnesleistungen im wesentlichen entwickelt; Verlassen des Wurfplatzes, zunehmend Fleischnahrung                                  |
| AK IV  | 6 Monate — 1 Jahr              | entwöhnt, weiterbestehende Abhängigkeit im Nahrungserwerb vom Muttertier, Wurfgeschwisterverband  |
| AK V   | über 1 Jahr                    | je nach Art verschieden lange Phase der beginnenden Selbständigkeit, bei einigen Fortbestand des Verbandes der Wurfgeschwister mit Muttertier |
| AK VI  | adulte, geschlechtsreife Tiere | Alter für die einzelnen Arten unterschiedlich (CRANDALL 1964)   |
| AK VII | sehr alte Tiere                | sehr alte Tiere (über 15 Jahre) zeigen wahrscheinlich bei Jaguar, Leopard und Löwe Degenerationserscheinungen in einzelnen Lautformen         |

Zur Lautaufzeichnung dienten die Tonbandgeräte UHER 4000 Report-L und UHER 4200 Report Stereo, als Mikrofone die Typen SENNHEISER MD 421/2 und SENNHEISER MKH 805; beide haben im Frequenzbereich der untersuchten Lautformen eine weitgehend gleiche Aufnahmecharakteristik. Auf rauscharmen, hochaussteuerbaren Bändern bespielte ich jeweils nur eine Spur mit 19 cm/sec Aufnahmebeschwindigkeit. Die Aussteuerung am Tonbandgerät blieb bei der Aufzeichnung einer zusammenhängenden Folge von Lauten nach Möglichkeit unverändert. Die Aufnahmedistanz überschritt auch bei den lautesten Rufformen nicht ca. 5 m. An jede Aufnahme schließt sich ein aufgesprochenes Protokoll an, das neben der Art, Geschlecht, Alter, Individuum, Datum, Standort auch die Aufnahmebedingungen wie Abstand Lautquelle — Mikrofon, Bewegungen der Lautquelle u. ä., die Situation, in der die Lautartikulation erfolgte, und begleitende Verhaltensweisen des lautgebenden Tieres und eventuell weiterer Artgenossen enthält. Für die spektrographische Auswertung wurden die Laute von einem Tonbandgerät REVOX A 77 (Aufnahmeverzerrung UHER und Wiedergabeentzerrung REVOX: NAB) mit 19 cm/sec auf den Sound Spectrograph VOICEPRINT Model 4691 A überspielt. Hier wie auch anschließend bei der Lautanalyse auf dem VOICEPRINT erfolgte die Aussteuerung des Lautspektrographen über einen angeschlossenen Oszillographen HAMEG HM 312, was gleichzeitig eine erste Übersicht über das Lautbild erlaubt. Nur wenige Aufnahmen überspielte ich zusätzlich mit einer anderen als der ursprünglichen Aufnahmebeschwindigkeit, um das Vorhandensein von Frequenzanteilen in bestimmten Bereichen zu überprüfen; dieses Verfahren eignet sich allerdings nur mit Einschränkungen zur Analyse von Frequenzzusammensetzung und interner Intensitätsverteilung. Die Analyse auf dem VOICEPRINT wurde im quantize (contour) display, Filter WB (300 Hz) und shaping flat (s. z.B. Abb. 1a, 2a) sowie zusätzlich in normal display, Filter NB (50 Hz) und ebenso shaping flat durchgeführt (s. z.B. Abb. 1b, 2b; alle Abbildungen befinden sich in einem gesonderten Teil am Schluß dieser Untersuchung).

Auf einem einzelnen Lautspektrogramm entspricht die Gesamtlänge der Abszisse einer Zeitdauer von 2,4 sec, auf der Ordinate ist der Frequenzbereich zwischen ca. 250 Hz und 7 kHz erfaßt; die kHz-Marken erzeugt das Gerät selbst, die Zeitachse ist nicht kalibriert. Die Einstellung des Frequenzbereichs wurde so gewählt, um ohne ständige Änderung der Justierung in beiden Darstellungsweisen zusammenhängend arbeiten zu können; zudem ist nur mit dem Filter WB eine genaue Auswertung der Zeitparameter und der Intensitätsabstufung (im quantize display) möglich. Im Einzelfall habe ich jeweils gesondert überprüft, ob Frequenzanteile unterhalb 250 Hz und oberhalb 7 kHz ausgebildet sind.

Die Auswertung der Lautspektrogramme stützt sich vorwiegend auf die anschließend aufgeführten Parameter; zusätzliche charakteristische Struktureigenschaften sind bei der Besprechung einzelner Lautformen erwähnt.

#### 1. a) Amplitude

Eine Messung der Originalintensität der Lautäußerungen mit einem Phonmeter wurde nicht vorgenommen. Ein direkter Vergleich der Intensitäten von Lauten aus verschiedenen Tonbandaufnahmen ist somit nicht möglich. Die Angaben zur Intensität einer Lautform entsprechen also einer allgemeinen Einstufung nach dem Höreindruck. Innerhalb einer unter konstanten Aufnahmebedingungen aufgezeichneten Lautfolge ist jedoch ein Vergleich der Intensität der einzelnen Laute möglich.



In den Lautspektrogrammen in der Darstellungsweise „quantize/WB“ liegen Frequenzanteile gleicher relativer Intensitätsstufe innerhalb von Konturflächen gleicher relativer Graustufe. Bei maximaler Aussteuerung lassen sich 8 Intensitätsstufen erfassen, jede umfaßt ein Intervall von 6 dB.

b) Amplitudenänderung im Zeitverlauf

Regelmäßige Intensitätsveränderungen im zeitlichen Ablauf einer Lautform, bisweilen treten auch rhythmische interne Intensitätswechsel auf („fry“, ANDREW 1963 b).

2. a) Frequenzbereich

Umfaßt alle Frequenzanteile, die am Aufbau einer Lautform beteiligt sein können.

Alle Parameter der Frequenzzusammensetzung sind in kHz angegeben.

b) Grundfrequenzanteile

Gibt diejenigen Frequenzanteile über einer mittleren (relativen) Intensitätsstufe an, die in allen Lauten desselben Typus ausgebildet sind.

c) Hauptfrequenzanteile

Umfaßt diejenigen Anteile, in denen eine Lautform ihre höchste Amplitude erreicht. Innerhalb desselben Lautspektrogramms (im „contour display“) sind die Frequenzanteile am intensivsten, die in den Konturflächen mit der dunkelsten Graustufe liegen. Wegen der Geräteeigenschaften des Spektrographen ist es nicht möglich, Anteile größter Amplitude zu bestimmen, wenn diese im basalen Bereich unterhalb ca. 0,25 kHz liegen.

d) Frequenzlücken

In einigen Lautformen fehlen in charakteristischer Weise für Teile oder die gesamte Dauer bestimmte Frequenzanteile oder fallen gegenüber benachbarten darunter und/oder darüber intensitätsmäßig stark ab.

e) Änderung der Frequenzzusammensetzung im Lautverlauf

Gibt die regelmäßige Veränderung des Frequenzaufbaus eines Lautelements als Funktion der Zeit an, sofern sie für die Lautform charakteristisch ist.

3. a) Rufdauer

Gemessen in Sekunden bzw. Zehntelsekunden.

Tonbandaufnahmen innerhalb von Gebäuden waren oft nicht zu vermeiden; bei diesen kann man die Rufdauer nur ungenau messen.

b) Wiederholungsrate in festem Zeitintervall

Bei rhythmischer Reihung werden innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls regelmäßige Anzahlen von Einzellauten erzeugt. Hier sind 2 Sekunden als Intervall gewählt; im Fall regelmäßiger Reihung wird auch die Pausendauer zwischen den einzelnen Lauten angegeben.

4. a) Frequenzverteilung

Anteile und Bereiche mit spektraler und/oder klangartiger Frequenzzusammensetzung im Aufbau einer Lautform (TRENDELENBURG 1950). Weitere Strukturparameter kommen nur bei überwiegend klangartiger Frequenzverteilung zur Auswertung.

b) Formantverlauf

Form der am Rufaufbau beteiligten Formanten und Veränderungen ihres Verlaufs während des Lautes.

- c) Tonhöhenunterschied im Verlauf einer Formante  
Gemessen als Quotient zwischen relativ höchsten und tiefsten Frequenzanteilen derselben Formante im Rufverlauf.  
Ein Tonhöhenwechsel innerhalb eines Lautes mit anderen Ursachen als einem Tonhöhenunterschied innerhalb der Formanten ist möglich; die strukturellen Grundlagen eines solchen Merkmals sind bei der jeweiligen Lautform gesondert besprochen.
- d) Basalformante („Grundton“)  
Frequenzanteile und relative Intensität der basalsten Formante
- e) Formantquotient  
Verhältnis der Frequenzanteile der einzelnen Formanten im jeweils gleichen Zeitpunkt zueinander; dabei sind die Anteile der Basalformante gleich 1 gesetzt, und es wird der Quotient für die fortlaufend nächsthöheren Formanten in ihren Frequenzanteilen gegen die der Basalformante gebildet.
- f) Hauptformanten  
Frequenzzusammensetzung und Anzahl der Formanten mit der größten Amplitude innerhalb einer Rufform

Weitere Kriterien in der Beschreibung einer Lautform sind:

- 5. Bildung und Ausformung der Lautäußerung (kehlig, oral, nasal)
- 6. In- und/oder expirative Phasen während der Lauterzeugung
- 7. Körperhaltung, Mitarbeit der Rumpfmuskulatur sowie Öffnung des Mauls bei der Lauterzeugung

Die Angabe einer (Verständigungs-, Mitteilungs-, Signal-) Funktion für einzelne Lautelemente bedeutet, daß diese durch Beobachtungen belegt ist, sie ist nicht notwendigerweise die einzige. Andererseits können auch verschiedene Lautformen im gleichen Funktionszusammenhang auftreten. Die gleichen Überlegungen gelten für die die Lautgebung auslösenden Reize.

### 1.3 Zur Aussagefähigkeit lautspektrographischer Analysen

Wie in der Besprechung einzelner Auswertungsparameter schon teilweise angedeutet, sind lautspektrographische Analysen in ihren Ergebnissen nur teilweise quantifizierbar und müssen in ihren Aussagen relativiert werden, worauf auch Gossow (1970) hinweist. Dies gilt besonders für Angaben zur Intensität einer Lautform und ihrer internen Intensitätsverteilung. Der aufgezeichnete und dann auf dem Lautspektrographen erfaßbare Frequenzbereich eines Lautes wird besonders in den höheren Anteilen erheblich durch die Aufnahmebedingungen (Abstand Lautquelle — Mikrophon u. a.) beeinflußt. Eine zusätzliche Beeinträchtigung in der Auswertung ergibt sich, wenn man in einer zusammenhängenden Lautfolge leise Lautäußerungen neben anderen, wesentlich intensiveren Formen aufzeichnet, wobei die Aussteuerung entsprechend den Lauten mit der größten Amplitude eingestellt ist. Die für eine bestimmte Lautform gefundene Frequenzzusammensetzung ist also diejenige, die der Lautspektrograph unter den jeweiligen Bedingungen noch wiedergibt; entsprechendes gilt ebenso für eine Aussage über Lücken in der Frequenzzusammensetzung.

Die Auswertung der Frequenzparameter ist in ihrer Genauigkeit durch die Geräteeigenschaften des VOICEPRINT festgelegt, die mit dem Filter WB eine Trennschärfe von 300 Hz, mit dem Filter NB von 50 Hz ermöglicht. Die Messung des Tonhöhenunterschieds innerhalb einer Formante und die Ermittlung des Formantquotienten können somit auch nur annäherungsweise erfolgen. Die Feststellung einer spektralen Frequenzverteilung in einer Lautform besagt, daß sie aufgrund der Geräteeigenschaften des Lautspektrographen bei der Auswertung als spektral dargestellt ist.

Eine hohe zeitliche Auflösung ist nur bei Verwendung des Filters WB zu erreichen, so daß eine Kopplung von gleichzeitiger hoher Genauigkeit der Frequenzparameter und dieser Strukturmerkmale nicht möglich ist.

#### 1.4 Problematik von Lautgebungsuntersuchungen an Zootieren

Die Untersuchung der Lautgebung dieser Arten in zoologischen Gärten bietet methodisch zwar den großen Vorteil, Beobachtungen und Bandaufnahmen nahezu ständig und für alle Entwicklungsalter aus geringer Entfernung machen zu können — letzteres ist für die exakte lautspektrographische Auswertung unumgänglich —, andererseits sind jedoch die Bedingungen der Zoohaltung möglicherweise nicht ohne Einfluß auf das Lautgebungsverhalten der Tiere. (Zur allgemeinen Problematik von verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Zootieren s. WALTHER 1963).

Durch die Gefangenschaftshaltung erscheinen Veränderungen in der Spontanaktivität der Lautäußerung allgemein oder einzelner Lautelemente, dem Funktionsbezug von bestimmten Lautformen sowie ihrer Auslösung möglich. Ein Einfluß in Gefangenschaft eventuell gestörter Funktionskreise (z. B. Paarungsverhalten, Jungenaufzucht) auf das Lautgebungsverhalten läßt sich ebenfalls nicht ausschließen. Eine genaue Aussage über den Grad der Veränderung ist jedoch in keinem der genannten Fälle möglich. Wo Zusammenhänge dieser Art bei einzelnen Lautelementen wahrscheinlich sind, sind diese bei der Besprechung der jeweiligen Lautform angeführt. Bestimmte Lautäußerungen, wie sie z. B. im Rahmen des Beuteerwerbs eventuell auftreten, kommen bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren vielleicht kaum oder gar nicht vor.

Eine strukturelle Änderung der physikalischen Merkmale der Laute bei Säugetieren, die seit mehreren Generationen nicht mehr im Freiland leben, ist bisher nicht nachgewiesen und sehr unwahrscheinlich. Zudem dürfte durch die Fülle des gesammelten Materials eine eventuell aberrante Ausbildung von Lauten bei einem einzelnen Individuum auffallen.

#### 1.5 Nomenklatur der Lautelemente

Mehrere Autoren legen Einteilungskriterien für tierische Lautformen vor. Bei Säugetieren versucht jedoch nur TEMBROCK (1960 b), allgemeingültig nach strukturellen Gesichtspunkten vorzugehen, während andere Autoren (z. B. BARTHOLOMEW and COLLIAS 1962) — meist am Beispiel einer einzelnen Art — die einzelnen Lautformen auch nach ihrer Funktion und der Motivation des lautgebenden Tieres definieren. Funktionale Kriterien sind bei Säugern nur begrenzt anwendbar, denn diese besitzen im Gegensatz etwa zu den Vögeln nur wenige funktional eindeutig bestimmte Lautformen spezifischen Aufbaus. Vielmehr treten häufig Misch- und Über-

gangslautformen auf, ebenso können verschiedene Intensitätsstufen desselben Lautelements verschiedene Funktionen haben. Andererseits ist es aber ebenso auch möglich, daß verschiedene Lautäußerungen in demselben Funktionszusammenhang auftreten.

Diese Arbeit versucht, die Lautformen allein nach ihrer Struktur einzuteilen, kann jedoch das System von TEMBROCK (1960 b) dabei nicht übernehmen, da es teilweise den bestehenden Strukturbeziehungen nicht gerecht wird.

Es zeigt sich, wie schwierig es sein kann, die einzelnen Elemente des Lautinventars von Säugern eindeutig zu benennen. Eine funktionale „Tönung“ der Bezeichnung sollte man nach Möglichkeit vermeiden, da sie oft weder tatsächlich Zusammengehöriges umfaßt oder dieses andererseits trennt noch frei von subjektiver Interpretation ist. Einzelne in der Literatur schon vorhandene Termini für Lautäußerungen der untersuchten Arten sind nur so weit übernommen, als sie dieser Forderung gerecht werden und eine Lautform eindeutig beschreiben. Die in einigen Untersuchungen benutzte Methode der lautmalenden Umschreibung des subjektiven Höreindrucks (z. B. HEMMER 1966, 1968, SCHALLER 1967) ist in den wenigsten Fällen geeignet, das spezifische Lautelement exakt zu beschreiben und dem Leser eine auch nur annähernde Vorstellung von dessen Lautcharakter zu vermitteln. Dies gilt besonders für solche allgemeinen Begriffe wie Brummen, „klagender“ Ruf u. ä. Auch wegen der großen Intensitätsunterschiede in der Artikulation des gleichen Lauttyps und der vielfältigen Mischformbildung bei Säugetierlauten stellen derartige Einteilungen ein meist außer vom Autor selbst wohl kaum reproduzierbares Verfahren dar.

### Danksagung

Meinem Doktorvater, Herrn Professor Dr. Dr. H. Engländer, danke ich für seine Förderung und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit, Herrn Professor Dr. P. Leyhausen, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Arbeitsgruppe Wuppertal, für den Arbeitsplatz in seinem Institut und seine wissenschaftliche Betreuung sowie dafür, daß er mir sein Tonbandarchiv zur Auswertung überließ; Frau B. A. Tonkin danke ich für ihre Hilfe bei der Übersetzung der englischen Textteile und manch interessante Information.

Für ihre bereitwillige Hilfe und großzügige Unterstützung bei Tonbandaufnahmen möchte ich meine Dankbarkeit ausdrücken: Im Zoo Amsterdam den Herren Dr. E. F. Jacobi, Dr. B. M. Lensink, D. Dekker; im Zoo Basel den Herren Prof. Dr. E. M. Lang und Dr. H. Wakkernagel; im Ruhr-Zoo Gelsenkirchen Herrn Dr. E. Rühmekorf; im Zoo Hannover Herrn Dr. L. Dittrich; im Zoo Helsinki den Herren Dr. I. Koivisto und G. Stüwe; in Howletts Park Mr. J. Aspinall; im Zoo Köln den Herren Dr. W. Windecker, Dr. M. Gorgas, Dr. W. Kühme; im Zoo Krefeld Herrn Dr. W. Encke und Herrn Dr. P. Vogt; im Münchner Tierpark Hellabrunn Herrn Dr. A. Wünschmann; im Zoo Rotterdam den Herren Ir. D. van Dam und S. J. Tinkoczy; im Tierpark Salzburg Herrn H. Windischbauer; im Zoo Wassenaar den Herren Louwman und Nagtegaal; im Tierpark Wien-Schönbrunn Herrn Dr. W. Fiedler; sowie Herrn W. Scheffel, Bischofsheim.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Dr. G. Haas, Zoologischer Garten Wuppertal, dessen Gastfreundschaft diese Untersuchung wesentlich erleichterte.

Nicht vergessen möchte ich die Raubtierpfleger all dieser zoologischen Gärten, die mir mit großer Ausdauer geholfen haben.

## 2. Lautrepertoires der adulten Tiere

Die Lautformen der einzelnen Arten sind im anschließenden Abschnitt in ihren Merkmalen jeweils nach dem gleichen Auswertungsschema beschrieben. Die Reihenfolge der Besprechung der Lautelemente folgt einem einheitlichen Muster; alle Abbildungen der dazugehörigen Lautspektrogramme befinden sich am Schluß der Untersuchung in einem gesonderten Teil. Die Laute sind in ihren typischen Strukturmerkmalen besprochen, Mischformbildungen sind nur vereinzelt erwähnt.

### 2.1 Puma (*Puma concolor*)

Ausführungen zu Lautformen und dem Lautgebungsverhalten dieser Art finden sich in einer Reihe von Veröffentlichungen. Eine Zusammenfassung vornehmlich aus Jagdberichten geben YOUNG and GOLDMAN (1946). TEMBROCK (1970) bietet eine tabellarische Aufstellung, eingehendere Untersuchungen führten RABB (1959) und RESCHKE (1960) aus. Als wesentliche Lautelemente des Pumas beschreiben alle Autoren eine große Vielfalt von Mauzern, von den anderen lassen sich nur das Schnurren, das Gurren und der Vogelruf anhand der gegebenen Beschreibungen identifizieren, weitere kaum.

Allgemein sind Pumas wenig ruffreudig, am ehesten hört man noch den piffähnlichen sehr hellen Vogelruf. Er dürfte dem bei YOUNG and GOLDMAN (1946) beschriebenen „whistle“ entsprechen. Nur rollige und Junge führende Weibchen äußern ziemlich regelmäßig Laute.

#### 2.1.1 Vogelruf (s. Abb. 1—6)

Diese Lautform ist die häufigste, sie klingt angesichts der Körpergröße des Pumas überraschend hell, ähnlich einem kurzen — manchmal auch geringfügig gedehnten —, hohen Piff. Besonders Junge führende Weibchen äußern den Vogelruf. Die Körperhaltung und -bewegung bei der Lauterzeugung ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist meist nicht festzustellen. Das Maul öffnet sich je nach der Intensität des Rufes verschieden weit, bei leisen Formen bleibt es fast geschlossen, und nur die Oberlippe hebt sich etwas. Bei größerer Lautstärke öffnet es sich weit, und die oberen Caninen sind sichtbar.

Neben der relativ häufigen Spontanartikulation des Vogelrufes, wo ein auslösender Reiz nicht zu bestimmen ist, lassen sich mehrere Verhaltenszusammenhänge nennen, in denen er mit großer Regelmäßigkeit auftritt. Trennt man die Jungen vom Muttertier, so beginnt dieses, nach kurzer Zeit den Vogelruf mit zunehmender Intensität zu äußern. Die Jungtiere antworten daraufhin meist mit einem entsprechenden Laut. In einer Gruppe von mehreren erwachsenen Pumas löst der Vogelruf eines Tieres ziemlich sicher auch den gleichen Laut bei weiteren aus. Die Antwortbereitschaft ist besonders groß bei führenden Weibchen und jüngeren Tieren unter zwei Jahren — auch auf eine Imitation des Lautes seitens des Beobachters. Miteinander vertraute Pumas einer Gruppe reagieren auf die Trennung voneinander mit Vogelrufen, sie äußern sie meist auch bei der Wiederbegegnung. Die Funktion des Vogelrufes liegt im wesentlichen im Dienste des Zusammenhalts einer Gruppe von Tieren im Nahbereich, besonders wohl im Verband der Jungtiere und subadulter Tiere mit der Mutter.

Er schwankt in seiner Intensität zwischen sehr geringer bis mittlerer Lautstärke. Die Amplitudenverteilung innerhalb des Rufes als Funktion der Zeit entspricht

trotz einiger Variabilität meist einem Grundmuster. Die höchste Intensität findet sich um die Rufmitte, Rufbeginn und -ende sind weniger lautstark. Insgesamt ist die Intensitätsverteilung über die Gesamtdauer des Rufes jedoch ziemlich gleichförmig, d. h. große Lautstärkenunterschiede treten in seinem Verlauf nicht auf. Die Lautdauer schwankt zwischen 0,15—0,7 sec. Vogelrufe können, auch zusammen mit anderen Lautelementen, in Lautfolgen gereiht sein, darin bestehen zwischen den Einzelrufen keine regelmäßigen Pausen. Diese Rufform des Pumas kann Frequenzanteile im Bereich zwischen 0,5 — über 7 kHz enthalten, allerdings zeigen auch die Rufe desselben Individuums hier eine wohl u. a. intensitätsabhängige erhebliche Variationsbreite. Die Anteile mit großer Amplitude sind im Bereich von 1 bis 5 kHz ausgebildet, diejenigen mit der größten zwischen 1,2—4,2 kHz, in der Mehrzahl der ausgewerteten Laute unterhalb von 2,5 kHz. In der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform treten keine regelmäßigen Lücken auf, wohl ergeben sich aufgrund seiner Struktur Bereiche, in denen in Teilen des Rufverlaufs keine Anteile ausgebildet sind. Deutlich ist im Lautspektrogramm diese zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus der Vogelrufe. Als Grundform dürfte ein Verlauf anzusehen sein, der eine durchgehende, symmetrische Bogenfigur darstellt: Im Rufbeginn setzt der Laut sich aus relativ tiefen Anteilen zusammen, zur Rufmitte hin sind es ansteigend höhere, danach erfolgt zum Rufende hin wieder ein Abfall, das Ende des Lautes hat dann wieder die gleiche Frequenzzusammensetzung wie der Beginn (s. Abb. 1, 2). Die abgewandelten Ausbildungen des Vogelrufes sind aus diesem Grundmuster durch Reduktion abzuleiten (s. Abb. 3—6). Der ansteigende Anfangsteil und der abfallende Schenkel des Bogens in der zweiten Ruhälfte können jeweils teilweise oder nahezu vollkommen reduziert sein. Ebenso können beide durch eine kurze Pause in der Rufmitte von unter 0,1 sec getrennt sein, womit ein zweiteiliger Laut entsteht (s. Abb. 6, zweiter Laut).

In allen Varianten des Vogelrufes sind Intensitätsverteilung und Frequenzzusammensetzung meist so korreliert, daß die Anteile mit der größten Amplitude in der relativ höchsten Stelle des Bogens ausgebildet sind. In der Mehrzahl sind die bisher aufgezeichneten Vogelrufe überwiegend klangartig in ihrer Frequenzverteilung, daneben sind jedoch Bereiche spektraler Überlagerung auch vielfach vorhanden. Steigende Intensität der Laute scheint mit einer Zunahme des Anteils spektraler Frequenzverteilung im Rufaufbau verbunden zu sein. Die Form der Formanten läßt sich bei aller Abwandlungsfähigkeit auf eine Bogenfigur zurückführen, die auch schon in der Darstellungsweise „contour“ sichtbar ist und die allgemeine zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung wiedergibt; die Formanten verlaufen in einem umgekehrten U-Bogen, der unterschiedlich reduziert sein kann. Bisweilen treten auch noch zusätzliche geringe Tonhöhenschwankungen innerhalb dieses Bogens auf. Wie auch das menschliche Ohr feststellen kann, wird im Verlauf des Vogelrufes ein oft erheblicher Tonhöhenunterschied überwunden, der allerdings auch in den Rufen desselben Tieres stark in seiner Größe variieren kann. Zwischen den relativ höchsten Anteilen innerhalb einer Formante in der Bogenkrümmung um die Rufmitte und den tiefsten in Rufbeginn und -ende kann der Tonhöhenwechsel bis zu 4:1 betragen, ist meist jedoch geringer. Bei Reduktion des Bogenverlaufs der Formante können zwischen Rufbeginn und -ende auch Tonhöhenunterschiede bis zu 3:1 (s. Abb. 5) bzw. 1:3 (s. Abb. 3), je nach Art der Reduktion, bestehen.

Die Basalformante setzt sich bei unterschiedlicher Lage aus Anteilen zwischen 0,5—3 kHz zusammen und ist häufig die intensivste. Vogelrufe bestehen in ihrem

Aufbau durchweg nur aus wenigen intensiven Formanten (2—4), weitere sind oft nur partiell im Rufverlauf und mit geringer Amplitude ausgebildet. Der Formantquotient ergibt sich in einem aus zwei Formanten zusammengesetzten Laut mit 1:2.

### 2.1.2 Mauzen (s. Abb. 7—10)

Mauzlaute treten häufig in Lautfolgen neben Vogelrufen auf. Sie sind von diesen nach dem Höreindruck durch die allgemein tiefere Frequenzzusammensetzung und den weniger reinen Klang bei geringerem Tonhöhenwechsel innerhalb des Lautes zu unterscheiden. Beide Rufformen können allerdings fließend ineinander übergehen, sie sind also Elemente eines Lautkontinuums. Die Mauzlaute stellen die einzige weitere Rufform des Pumas dar, die mit einiger Regelmäßigkeit auftritt, auch sie vornehmlich bei Junge führenden Weibchen. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Mauzer ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist kaum feststellbar. Das Maul ist je nach der Intensität des Lautes sehr unterschiedlich weit geöffnet, in den lautereren Formen sind die Oberlippen so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge sichtbar sind. Hinsichtlich Auslösung und Funktion ist nach den vorliegenden Beobachtungen keine Trennung des Mauzens vom Vogelruf möglich, seine Funktion dürfte auch im wesentlichen darin liegen, den Zusammenhalt einander vertrauter Tiere im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Mauzlaute des Pumas ist über einen großen Bereich variabel. Die Intensitätsverteilung innerhalb dieser Lautform ist meist ziemlich homogen, im Rufverlauf treten also keine deutlichen Lautstärkenschwankungen auf. Formen, die aus mehreren Einzellautelementen zusammengekoppelt sind, können dagegen ein mehrfaches An- und Abschwollen der Amplitude aufweisen. Bisweilen kommen auch Ausbildungen des Mauzens mit Anlaut vor; in diesen besteht dann einmal der Intensitätsunterschied zwischen dem leisen Anlaut und dem Hauptteil des Rufes, zudem ist zwischen den beiden Elementen noch ein kurzzeitiger Abfall in der Lautstärke ausgebildet (s. Abb. 7). Die Ruflänge der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3—1,2 sec, ihre Reihung zu Lautfolgen, meist zusammen mit anderen Rufformen, erfolgt arhythmisch. In den Mauzlauten können Frequenzanteile zwischen 0,3 bis 7 kHz vorhanden sein, sie sind weitgehend kontinuierlich ohne Lücken fast über den gesamten Bereich verteilt. Die Lage der Anteile mit großer Amplitude schwankt je nach der Tonhöhe des Lautes im Bereich von 0,5—5 kHz, die intensivsten finden sich zwischen 1,5—2,5 kHz. Eine Veränderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit im Rufverlauf ist wenig deutlich, läßt jedoch meist ein leichtes Vorherrschen der relativ höheren Anteile um die Rufmitte erkennen, während der Beginn und das Ende des Lautes tiefere Frequenzen in ihrem Aufbau haben; diese setzen teilweise ziemlich simultan ein und brechen ebenso am Rufende wieder ab. In den Formen mit Anlaut ist dieser in seiner Frequenzzusammensetzung beschränkt, der vorher beschriebene Aufbau gilt für den Hauptteil des Lautes im Anschluß an den Anlaut.

Die Frequenzverteilung in den Mauzern ist meist zu einem erheblichen Grad spektral, einzelne Rufe lassen sogar keinen Formantaufbau mehr erkennen, in der Mehrzahl sind Formanten jedoch zumindest partiell im Rufverlauf noch ausgebildet, wenn auch oft breit spektral verwischt. Die Formanten verlaufen in einem Bogen geringer Überhöhung, der teilweise auch etwas abgewandelt sein kann. In den aus zwei oder mehr Einzelmauzern gekoppelten Formen dieses Lautes findet sich diese Bogenfigur dann mehrfach. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante

ist unterschiedlich groß, er beträgt höchstens 2:1, in den meisten Rufen deutlich weniger. Dabei sind die relativ höchsten Frequenzanteile um die Rufmitte, die tiefsten im Beginn und Ende des Mauzers ausgebildet. Die Basalformante findet sich mit unterschiedlicher Amplitude und Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,3 und 0,7 kHz, darunter sind meist noch spektrale Anteile geringerer Intensität vorhanden. In der Mehrzahl der Mauzer sind im Bereich zwischen 1 und 4 kHz mehr als vier Formanten großer Intensität ausgebildet, dazwischen sind Anteile geringerer Amplitude und spektraler Verteilung vorhanden. Der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: . . .

### 2.1.3 Hauptruf (s. Abb. 11—16)

Der Hauptruf stellt die lautstärkste Rufform des Pumas dar. Er läßt sich als mauzartiger Schrei beschreiben, dessen Anfang deutlich heller klingt als die zweite Lauthälfte. Bisher ließ sich diese Lautform nur bei einem weiblichen Tier während der Rolligkeit und ziemlich regelmäßig bei einem Männchen beobachten. Die Tiere artikulieren die Hauptrufe vorwiegend im Stehen, seltener auch in der Bewegung oder im Sitzen; die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar. Im ersten Teil des Rufes ist das Maul weit aufgerissen, und die oberen Caninen stehen meist in ihrer vollen Länge frei, in der zweiten Ruhhälfte ist das Maul wieder mehr geschlossen, die Zähne sind nur noch partiell sichtbar. Während im Falle des Männchens keine gesicherte Aussage zur Auslösung dieser Rufform möglich ist, sind die Zusammenhänge bei dem Weibchen eindeutig. Dieses war in einigen Hitzeperioden von dem im gleichen Gehege lebenden männlichen Tier nur wenige Male in den ersten Tagen der Rolligkeit gedeckt worden, danach zeigte der Kater dann keine weitere Paarungsaktivität mehr. Während der folgenden Tage des Ostrus äußerte dann das Weibchen sehr häufig den Hauptruf in langen, homotypen Lautfolgen. Es ist anzunehmen, daß die Artikulation dieser Rufform bei den Puma-weibchen im wesentlichen auf die Zeit der Rolligkeit beschränkt ist und wahrscheinlich auch mit durch diesen physiologischen Status ausgelöst wird. Ihre Funktion dürfte es sein, paarungsbereite Männchen anzulocken bzw. diesen durch die Rufe die Lokalisation des rolligen Weibchens zu erleichtern.

Die Intensität der Hauptrufe ist durchweg hoch, es kommen aber auch Formen nur relativ mittlerer Lautstärke vor; diese bilden den Übergang zu den Mauzern geringerer Amplitude. Mauzen und Hauptruf sind Elemente eines Lautkontinuums, im Bereich mittlerer Intensität sind beide nicht voneinander zu trennen. Im Zeitverlauf der Hauptrufe treten keine signifikanten Änderungen der Lautstärke auf, die größte Amplitude ist meist um die Rufmitte erreicht. Im Rufbeginn setzen nahezu alle am Aufbau beteiligten Frequenzen weitgehend simultan mit einheitlich hoher Intensitätsstufe ein. Aus mehreren einzelnen Hauptrufen gekoppelte Formen weisen meist deutliche interne Lautstärkenschwankungen auf. Entsprechend variabel ist die Dauer der einzelnen Rufe, da auch die erste hellerklingende Ruhhälfte und der tiefere zweite Rufteil unterschiedlich gedehnt werden können. Die Länge der Einzelrufe beträgt zwischen 0,6—1,5 sec, gekoppelte Laute (s. Abb. 16) im vorliegenden Tonbandmaterial sind bis zu 3,4 sec. lang. Meist sind die Hauptrufe in homotypen Lautfolgen arhythmisch gereiht, einzelne Rufe sind selten.

Am Aufbau dieser Rufform können Frequenzanteile zwischen 0,2 und 7 kHz beteiligt sein. Die Anteile zwischen 0,6 und 5 kHz können große Amplitude erreichen, weisen aber eine deutliche Gliederung in eine überwiegend höherfrequente erste und



eine vorherrschend tieferfrequente zweite Ruhhälfte auf. Die intensivsten Frequenzanteile liegen in den Rufen des Weibchens meist im Übergang zwischen erstem und zweitem Rufteil um 2,5 kHz, Anteile in der zweiten Ruhhälfte bei 0,7 kHz sind von kaum geringerer Amplitude. Die Rufe des Männchens erreichen ihr Intensitätsmaximum durchweg in der ersten Lauthälfte zwischen 2,5—3 kHz. In vielen Hauptrufen fehlen im Beginn für 0,1—0,2 sec die Frequenzanteile unterhalb von 1 kHz, die dann besonders gegen Ende des Rufes von hoher Intensität sind. Auch der Höreindruck läßt eine deutliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf erkennen. Der Anfang ist reich an hohen Anteilen, die oberhalb 1 kHz weitgehend simultan einsetzen, gegen Rufende herrschen im wesentlichen tiefe Frequenzen unter 3 kHz vor, hohe sind sukzessive abfallend meist nicht mehr ausgebildet. Im vorliegenden Tonbandmaterial finden sich Hauptrufe sehr unterschiedlicher Frequenzverteilung; während bei dem Weibchen neben überwiegend spektralen Formen auch solche nahezu rein klangartiger Zusammensetzung vorkommen (s. Abb. 12), sind die Rufe des Männchens vorherrschend spektral. Eine direkte Abhängigkeit des geräuschhaften Aufbaus von der Intensität der Rufe scheint nach den Beobachtungen an diesem Tier nicht gegeben. Insgesamt ist die erste hellere Lauthälfte in ihrer Zusammensetzung eher spektral als das tieferklingende Lautende. Die weiteren Ausführungen zum Formantenaufbau beziehen sich auf die Auswertung der Rufe des weiblichen Tieres. Die Form der Formanten ist im ersten Rufteil ein Bogen, der zum Rufende hin in einem langgezogenen, abfallenden Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist deutlich und kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten am Rufende bis zu 3:1 betragen, ist in der Mehrzahl der Rufe aber geringer; ebenso kann der Tonhöhenunterschied zwischen Rufbeginn und -ende im Verlauf derselben Formante ungefähr 2:1 sein. Die Basalformante ist nur schwach in der zweiten tieferfrequenten Ruhhälfte im Bereich unterhalb von 0,4 kHz ausgebildet. In beiden Lauthälften sind zwischen 5 und 8 Formanten von großer Amplitude vorhanden, der Formantquotient ist 1:2:3:4:5: . . . Nur wenige Formanten sind durchgehend im gesamten Rufverlauf von hoher Intensität, ansonsten liegen die intensiven Anteile im ersten Rufteil auf anderen Formanten als im zweiten. Auch diese Intensitätsverlagerung bewirkt den gut hörbaren Tonhöhenwechsel im Hauptruf mit.

#### 2.1.4 Zusammengesetzter Rolligkeitslaut der Weibchen (s. Abb. 17—25)

Weibliche Pumas besitzen eine weitere Lautform, die wesentlich häufiger als der vorher besprochene Hauptruf während der Rolligkeit zu hören ist. Sie besteht aus zwei verschiedenen Lautelementen, die aneinandergeschnürt und sich teilweise überlagernd nahezu kontinuierlich meist alternierend geäußert werden. Die intensivere Komponente stellen Mauzlaute dar, die durch das leisere Schnurren verbunden sind. Selten sind beide rein nebeneinander ausgeprägt, meist ist die Schnurrphase stark vom Mauzen überlagert, und auch dieses kann vielfältig abgewandelt sein. Besonders bei jungen Weibchen sind die Mauzer oft eher vogelrufartig ausgebildet. Rollige Weibchen äußern diese zusammengesetzte Lautform über mehrere Tage oft stundenlang mit nur kurzen Pausen in wechselnder Intensität; dabei sind allerdings große individuelle Unterschiede in der Häufigkeit und Lautstärke dieser Rufe möglich. Bisher konnte sie nur bei weiblichen Tieren in der Hitzeperiode festgestellt werden. Die Körperhaltung bei der Artikulation dieser Lautäußerung ist weitgehend fixiert,

selten wird sie im Stehen, Gehen oder Sitzen gerufen, in charakteristischer Weise vielmehr in tiefer Hocke oder im Liegen. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist bei intensiver Ausprägung der Mauzkomponente sichtbar. In der Schnurrphase bleibt das Maul weitgehend geschlossen, bei lautstarker Mauzphase ist es sehr weit aufgerissen; es werden aber auch Mauzer artikuliert, bei denen sich die Oberlippe nur leicht anhebt und das Maul fast geschlossen bleibt. Das Mauzen ist expirativ erzeugt, die Schnurrkomponente wird während des Aus- und Einatmens erzeugt, die inspirative Phase ist schwächer oder kann auch ganz fehlen. Bei der Überlagerung der beiden verschiedenen Lautelemente können auch im Mauzen inspirative Anteile auftreten. Die Artikulation des zusammengesetzten Rolligkeitslautes dürfte durch den physiologischen Zustand des Östrus ausgelöst werden. Seine Funktion scheint in der Anlockung paarungsbereiter Männchen zu liegen, zumindest wohl in den intensiven Ausprägungen. Wegen der großen Varianz dieser Rufform sind im wesentlichen die Strukturmerkmale der intensiven Form behandelt.

Die Intensitäten der Mauz- und Schnurrphasen sind absolut und in ihrer Relation zueinander unterschiedlich. Bei leiser Ausprägung der Mauzer bzw. Vogelrufe kann die verbindende Schnurrphase ganz fehlen oder beide Lautelemente sind so weitgehend überlagert, daß sie eine wenig intensive Mischlautform mit Übergewicht des Schnurrens bilden (s. Abb. 17). Bei mittlerer Lautstärke der Mauzkomponente ist das verbindende Schnurren meist ausgebildet (s. Abb. 22), bei großer Intensität der zusammengesetzten Lautäußerung verändert auch die Schnurrphase den Lautcharakter stark durch die Überlagerung mit der nun hauptrufähnlichen Mauzkomponente (s. Abb. 25). Auch in dieser überlagerten Schnurrphase erfolgt aber weiterhin ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber der Mauzkomponente. Neben dem deutlichen Intensitätsunterschied zwischen den beiden Bauelementen dieser Rufform sind noch weitere Veränderungen der Amplitude im Zeitverlauf des zusammengesetzten Lautes zu erkennen. Einmal ist die Mauzkomponente oft zweiteilig mit einem kurzen leiseren Anlaut und folgend dem intensiven Hauptteil des Lautes ausgebildet — zwischen beiden Lautteilen kann eine Phase bis zu 0,1 sec liegen, in der ein deutlicher Intensitätsabfall erfolgt (s. Abb. 22, 23). Zum anderen weist die Schnurrphase einen internen rhythmischen Intensitätswechsel zwischen sehr kurzen Phasen höherer und geringerer Amplitude auf, die in den intensiven Formen wegen der Überlagerung durch Mauzen allerdings kaum ausgebildet sind.

Die Rufflänge als Merkmal des zusammengesetzten Lautes läßt sich nicht angeben, auch nicht einzeln für die beiden Strukturkomponenten, denn wegen der gegenseitigen Überlagerung ist eine Abgrenzung beider voneinander nicht möglich. Zudem kommen je nachdem, ob die inspirative Phase in der Schnurrkomponente ausgebildet ist und auf diese Weise mehrere zusammengesetzte Laute aneinander gekoppelt werden, Lautäußerungen sehr unterschiedlicher Dauer zustande. Zusammenhängende Artikulationen von mehr als 30 sec bis mehreren Minuten sind möglich; darin können kurze Phasen von ca. 0,1 sec Dauer ohne Lauterzeugung auftreten, während der wahrscheinlich eingatmet wird. Eine regelmäßige Wiederholungsrate der beiden Elemente im Verlauf der zusammengesetzten Rufform ist nicht festzustellen. Beide können in sich unterschiedlich gedehnt und miteinander überlappt sein, auch ist die Abfolge nicht immer streng alternierend, und mehrere Mauzer können zu einem zusammenhängenden Laut gekoppelt sein.

Die Mauzlaute setzen sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,2 — über 7 kHz zusammen, in der Schnurrphase sind je nach dem Grad der Überlagerung mit dem

Mauzen Anteile von 0,2—1,0 bis 0,2—5,0 kHz vorhanden. Relativ große Amplitude erreichen im Mauzteile Frequenzen zwischen 1—5 kHz, in der Schnurrkomponente die unter 0,8 kHz. Das Maximum in der Intensitätsverteilung findet sich in den Mauzern in unterschiedlicher Lage von 1,5—4 kHz. Neben dem schon erwähnten weitgehenden oder völligen Fehlen von Frequenzanteilen nach dem Anlaut des Mauzers ist auch bei der Verschmelzung dieser beiden Rufteile das Fehlen von Frequenzen unter 1 kHz im Beginn der intensiven Mauzer deutlich. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Ablauf der zusammengesetzten Rufform fällt besonders im unterschiedlichen Aufbau ihrer beiden Komponenten auf. Die einteiligen Mauzer zeigen in ihrem Beginn ein weitgehend simultanes Einsetzen aller ihrer Frequenzanteile, im Übergang zur Schnurrphase fallen die hohen sukzessive aus. Die Frequenzverteilung weist allgemein große Bereiche spektraler Überlagerung auf, läßt jedoch in der Mauzkomponente den Verlauf der Formanten meist noch erkennen. Die Schnurrphase ist in reiner Ausprägung voll geräuschhaft, läßt mit zunehmender Vermischung mit den Mauzern aber auch einen Formantenaufbau deutlich werden. Die Formantform ist ein Bogen mit unterschiedlich langem, ansteigendem Schenkel und gedehntem, abfallenden, im Mauzanteil und in dessen Überlagerung mit dem Schnurrelement fast geradlinigem Verlauf. Der Tonhöhenwechsel innerhalb derselben Formante in dem Mauzanteil kann zwischen dem Beginn und dem Ende des Lautes bis zu 2:1, zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten am Ende bis zu 3:1 betragen, entsprechend also auch gegenüber der Schnurrphase.

Die Basalformante ist mit sehr unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung in der Mauzkomponente nur schwach ausgebildet, die Formanten mit großer Amplitude finden sich meist zwischen 2 und 3 kHz. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5:...

### 2.1.5 Schnurren (s. Abb. 26)

Dieser schon bei der Besprechung des zusammengesetzten Rölligkeitslautes erwähnte Laut — dort tritt er meist in abgewandelter Form auf — entspricht vom Höreindruck voll dem Schnurren der Hauskatze, TEMBROCK (1970) und RESCHKE (1960) erwähnen ihn ebenfalls. Insgesamt ist das Schnurren als Lautäußerung des Pumas wohl deshalb nicht häufig zu beobachten, weil es sehr leise und damit nur aus geringer Entfernung wahrnehmbar ist. Im Verlauf dieser Untersuchung hörte ich es mehrfach von Weibchen, die ihre Jungen säugten oder deren Fell beleckten, ebenso vereinzelt von adulten Tieren bei der gegenseitigen Fellpflege. Vornehmlich liegende Tiere äußern diesen Laut meist kontinuierlich in in- und expirativer Atemphase, letztere ist vorherrschend; Pumas können auch im Stehen oder in der Bewegung schnurren. Das Maul bleibt dabei praktisch geschlossen, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung — über die normale Atmung hinaus — ist nicht sichtbar. Auslösende Reize für die Artikulation des Schnurrens sind schwerlich zu erkennen, wenn man nicht von einer „entspannten“ sozialen Situation sprechen will, ebenso ist seine Funktion nicht ersichtlich.

Die Intensität des Schnurrens ist sehr gering, deutlich ist jedoch ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ausgebildet. Die Phasen geringer Amplitude dauern um 0,04 sec, die größerer um 0,03 sec. In den Phasen des Intensitätsabfalls ist jeweils basal noch ein weiterer, schwacher Lautstoß von 0,01—0,02 sec Dauer ausgebildet. Die Lautdauer ist sehr variabel, je nachdem, wie viele expirative Anteile

durch lauthafte inspirative Phasen verbunden sind. Das Schnurren kann kürzer als 1 sec, aber ebenso auch mehrere Sekunden bis Minuten lang sein, jeweils abhängig davon, ob die Lauterzeugung kontinuierlich alternierend in in- und expirativer Atemphase erfolgt.

Im Lautspektrum sind Frequenzanteile zwischen 0,2—5 kHz nachweisbar, die mit großer Amplitude befinden sich unterhalb 1 kHz, dort findet sich auch bei ungefähr 0,3 kHz das Intensitätsmaximum. Eine regelmäßige Lücke in der Frequenzzusammensetzung tritt zwischen 1,2—2,2 kHz auf, ihre zeitliche Veränderung im Lautverlauf ergibt sich aus dem rhythmischen Intensitätswechsel. In den Phasen geringerer Amplitude zwischen den kurzen Lautpulsen sind kaum Frequenzanteile ausgebildet. Die Frequenzverteilung im Schnurren ist rein spektral.

#### 2.1.6 Gurren (s. Abb. 27, 28)

Das Gurren ist ein relativ leises Lautelement, das häufig in Lautfolgen aus Mauzern oder Vogelrufen vorkommt; es klingt kehlig rollend mit einem rhythmischen Intensitätswechsel zwischen sehr kurzen Phasen höherer und geringerer Amplitude. In der Literatur findet es sich bei RESCHKE (1960) und TEMBROCK (1970) erwähnt. In der Häufigkeit der Artikulation dieses Lautes bestehen große individuelle Unterschiede, am ehesten hört man ihn noch von Junge führenden Weibchen. Das Gurren wird während der Ausatmungsphase in beliebiger Körperhaltung erzeugt, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar, das Maul bleibt geschlossen oder ist nur leicht mit angehobener Oberlippe geöffnet.

Der Laut läßt sich ziemlich regelmäßig auslösen, wenn man Jungtiere von ihrer Mutter trennt, bisweilen äußern die Weibchen ihn auch spontan. Seine Funktion dürfte die eines Locklautes sein, dem daneben wohl auch eine gewisse Beschwichtigungsbedeutung zukommt.

Die Intensität des Gurrens ist gering, deutlich ist aber der rhythmische Intensitätswechsel im Lautverlauf ausgebildet. Die aufgezeichneten Laute setzen sich aus um die zehn intensiveren Lautpulsen von 0,01—0,02 sec Dauer zusammen, zwischen denen jeweils eine Phase eines deutlichen Amplitudenabfalls von 0,015—0,03 sec Länge ausgebildet ist.

Die im ausgewerteten Tonbandmaterial vorliegenden Gurrlaute sind zwischen 0,3—0,5 sec lang; in Lautfolgen — meist zusammen mit Mauzern und Vogelrufen — sind sie arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung zeigt im Lautspektrum ohne regelmäßig auftretende Lücken Anteile zwischen 0,2—4 kHz, sie ist im gesamten Lautverlauf ziemlich gleichbleibend. Alle am Aufbau beteiligten Frequenzen setzen am Beginn simultan ein und brechen am Lautende ebenso wieder ab. Entsprechend dem rhythmischen internen Intensitätswechsel sind in den Phasen geringerer Amplitude zwischen den Lautpulsen kaum Frequenzanteile ausgebildet. Die Frequenzen hoher relativer Intensität sind auf den Bereich unterhalb 3 kHz beschränkt, die mit der größten Amplitude finden sich unterhalb 1 kHz. In Gurrlauten, die an Vogelrufe gekoppelt sind, kann das Intensitätsmaximum auch bis hinauf zu 1,5 kHz liegen (s. Abb. 27). Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist rein spektral.

#### 2.1.7 Wah-wah-Laut

Diese Lautform ist bisher für den Puma von keinem Autor beschrieben worden, ließ sich jedoch im Verlauf dieser Untersuchung bei verschiedenen Individuen wie-

derholt eindeutig feststellen. Sie kommt in entsprechender Ausprägung auch bei weiteren Feliden vor, so bei der asiatischen und afrikanischen Goldkatze (*Profelis temmincki*, *P. aurata*), dem Jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*) und dem Karakal (*Caracal caracal*) (TONKIN pers. Mitt.).

Der Laut wird kehlig erzeugt und ist von geringer Intensität; er erinnert vom Höreindruck an einen kurzen Hechelstoß, ist also rein geräuschhaft. Durch die Kopplung mehrerer Wah-wah-Laute aneinander und durch ihre Überlagerung mit anderen Lautformen erscheinen sie sehr variabel. Allgemein ist dieser Laut selten zu beobachten, einzelne Individuen äußern ihn jedoch recht häufig. Bei seiner Artikulation ist keine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur zu erkennen, und er wird in beliebiger Haltung erzeugt, das Maul ist dabei nur ganz leicht geöffnet, die Oberlippen sind etwas hochgezogen.

In den meisten beobachteten Fällen erschien der Wah-wah-Laut dadurch aufgelöst zu sein, daß Personen sehr nah an die Tiere herantraten oder auch zusätzlich dabei versuchten, einen Vogelruf oder den Wah-wah-Laut selbst zu imitieren. Eine Funktion dieser Lautäußerung läßt sich hieraus kaum sicher erschließen.

Bisher konnte der Wah-wah-Laut nicht in für die Auswertung auf dem Lautspektrogrammen ausreichender Qualität aufgezeichnet werden, so daß die Angabe der Strukturmerkmale nicht möglich ist.

### 2.1.8 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Einige allgemeine Bemerkungen zur spektrographischen Analyse dieser Lautelemente seien vorangeschickt. Weil Männchen und Weibchen während der Begattung meist gleichzeitig Laute äußern, ist es nicht möglich, diese im Lautspektrogramm bei sich überlagernder Frequenzzusammensetzung zu trennen. Die Charakterisierung dieser Lautformen und der spätere Vergleich zwischen den Arten muß also weitgehend nach dem Höreindruck erfolgen.

Während der Begattung geben Pumamännchen häufig keine Lautäußerungen ab, diese beginnen meist erst im Augenblick des Absprungs vom Weibchen oder direkt danach. Es sind dies abgehakt klingende Mauzlaute geringer bis mittlerer Intensität, die manchmal etwas gedehnt sein können. Daneben treten Laute wie Fauchen, Spucken u. ä. auf, die das Mauzen manchmal auch überlagern können.

Die Weibchen rufen während der Kopula fortgesetzt den zusammengesetzten Rolligkeitslaut mit zunehmender Lautstärke, der dann — wahrscheinlich im Augenblick der vollen Immissio Penis — in einen sehr lauten, kreischenden Mauzer übergeht. Dieser ist, nur durch sehr kurze Einatmungsphasen unterbrochen, lang gedehnt und schwankt in seinem Verlauf mehrfach in Tonhöhe und Lautstärke, meist klingt er in einigen kurzen, leisen Mauzern aus. Die Rufdauer ist unterschiedlich, sie beträgt zwischen 3—7 sec, 2—4 dieser Einzellaute sind nur durch kurze Phasen der Einatmung getrennt, so daß nahezu zusammenhängende Lautformen von über 10 sec Dauer entstehen können. Diese setzen sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,3—6 kHz zusammen, regelmäßige Lücken sind darin nicht vorhanden. Je nach der relativen Intensität und Tonhöhe ist der Frequenzbereich auch kleiner, besonders hinsichtlich der Anteile über 4 und unter 1,5 kHz. Die Frequenzen mit großer Amplitude finden sich zwischen 2—4 kHz, teilweise auch noch tiefer, das Intensitätsmaximum wird meist um 3 kHz erreicht. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf ergibt sich mit der wechselnden Tonhöhe und der schwankenden Intensität. Die Frequenzverteilung ändert sich mehrfach zwischen Bereichen

eher klangartigen und mehr spektralen Charakters. Die Formanten in den überwiegend klangartigen Teilen weisen eine im Rufverlauf vielfach wiederholte Bogenform mit geringem internen Tonhöhenwechsel auf, stellenweise sind zusätzlich schwache phasische Tonhöhenchwankungen überlagert. Der deutlich hörbare Tonhöhenunterschied im Rufverlauf kommt im wesentlichen dadurch zustande, daß die Lage der Frequenzbereiche mit der relativ höchsten Amplitude zwar gleichbleibt, die relative Intensität aller anderen Anteile im Rufverlauf jedoch mehrfach wechselt. Die Basalformante ist nur schwach in einigen Teilen des Rufes ausgebildet, der Formantquotient ergibt sich bei der Ausbildung von Nebenformanten mit 1:3/2:2:5/2:3: . . .

## 2.2 Nebelparder (*Neofelis nebulosa*)

Beobachtungen mit genauen Beschreibungen des Lautgebungsverhaltens dieser Art liegen meines Wissens aus dem Freiland nicht vor, Angaben hierzu bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren finden sich bei mehreren Autoren (DENIS 1964, FELLNER 1968, HEMMER 1968, RESCHKE 1960, 1966, TEMBROCK 1970). Neben den Lautformen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens wie Fauchen, Grollen u. a., die in dieser Untersuchung nicht berücksichtigt sind, findet sich als wichtigste Lautäußerung eine Vielfalt von Mauzern beschrieben. Weiterhin besitzt der Nebelparder ein Prusten, das mehrfach angeführte Schnurren (HEMMER 1968, RESCHKE 1960) konnte im Verlauf dieser Untersuchung bisher nicht bestätigt werden.

### 2.2.1 Mauzen (s. Abb. 29—35)

Die Mauzlaute der Nebelparder sind überwiegend kurze Laute unterschiedlicher Tonhöhe und Klanghaftigkeit und lassen meist einen Tonhöhenwechsel im Rufverlauf erkennen. Sie erinnern deutlich an den entsprechenden Laut der Hauskatze, sind allerdings tiefer in ihrem Klang. Die Lautgebungsaktivität der einzelnen Individuen ist recht unterschiedlich, Mauzlaute stellen aber die relativ häufigste Rufform dar. Die Tiere äußern sie vorwiegend spontan, bisweilen auch bei Annäherung ihnen vertrauter Personen, nach der Trennung und bei der Wiederbegegnung miteinander vertrauter Individuen, ziemlich regelmäßig hört man Mauzer auch von Junge führenden Weibchen. Die Tiere rufen in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder nur geringfügig sichtbar. Die Öffnung des Mauls dabei ist unterschiedlich, meist aber nur gering. Auslösende Reize für die Artikulation dieser Lautform waren in vielen Fällen nicht ersichtlich. Bisweilen ließen sie sich wiederholt dann beobachten, wenn man Einzeltiere aus einer Gruppe absetzte oder die Jungtiere von der Mutter trennte. Die Tiere antworteten sich jeweils gegenseitig auf ihre Mauzlaute. Die Funktion dieses Lautelements könnte darin liegen, den Zusammenhalt mehrerer Tiere im Nahbereich — wohl besonders Weibchen mit Jungtieren — zu gewährleisten.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf vorwiegend gleichmäßig, einige Formen haben allerdings auch einen kurzen, leisen Anlaut. Mauzer sind allgemein ziemlich kurz, zwischen 0,2—0,7 sec Dauer, längere, aus mehreren Einzellaute gekoppelte kommen aber auch vor; in Lautfolgen sind sie, auch gemeinsam mit anderen Lautformen, arhythmisch gereiht.

An der Zusammensetzung der Mauzer sind ohne regelmäßig auftretende Lücken Frequenzanteile zwischen 0,25—6 kHz beteiligt, der Grad der Ausbildung der hohen Anteile ist jedoch unterschiedlich je nach Klangfarbe der Rufe. Ebenso schwankt

damit die Lage der Frequenzen großer Amplitude im Bereich von 0,5—3 kHz, die höchste Intensität wird zwischen 1,1—2,4 kHz erreicht. In ihrem zeitlichen Ablauf ist die Frequenzzusammensetzung meist ziemlich gleichbleibend mit weitgehend gleichzeitigem Einsetzen aller Anteile im Rufbeginn, im Ende sind die tiefen Frequenzen manchmal gedehnt. In den Formen mit Anlaut ist dieser auf den basalen Frequenzbereich beschränkt. Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist überwiegend klangartig mit in einigen Rufen allerdings auch erheblichen Bereichen spektraler Überlagerung. Die Formantform ist ein kurzer Bogen, der im zweiten Rufteil manchmal fast geradlinig ausläuft; in einigen Lauten ist dieser Verlauf auch abgewandelt. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist gering und beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Anfang und/oder Ende des Lautes kaum mehr als ungefähr 5:4, durchweg wohl weniger.

Die Basalformante ist mit verhältnismäßig geringer Intensität und unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich zwischen 0,25—0,6 kHz ausgebildet. In den hellen Mauzformen sind unterhalb von 3 kHz meist 6 Formanten ausgebildet, in den dunklen können es wesentlich mehr sein. Bei ersteren ergibt sich der Formantquotient mit 1:2:3:4: . . . ; in den anderen treten auch Nebenformanten auf, dann lautet der Quotient 1:3/2:2:5/2:3: . . .

### 2.2.2 Hauptruf (s. Abb. 36—40, 43)

Diese Rufform wird von den anderen Autoren (FELLNER 1968, HEMMER 1968, RESCHKE 1960) nicht gesondert behandelt. Sie ist von mittlerer Lautstärke und häufig leicht gedehnt, allgemein ist die Tonhöhe im Rufverlauf ziemlich gleichbleibend. Der Hauptruf läßt sich als längerer mauzartiger Ruf charakterisieren. Die Häufigkeit des Hauptrufes ist bei den einzelnen Individuen recht unterschiedlich, bisher wurde sie nur von männlichen Tieren aufgezeichnet, Weibchen gelangten allerdings auch kaum zur Beobachtung. Die Tiere äußern den Hauptruf in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den relativ intensivsten Formen angedeutet. Die Maulöffnung dabei ist unterschiedlich. Es war bisher nicht festzustellen, ob sie in den lautesten Rufen auch so groß sein kann, daß zumindest in der ersten Lauthälfte die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind. In der zweiten Lauthälfte ist das Maul wieder mehr geschlossen. Soweit nach den bisherigen Beobachtungen überhaupt eine Aussage möglich ist, sind Auslösung und Funktion der Hauptrufe nicht von denen der Mauzer klar abzugrenzen, bisweilen rufen die Tiere wohl auch spontan. Angesichts ihrer Intensität stellen die Hauptrufe sicher eher ein Kommunikationsmittel über relativ größere Distanz dar.

Ihre Lautstärke ist insgesamt nur als mittel einzustufen, der begrenzende Faktor dürfte hier die verhältnismäßig geringe Körpergröße der Nebelparder sein. Mit fließendem Übergang bilden Hauptrufe und die weniger lauten Mauzer ein Lautkontinuum. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Verlauf der Hauptrufe ist ziemlich homogen; bei mehreren aneinander gekoppelten Einzellauten schwankt die Lautstärke innerhalb des Rufes. Die Dauer dieser Lautform variiert zwischen 0,4 bis 2,0 sec, die Mehrzahl der bisher aufgezeichneten Rufe ist länger als 0,8 sec; gekoppelte Formen können bis zu 4,6 sec dauern. Meist sind Hauptrufe zusammen mit Mauzern zu Lautfolgen gereiht, darin sind die Abstände zwischen den einzelnen Rufen nicht regelmäßig. Der Frequenzbereich dieser Rufform kann Anteile zwi-

schen 0,2—7 kHz umfassen, in vielen Rufen sind aber kaum Frequenzen über 5 kHz vorhanden; Lücken treten allerdings in der Frequenzzusammensetzung nicht regelmäßig auf. Einige Varianz zeigt der Bereich der Frequenzen großer Amplitude, er enthält vorwiegend die Anteile unterhalb 3 kHz, in einigen Rufen jedoch auch höhere oder noch weitgehender auf den basalen Bereich beschränkt. Das Intensitätsmaximum im Frequenzaufbau ist in der Mehrzahl der Rufe zwischen 1,0—1,2 kHz erreicht, vereinzelt aber auch unterhalb 1 kHz oder bis hinauf zu 1,5 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums zeigt keine Regelmäßigkeit hinsichtlich der relativen zeitlichen Ausbildung im Rufverlauf. Bei leichtem Übergewicht hoher Anteile in der ersten Lauthälfte ist die Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe ansonsten in ihrem zeitlichen Ablauf ziemlich gleichbleibend. Im Beginn setzen die meisten Anteile fast simultan ein, am Ende sind die basalen häufig etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist vorwiegend klangartig, einige Rufe weisen aber auch einen erheblichen Anteil spektraler Überlagerung auf. Der Formantverlauf zeigt bei einiger Variabilität als Grundform einen Bogen im ersten Rufteil, der in der zweiten Lauthälfte in einem nahezu geradlinigen Schenkel ausläuft. Die relative Ausdehnung dieser beiden Komponenten des Aufbaus innerhalb einer Formante in bezug auf ihre Gesamtlänge ist unterschiedlich, ebenso die relative Überhöhung des Anfangsbogens. Der im Verlauf einer Formante überwundene Tonhöhenwechsel ist variabel und beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhälfte und den tiefsten am Anfang des Lautes — seltener auch noch am Ende — maximal 3:2, in den meisten Rufen weniger. Die Basalformante findet sich mit unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung und Intensität im Bereich zwischen 0,2 bis 0,5 kHz. Je nach der Lage der Basalformante und ihrem internen Tonhöhenwechsel sind im Bereich unterhalb 3 kHz 6—12 Formanten vorhanden, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5 . . . Die Formanten mit den Frequenzanteilen großer Amplitude sind im Rufverlauf durchgehend dieselben.

### 2.2.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 41, 42)

Diese Rufform wurde bisher nur wenige Male beobachtet und findet sich in der Literatur nicht erwähnt. Sie ist ein mauzartiger Ruf mittlerer Lautstärke, der durch den deutlichen Abfall in der Tonhöhe von einem helleren Anfangsteil zu einem mehr geräuschhaften, tieferklingenden zweiten Teil gekennzeichnet ist. Angesichts des geringen vorliegenden Materials sind keine Aussagen zu Auslösung und Funktion des Hauptrufes mit Nachstoßelement möglich, sie dürften jedoch denen des Hauptrufes entsprechen; insgesamt tritt er anscheinend selten auf. Die Tiere rufen ihn in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur wenig sichtbar, das Maul ist in der ersten Lauthälfte mittelweit geöffnet, in der zweiten wieder mehr geschlossen.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist entsprechend der Körpergröße des Nebelparders von nur mittlerer Lautstärke. Die Intensität ist im Rufverlauf ziemlich gleichbleibend, der bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät gut hörbare rhythmische Intensitätswechsel im zweiten tieferklingenden Rufteil, dem Nachstoßelement, ist im Lautspektrogramm strukturell nicht nachweisbar. Wahrscheinlich ist der Intensitätsunterschied zwischen den alternierenden Phasen höherer und geringerer Amplitude so gering, daß der VOICEPRINT dieses Merkmal nicht erfassen kann. Die Dauer dieser Rufform schwankt zwischen ca. 1,0—2,4 sec, es können auch mehrere Einzelrufe gekoppelt sein, ebenso ist die Verbindung mit



einem Hauptruf möglich (s. Abb. 41). In Lautfolgen sind Hauptrufe mit Nachstoßelement — meist gemeinsam mit Mauzern und Hauptrufen — arhythmisch gereiht.

Die Frequenzzusammensetzung dieser Rufform kann Anteile zwischen 0,2 bis 7 kHz umfassen, im wesentlichen aber nur bis 5 kHz. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich unterhalb 4 kHz, vorherrschend ist der basale Bereich. Das Intensitätsmaximum erreichen Anteile zwischen 1,0—1,4 kHz; Lücken finden sich in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform nicht. Die Änderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf zeigt ein Vorherrschen hoher Frequenzanteile über 5 kHz im Nachstoßelement, im Beginn des Lautes erfolgt das Einsetzen der intensiveren Frequenzanteile weitgehend simultan. Deutlich gegliedert ist die Frequenzverteilung in den mehr klangartigen Anfangsteil und die überwiegend spektrale zweite Lauthälfte, das Nachstoßelement. Der Formantverlauf läßt im klangartigen helleren Beginn eine Bogenform erkennen, im Nachstoßelement ist der nahezu geradlinige Auslauf einiger basaler Formanten breit spektral verwischt. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist zwischen den relativ höchsten Frequenzen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten vorwiegend im Rufbeginn nicht größer als 3:2, meist geringer. Der im Höreindruck deutliche Tonhöhenunterschied von der ersten zur zweiten Ruhhälfte entsteht dadurch, daß im Beginn Frequenzen über 1 kHz eine hohe Amplitude erreichen, während im Nachstoßelement trotz seiner allgemein an hohen Frequenzen reicheren Zusammensetzung die Anteile unter 1 kHz von großer Intensität sind. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Zusammensetzung zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet, sie ist in der ersten Ruhhälfte von relativ geringer Intensität, in der zweiten weitgehend von spektral verteilten Frequenzen hoher Amplitude überlagert. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . ; im Bereich unterhalb 3 kHz sind in den vorliegenden Rufen 8—10 Formanten vorhanden.

#### 2.2.4 Prusten (s. Abb. 43—45)

Das Prusten ist ein Laut geringer Intensität, der aus mehreren zusammenhängenden, deutlich erkennbaren Einzellaustößen zusammengesetzt ist und dumpf schnaubend klingt, bei einigen Individuen allerdings auch einen ziemlich kehligen Charakter hat. Allgemein ist dieses Lautelement nicht häufig zu beobachten. Eine Ausnahme hierin bilden von Menschen aufgezogene Tiere, die es regelmäßig gegenüber vertrauten Personen — oft aber auch gegen andere Menschen — äußern, sowie Junge führende Weibchen; dann tritt es meist in Lautfolgen gemeinsam mit Mauzern auf, bisweilen auch direkt an diese gekoppelt. Die Tiere erzeugen das Prusten in beliebiger Körperhaltung, meist ist eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei nur schwach angedeutet, manchmal allerdings auch deutlich zu sehen im Zusammenziehen der Bauchmuskulatur. Die Oberlippen heben sich leicht an und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, die Nasenöffnungen erweitern sich ein wenig. Bisweilen heben die Tiere bei der Lautäußerung den Kopf leicht an. Das Prusten ist wahrscheinlich zu einem erheblichen Anteil kehlig erzeugt, in welchem Maße ein nasaler Luftstrom an der Ausformung des Lautes beteiligt ist, ist nach den bisherigen Beobachtungen nicht genau zu bestimmen. Er läßt sich bei mit dem Menschen vertrauten Individuen ziemlich sicher durch eine Imitation des Lautes auslösen, oft genügt schon die bloße Annäherung. Ansonsten äußern auch Nebelparder das Prusten untereinander bei gegenseitiger Annäherung oder in Folgen aus Mauzen und Hauptrufen nach der Trennung von einem vertrauten Partner und bei der

Wiederbegegnung mit diesem. Im gleichen Zusammenhang tritt das Prusten bei Weibchen mit Jungtieren auf, sie artikulieren es dann auch relativ häufig spontan. Nach den bisherigen Beobachtungen kommt dem Prusten die Funktion eines Beschwichtigungs- und Locklautes zu.

Seine Intensität ist gering, signifikant ist hingegen der interne rhythmische Intensitätswechsel. Die Anzahl der zusammenhängenden Einzellautstöße beträgt 7—10, an Mauzer gekoppelt meist weniger; die ersten und letzten sind durchweg von relativ etwas geringerer Amplitude. Die intensivsten Einzellautstöße befinden sich in der zweiten Lauthälfte. Sie dauern 0,02—0,04 sec, die dazwischenliegenden Phasen des Intensitätsabfalls sind 0,02—0,03 sec lang, können zum Lautende hin auch bis zu 0,05 sec betragen. Die einzelnen Lautstöße weisen eine weitere Gliederung in einen intensiveren basalen Impuls und einen etwas dagegen versetzten auf, der breiter spektral verwischt und von höherer Frequenzzusammensetzung ist; beide zusammen bilden einen Einzellautstoß. Die Länge der aufgezeichneten Prustlaute schwankt zwischen 0,5—0,7 sec, an Mauzer gekoppelt sind sie manchmal auch noch kürzer. In Lautfolgen sind sie — auch gemeinsam mit anderen Lautelementen — arhythmisch gereiht. Das Prusten setzt sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,1 bis über 7 kHz zusammen, die großer Amplitude finden sich unterhalb 3 kHz mit einem Übergewicht der Anteile unter 1 kHz, das Intensitätsmaximum liegt tiefer als 0,5 kHz. Ziemlich regelmäßig fehlen Frequenzanteile um 1,5 kHz oder fallen zumindest in ihrer Intensität stark ab. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Verlauf des Prustens ergibt sich aus dem internen Intensitätswechsel; in den Phasen geringer Amplitude sind im Lautspektrogramm nur Anteile aus dem Bereich unter 1 kHz nachweisbar, während die intensiven Lautstöße Anteile bis über 7 kHz enthalten können. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein geräuschhaft spektral.

### 2.2.5 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Hierzu liegen keinerlei Beobachtungen vor, Paarungen bei dieser Art sind wahrscheinlich ähnlich selten wie die erfolgreiche Zucht. Diese gelang in den letzten Jahren wiederholt nur mit einem Pärchen in Howletts Park, Bekesbourne, Großbritannien. Erkundigungen dort ergaben, daß niemand in der Lage gewesen war, das Paarungsverhalten der unter den dortigen Haltungsbedingungen vorwiegend nachtaktiven Tiere zu beobachten.

### 2.3 Schneeleopard, Irbis (*Uncia uncia*)

Alle Angaben zum Lautgebungsverhalten dieser Art beziehen sich auf in Gefangenschaft gehaltene Tiere (HEMMER 1966, 1968, RESCHKE 1960, 1966, TEMBROCK 1970); außer einigen wenigen, meist zufälligen Beobachtungen ist über die Lebensweise des Irbis in seinem natürlichen Vorkommen kaum etwas bekannt. Die vollständigste Übersicht zum Lautrepertoire dieser Art gibt HEMMER (1968). Er führt als wesentliche Elemente eine große Vielfalt von Mauzlauten, das Prusten, den Partnerruf und das ex- und inspirativ erzeugte Schnurren an; weitere wie das Fauchen und andere Lautformen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens sind in dieser vorliegenden Untersuchung nicht erfaßt. Außer dem Schnurren ließen sich alle anderen erwähnten Lautäußerungen durch eigene Beobachtungen bestätigen.

Allgemein sind Irbisse wenig ruffreudig, die Weibchen rufen jedoch während der Hitzeperiode, wenn kein Männchen anwesend ist, recht häufig und ausdauernd. Der

Schneeleopard ist die einzige Art im Rahmen dieser Untersuchung, die in Anpassung an die extremen klimatischen Bedingungen ihres Lebensraumes nur eine jährliche Hitzeperiode — ungefähr Januar bis Anfang März — hat. In Zoos kommen allerdings auch vereinzelt erfolgreiche Deckakte bis in den Juni vor.

### 2.3.1 Mauzen (s. Abb. 46—48)

Mauzer sind meist kurze Laute sehr unterschiedlicher Tonhöhe und Klangfarbe und durchweg von geringer Intensität. Vom allgemeinen Höreindruck ähneln sie Mauzlauten der Hauskatze, sind nur meist erheblich tiefer in ihrem Klang. Sie treten vorwiegend mit einer anderen intensiveren Rufform gemeinsam in arhythmischen Ruffolgen auf, allgemein sind sie jedoch nicht häufig; besonders Junge führende Weibchen äußern sie bisweilen spontan. Die Tiere mauzen in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder kaum sichtbar, das Maul ist dabei meist nur wenig geöffnet. Auslösung und Funktion der Mauzlaute sind aus den vorliegenden Beobachtungen nur zu vermuten. Das Mauzen dürfte im Dienste des Zusammenhalts einer Gruppe von Tieren — hier wohl besonders von Muttertier und Jungen — im Nahbereich stehen.

Seine Intensität ist gering bis mittel, die Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist ziemlich gleichmäßig, einige Laute weisen allerdings auch deutliche interne Amplitudenschwankungen auf. Sie sind zwischen 0,4—1,2 sec lang, aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen im vorliegenden Tonbandmaterial dauern bis zu 1,5 sec. In den Lautfolgen, in denen Mauzer, häufig gemeinsam mit anderen Lautformen, auftreten, bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich der Mauzer kann ohne regelmäßig auftretende Lücken Anteile zwischen 0,2—7 kHz umfassen, geht meist jedoch über 5 kHz nicht hinaus. Je nach der Klangfarbe des Lautes wechselt auch der Bereich der Anteile großer Amplitude, in tiefklingenden Formen ist er im wesentlichen auf Frequenzen unterhalb 1,5 kHz beschränkt, in hellen reicht er hinauf bis zu über 3 kHz. Das Intensitätsmaximum liegt aber ziemlich einheitlich in allen Mauzern zwischen 0,6—1,0 kHz.

Die Mehrzahl der aufgezeichneten Mauzer ist von in ihrem Verlauf ziemlich gleichbleibender Frequenzzusammensetzung, die Hauptfrequenzanteile setzen im Beginn nahezu simultan ein und brechen am Lautende entsprechend wieder ab, manchmal sind die basalen Anteile hier allerdings auch etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist vorherrschend klangartig, weist aber oft auch Bereiche spektraler Überlagerung auf. Die Formanten verlaufen in einem gering überhöhten Bogen, dessen abfallender Schenkel in der zweiten Rufhälfte etwas gedehnt sein kann. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes kaum mehr als 4:3, häufig weniger. Die Basalformante ist mit geringer bis mittlerer relativer Intensität zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet. Unterhalb 1 kHz finden sich 4—5 Formanten unterschiedlicher Amplitude, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4:5.

### 2.3.2 Hauptruf (s. Abb. 49—63)

Die Hauptrufe sind laute mauzartige Rufe mit einem meist deutlichen Wechsel in der Tonhöhe zwischen einem hellen Anfangsteil und dem tieferen Rufende, insgesamt sind sie in ihrer Tonhöhe und Klanghaftigkeit jedoch sehr variabel, HEMMER (1968) bespricht sie als Partnerruf. Diese Rufform tritt vornehmlich während der

Hitzperiode der Weibchen im Winter auf, dann ist sie von allein gehaltenen Tieren auch häufig zu hören. Irbisse antworten sich manchmal gegenseitig auf ihre Rufe, die einzelnen Tiere zeigen aber eine sehr unterschiedliche Ruffreudigkeit. Selten rufen beide Geschlechter auch spontan, am ehesten Junge führende Weibchen. Die Tiere äußern diese Rufform in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in intensiven Formen sichtbar, je nach Tonhöhe und Intensität ist die Maulöffnung unterschiedlich. Sie ist im helleren ersten Rufteil weiter als in der tiefen zweiten Lauthälfte. Die weitgehende Beschränkung der Rufaktivität in beiden Geschlechtern auf die Rolligkeitsperiode der Weibchen gibt einen deutlichen Hinweis auf Auslösung und Funktion dieser Rufform. Bei den weiblichen Tieren dürfte der physiologische Status des Östrus im wesentlichen die Lautgebung auslösen, während die Männchen neben einer gewissen spontanen Rufaktivität in dieser Zeit dann wohl hauptsächlich auf die Rufe der Weibchen antworten. Letzteres ließ sich wiederholt durch Abspielen von Tonbandaufnahmen und folgende Reaktion bestätigen; so kommt es dann wahrscheinlich zu einem gegenseitigen Antworten beider Tiere. Eine Funktion des Hauptrufes ist also darin zu sehen, daß während der Paarungszeit das Zusammenfinden der Geschlechtspartner ermöglicht wird.

Die Intensität dieser Rufform ist groß, weniger lautstarke Formen leiten fließend zu den Mauzern über, mit denen die Hauptrufe ein Lautkontinuum bilden. Die Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist durchweg gleichmäßig, aus mehreren Einzelaute gekoppelte Formen weisen interne Lautstärkenschwankungen auf. Daneben kommen Rufe vor, die nach leisem Beginn erheblich in der Intensität ansteigen, ebenso auch umgekehrt. Wegen unterschiedlich langer Dehnung des ersten hellen und/oder des folgenden tieferen Rufabschnittes und der Möglichkeit, mehrere Einzelaute zu koppeln, zeigt die Dauer der Hauptrufe eine große Variationsbreite zwischen 0,5—5 sec, die Mehrzahl der Rufe ist länger als 1 sec. Sie treten vorwiegend in Lautfolgen auf — häufig zusammen mit Mauzern —, die Reihung der Einzelaute darin ist arhythmisch. Mit der wechselnden Tonhöhe der Hauptrufe schwankt auch ihre Frequenzzusammensetzung erheblich, grundsätzlich können Anteile zwischen 0,2—7 kHz am Aufbau beteiligt sein, besonders unterschiedlich ist jedoch der Grad der Ausbildung der Frequenzen über 4 kHz. Die Mehrzahl der Rufe hat Anteile großer Amplitude bis zu 3 kHz, helle im Beginn teilweise auch bis zu 4,5 kHz. Die größte Intensität erreichen Frequenzen zwischen 0,6—0,85 kHz im Anschluß an den ersten hochfrequenten Rufteil, seltener findet sich auch hier das Intensitätsmaximum bis hinauf zu 2 kHz. Signifikant ist in vielen Hauptrufen die relativ geringe Amplitude der Frequenzanteile unter 1 kHz im Verlauf von 0,1 bis 0,2 sec nach Rufbeginn, ansonsten treten im Frequenzaufbau dieser Rufform keine regelmäßigen Lücken auf. In der Mehrzahl der Rufe ist die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf einheitlich gestaltet; der erste Rufteil besteht überwiegend aus intensiveren hohen Frequenzanteilen, die im Beginn des Lautes fast simultan einsetzen, während die zweite Ruhälfte durch das Vorrerrschen tiefer Frequenzen unter 1,5 kHz gekennzeichnet ist, auch hier sind jedoch hohe Anteile geringer Amplitude vorhanden. Im Rufende ist der basale Bereich meist gedehnt. In einigen Rufen ist der Aufbau umgekehrt mit tiefem Anfangsteil und hellerem Ende, entsprechend ändern sich alle Merkmale des Frequenzaufbaus (s. Abb. 61). Die Frequenzverteilung ist sehr unterschiedlich, neben der häufigeren überwiegend bis rein klangartigen Zusammensetzung (s. Abb. 49) kommen auch

Rufe nahezu voll spektralen Aufbaus (s. Abb. 51) vor, allgemein ist die erste an hohen Frequenzanteilen reichere Ruhhälfte eher spektral. Der Formantverlauf zeigt einen unterschiedlich überhöhten Bogen im Anfangsteil des Lautes, der zum Ende des Rufes in einem fast geradlinigen Schenkel ausläuft, die relative Ausdehnung der beiden Komponenten zur Gesamtlänge der Formante ist verschieden. Manchmal weisen die Formanten leichte Schwingungen durch rhythmische Tonhöhen-schwankungen im Rufverlauf auf. In den aus mehreren Einzelrufen gekoppelten Formen ist der Formantaufbau mehrfach wiederholt (s. Abb. 52). Der innerhalb einer Formante überwundene Tonhöhenunterschied ist deutlich, in den einzelnen Rufen aber ungleich groß. Er beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten am Ende des Lautes maximal 2:1, zwischen Rufbeginn und -ende ungefähr 7:4, in den meisten Rufen jedoch in beiden Fällen weniger. Der Höreindruck eines signifikanten Tonhöhenwechsels im Rufverlauf ist dadurch verstärkt, daß die intensiven Formanten im ersten Rufteil zwischen 1 und 3 kHz, im zweiten aber im wesentlichen unter 1 kHz ausgebildet sind. Zwischen einzelnen Formanten findet also eine Intensitätsverlagerung statt. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich von 0,2—0,6 kHz zu finden, im ersten Rufteil hat sie geringe, im zweiten große Intensität. Im Bereich unter 3 kHz sind 6—8 Formanten vorhanden, der Formantquotient ergibt sich dann mit 1:2:3:4: . . . In einigen Rufen sind partiell oder durchgehend zwischen den Hauptformanten jeweils Nebenformanten geringerer Amplitude ausgebildet, damit beträgt der Formantquotient 1:3/2:2:5/2:3/7/2:4: . . .

### 2.3.3 Prusten (s. Abb. 65, 66)

Das Prusten ist ein geräuschhaftes Lautelement geringer Intensität mit dumpf schnaubendem Charakter, der Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzelaustößen ist deutlich zu hören. Insgesamt ist diese Lautäußerung nicht häufig, einige Individuen, die mit dem Menschen vertraut sind, äußern sie jedoch oft. Regelmäßig ist sie auch bei Junge führenden Weibchen zu beobachten; bisweilen tritt sie spontan in Lautfolgen aus Mauzern und Hauptrufen auf. Die Tiere artikulieren das Prusten in jeder beliebigen Körperhaltung. Bei der Lauterzeugung sind die Oberlippen geringfügig angehoben und weichen etwas unterhalb des Rhinariums auseinander, so daß auch die Nasenlöcher sich wenig erweitern, meist wird der Kopf beim Prusten leicht angehoben. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den relativ intensiveren Formen deutlich, die Bauchmuskulatur zieht sich mit jedem Einzelaustöße im Prusten kurz zusammen. Die Lauterzeugung erfolgt wahrscheinlich mit kehligen und nasalen Anteilen. Ziemlich sicher löst das Prusten eines Irbis die gleiche Lautäußerung bei weiteren Artgenossen als Antwort aus, manche Tiere reagieren entsprechend auch auf eine Imitation des Lautes durch den Beobachter. Ebenso prusten sie bei gegenseitiger Annäherung, auch beim Kontakt mit vertrauten Personen. Führende Weibchen prusten recht häufig spontan, aber auch regelmäßig in bestimmten Zusammenhängen, die einen Hinweis auf seine Auslösung geben können. So prusten die Weibchen besonders dann, wenn sie sich ihren Jungen nähern oder sich kleine Jungtiere weit von der Mutter, z. B. in Richtung auf den Beobachter, entfernen. Mehrfach ließen sich längere Lautfolgen aus Prusten dadurch auslösen, daß Jungtiere von der Mutter abgesperrt wurden und dann riefen. Seine Funktion dürfte die eines Lock- und Beschwichtigungslautes sein, letzteres wohl sowohl in der Form, daß bei Annäherung an ein anderes Tier dessen

mögliche Aggressionsbereitschaft beschwichtigt wird, als auch als Signal der friedlichen Absichten des sich Nährenden.

Die Lautstärke des Prustens ist gering, die interne Intensitätsänderung im Lautverlauf ist deutlich im rhythmischen Wechsel zwischen Phasen geringer und höherer Amplitude. Im vorliegenden Tonbandmaterial setzt sich das Prusten aus 5—7 intensiven Einzellaustößen zusammen, die von den einleitenden mit einer Dauer um 0,03 sec bis zu den letzten mit bis zu 0,07 sec fortschreitend länger werden. Die Zwischenphasen des signifikanten Intensitätsabfalls sind im Lautverlauf ziemlich gleichbleibend zwischen 0,04—0,05 sec. Im basalen Frequenzbereich unter 1 kHz sind in diesen Phasen geringerer Amplitude jeweils noch ein oder zwei kurze, intensive Lautimpulse ausgebildet, die gegen diejenigen im oberen Frequenzbereich, die zudem auch breiter spektral verwischt sind, zeitlich etwas versetzt sind. Beide bzw. die drei sind als zusammengehöriger Lautstoß aufzufassen. Die Dauer des Prustens beträgt zwischen 0,5—0,7 sec, in Lautfolgen ist es arhythmisch gereiht; diese sind meist heterotyp zusammen mit Mauzern und Hauptrufen gebildet. Als geräuschhaftes Lautelement umfaßt das Prusten Frequenzanteile zwischen 0,2 — über 7 kHz; dabei treten keine regelmäßigen Lücken auf, um 1 kHz ist jedoch stets ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen vorhanden. Die geringe Intensität des Prustens führt überdies dazu, daß besonders hohe Frequenzanteile im Lautspektrogramm teilweise nicht nachweisbar sind. Größere Amplitude können Anteile bis über 5 kHz besitzen, die höchste Intensität erreichen Frequenzen unterhalb 0,5 kHz, meist bei 0,3 kHz. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit ergibt sich im Prusten aus seinem Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellaustößen. In den Zwischenphasen geringerer Amplitude sind nur Anteile unterhalb 1 kHz vorhanden. Die Frequenzverteilung in diesem Lautelement des Irbis ist rein geräuschhaft spektral.

#### 2.3.4 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Im Verlauf dieser Untersuchung war es nicht möglich, Paarungen von Schneeleoparden zu beobachten. Erkundigungen im Zoo Arnhem, Niederlande, (WENSING, schriftl. Mitt.) und im Zoologischen Garten Helsinki, Finnland, (STÜWE, mündl. Mitt.) ergaben jedoch übereinstimmend, daß die männlichen Tiere wahrscheinlich vom Zeitpunkt der vollen Immissio Penis bis zum Abspringen vom Weibchen einen langgezogenen, mauzartigen Schrei äußern. Dies ist auch durch Angaben in der Literatur bei FRUEH (1968) und MARMA and YUNCHIS (1968) belegt.

Zu den Lautäußerungen der weiblichen Tiere während der Kopula konnte niemand der Befragten Auskünfte geben.

#### 2.4 Tiger (*Panthera tigris*)

Neben den zahlreichen, überwiegend ungenauen Beschreibungen von Lautäußerungen dieser Art in der reichhaltigen Jagdliteratur (z. B. CORBETT 1949) liegen einige Untersuchungen vor, die sich eingehender mit den Lautformen des Tigers befassen (HEMMER 1966, LEYHAUSEN 1950, 1956, RESCHKE 1960, 1966, SCHALLER 1967); nur die letztgenannte fußt auf Beobachtungen im Freiland.

Allgemein sind Tiger wenig ruffreudig. Alle Autoren beschreiben als vorherrschende Rufe eine große Vielfalt leiser bis halblauter Mauzer sowie das lautstarke Brüllen und das leise, geräuschhaft schnaubende Prusten. Eine Lautäußerung, die viele Vermutungen und Diskussionen ausgelöst hat, ist das „pooking“ oder

„sambar-call“ des Tigers (SCHALLER 1967). Sie wurde im Verlauf dieser Untersuchung nicht beobachtet und ist deshalb im folgenden auch nicht weiter erwähnt.

Ziemlich regelmäßig sind Stimmäußerungen von Junge führenden Tigerinnen zu hören, ebenso ist die Paarung in beiden Geschlechtern von spezifischen Lautformen begleitet. Rollige Weibchen rufen häufiger, wenn sie während der Hitze nicht mit einem Kater zusammen sind.

#### 2.4.1 Mauzen (s. Abb. 67—69)

Männchen und Weibchen äußern ein breites Spektrum leiser bis halblauter Mauzer sehr unterschiedlicher Klanghaftigkeit und Tonhöhe. Die Mehrzahl ist tiefklingend mit nur geringem internen Tonhöhenwechsel, läßt aber die Ähnlichkeit mit entsprechenden Lauten der Hauskatze meist noch gut erkennen. Insgesamt stellen Mauzer die häufigste Rufform der Tiger dar, sie artikulieren sie durchweg spontan, mit großer Regelmäßigkeit Junge führende Weibchen. Die Tiere erzeugen diese Lautäußerung in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar. Die Maulöffnung während der Artikulation ist variabel, vielfach bleibt das Maul bei leisen, tiefklingenden Mauzern weitgehend geschlossen; ansteigende Tonhöhe, Klanghaftigkeit und Intensität sind durchweg mit zunehmender Öffnung des Maules verbunden. Die Auslösung von Mauzern ist nur in ganz wenigen Fällen ersichtlich, so wenn Tiere einer Gruppe voneinander getrennt werden und nach längerer Zeit wieder zusammenkommen; dann sind Mauzer regelmäßig gemeinsam mit intensiveren Rufformen zu hören. Gleiches gilt für weibliche Tiere, die von ihren Jungen abgesetzt werden. Aus diesen Zusammenhängen darf man annehmen, daß Mauzlaute den Kontakt zwischen Tieren einer Gruppe im Nahbereich aufrechterhalten helfen. Zum anderen stellen sie sicherlich auch eine spontane Lautäußerung ohne Funktionsbezug dar.

Sie sind von geringer bis mittlerer Intensität. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist in den einfachen Lauten meist ziemlich gleichmäßig, aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen schwellen mehrfach in ihrer Lautstärke an und ab. Entsprechend variabel ist die Ruflänge zwischen 0,6—4,5 sec, die Einzellaute sind jedoch kaum länger als 2,0 sec. In Lautfolgen sind Mauzer meist zusammen mit anderen Lautelementen gereiht, die Abstände zwischen den Einzelrufen darin sind unregelmäßig. Die Auswertung der Strukturparameter der Frequenzzusammensetzung der Mauzer könnte in den höheren Anteilen etwas durch ihre relativ geringe Intensität beeinträchtigt sein. Im Lautspektrogramm lassen sich ohne regelmäßig auftretende Lücken Frequenzen zwischen 0,15—4 kHz nachweisen; große Amplitude erreichen alle Anteile unterhalb von 1 kHz, viele Rufe sind sogar weitgehend auf diesen Bereich beschränkt. Meist sind im ersten Rufteil eher höhere Frequenzen als in der zweiten Lauthälfte ausgebildet. Das Intensitätsmaximum schwankt in seiner Lage von 0,3—0,7 kHz und findet sich an unterschiedlicher Stelle im zeitlichen Rufverlauf. Die Frequenzzusammensetzung ist ziemlich gleichbleibend über den gesamten Laut, das Einsetzen der Anteile im Beginn ist variabel, am Lautende sind meist die basalsten gedehnt.

Die Frequenzverteilung in dieser Lautform ist überwiegend klangartig, manche haben jedoch auch erhebliche Bereiche mit spektraler Überlagerung. Die Formanten haben die Form eines langgezogenen, flachen Bogens; entsprechend gering ist ihr interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf, er ist im Lautspektrogramm nicht meßbar. Der bisweilen hörbare Tonhöhenunterschied zwischen etwas hellerklingender erster

Rufhälfte und tieferem zweiten Teil entsteht dadurch, daß anfangs die Anteile relativ höherer, in der zweiten Lauthälfte jedoch die der basalsten Formanten die größte Amplitude erreichen. Im Rufverlauf findet also eine Intensitätsverlagerung zwischen den Formanten statt. Die Basalformante ist — in der Abbildung nicht sichtbar — zwischen 0,15 — 0,2 kHz ausgebildet und in der ersten Rufhälfte nur von relativ geringer bis mittlerer Amplitude, gegen Lautende aber von hoher. Unterhalb von 1 kHz sind 5—6 Formanten vorwiegend relativ hoher Intensität vorhanden, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: . . .

#### 2.4.2 Hauptruf (s. Abb. 70—73)

Diese Rufform stellt einen zu großer Lautstärke gesteigerten Mauzer dar; sie kann manchmal angesichts der Körpergröße der Tiger auch recht hell klingen. Ein interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf ist meist nur schwach ausgeprägt. Hauptrufe sind vorwiegend klangerartig und können sehr unterschiedlich lang gedehnt sein mit deutlichen internen Intensitätsschwankungen. Allgemein sind lautstarke Stimmäußerungen des Tigers recht selten zu hören, wie SCHALLER (1967) auch bei seinen Freilanduntersuchungen in Indien feststellte. Der Hauptruf tritt vornehmlich zusammen mit Mauzern und einer weiteren, intensiven Rufform in Lautfolgen auf. Neben der geringen spontanen Rufaktivität in beiden Geschlechtern ist der Hauptruf bisweilen von Junge führenden Weibchen oder Weibchen in Hitze zu hören, wenn kein Kater anwesend ist.

Tiger äußern diese intensive Rufform vorwiegend im Gehen ohne eine deutlich sichtbare Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung, selten rufen sie auch im Stehen oder Liegen.

Die Maulöffnung beim Rufen ist recht unterschiedlich, allgemein ist das Maul jedoch in der ersten Rufhälfte weiter geöffnet als in der zweiten; in hellen, intensiven Hauptrufen sind im Anfangsteil des Rufes die Oberlippen so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in voller Länge entblößt sind. Häufig lassen sich auslösende Reize für die Rufartikulation aus den Beobachtungen nicht erschließen, in einigen Situationen tritt der Hauptruf — zusammen mit anderen Rufformen — jedoch ziemlich regelmäßig auf. So rufen Weibchen, wenn ihre Jungtiere abgesperrt werden, ebenso, wenn sie während der Rolligkeit nicht mit einem Männchen zusammen sind (KLEIMAN 1974, ULMER 1966). Werden einzelne Tiere aus einer Gruppe herausgenommen und alleine gehalten oder die Partner eines vertrauten Paares getrennt, so beginnen die abgesetzten Tiere häufig zu rufen. Dabei kommt es allerdings selten vor, daß andere Tiger die Rufe des Artgenossen beantworten; gleiches fand auch SCHALLER (1967) in seinen Freilanduntersuchungen. Die Funktion des Hauptrufes ist danach wohl darin zu sehen, daß mit seiner Hilfe der Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren über größere Distanz aufrechterhalten werden kann und das gegenseitige Auffinden zweier oder mehrerer Tiger ermöglicht wird; ebenso kann sicherlich auch nach der Lokalisation eines rufenden Tieres die Begegnung mit diesem vermieden werden. Insgesamt ist im Hauptruf mit seiner großen Lautstärke ein „long-distance communicatory signal“ (SCHALLER 1967) zu sehen.

Die Intensität der Hauptrufe ist groß, mit abfallender Lautstärke gehen sie fließend in Mauzer über, beide Rufformen gehören einem Lautkontinuum an. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist überwiegend homogen, bisweilen ist jedoch der Beginn des Lautes für 0,1—0,3 sec von geringerer Lautstärke als der folgende Teil. Die aus mehreren Einzellaute gekoppelten Formen weisen meist deutliche



interne Intensitätsschwankungen auf. Wegen der Möglichkeit, mehrere Hauptrufe zusammenhängend zu artikulieren, variiert die Rufdauer erheblich. Die Einzellaute sind zwischen 0,7—2,3 sec, die Mehrzahl ist länger als 1,6 sec. Der längste aufgezeichnete gekoppelte Hauptruf dauert 4,9 sec und besteht aus drei Einzellautelementen, die in den zusammenhängenden Lauten im Vergleich zu den einfachen Hauptrufen durchweg kürzer sind. In homotypen Lautfolgen aus Hauptrufen und in den heterotypen gemeinsam mit anderen Rufformen sind die Einzelrufe arhythmisch gereiht, ebenso zeigt die relative Intensität der Rufe im Verlauf der Lautfolgen kein regelmäßiges Bild. Der Frequenzbereich der Hauptrufe kann ohne einheitliche Lücken Anteile zwischen 0,1 — 6 kHz umfassen, oberhalb von 1,5 kHz sind die Frequenzen jedoch nur verstreut und von geringer Intensität, wenige Rufe haben Bestandteile größerer Amplitude auch hinauf bis zu 3 kHz. Im ersten Rufteil sind meist etwas mehr hohe Anteile als im zweiten ausgebildet. Die vorliegenden gekoppelten Hauptrufformen sind in ihrer Zusammensetzung weitgehend auf den Frequenzbereich unterhalb von 3 kHz beschränkt, hier aber durchweg von relativ hoher Intensität. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich in allen Rufen unter 1,2 kHz, die größte haben vorwiegend Anteile in der ersten Ruhhälfte zwischen 0,5 bis 0,8 kHz. Dies gilt auch für die gekoppelten Hauptrufformen, in diesen ist meist das erste Einzelrufelement nicht das intensivste, so daß die größte Amplitude innerhalb des Lautes in einem der späteren Elemente erreicht wird. Im zeitlichen Ablauf ist die Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe durchweg ziemlich gleichbleibend, die erste Ruhhälfte zeigt allerdings ein leichtes Übergewicht relativ höherer Frequenzanteile. Vorzugsweise sind, soweit überhaupt vorhanden, Frequenzen oberhalb 1,5 kHz dann dort ausgebildet. Meist setzen alle Frequenzanteile unterhalb 1 kHz im Rufbeginn nahezu simultan ein, am Rufende sind immer die basalsten gedehnt. Die aufgezeichneten gekoppelten Hauptrufe zeigen im Beginn und Ende des Lautes ein allmähliches Einsetzen der Frequenzanteile von den tiefen zu den hohen und zum Ende hin entsprechend einen umgekehrten Abfall. In diesen Rufen sind teilweise in den weniger lauten Zwischenphasen zwischen den Einzelrufelementen nur die intensiveren Anteile unterhalb 1,5 kHz ausgebildet. Die Frequenzverteilung in den Hauptrufen ist überwiegend bis nahezu rein clangartig. Die Formanten verlaufen in einem flachen, langgestreckten Bogen, teilweise lassen sie eine Gliederung in einen bogenförmigen Verlauf in der ersten Ruhhälfte, der dann in der zweiten in einem fast geradlinigen Schenkel ausläuft, erkennen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist gering und im Lautspektrogramm nicht meßbar; der hörbare Tonhöhenwechsel von einer helleren ersten Lauthälfte zu einer dunkleren zweiten ergibt sich dadurch, daß anfangs etwas höhere Frequenzanteile von relativ größerer Intensität sind, während am Ende des Rufes die basalsten vorherrschen. Die Basalformante ist mit wenig wechselnder Lage zwischen 0,10 bis 0,2 kHz ausgebildet und in der Abbildung nicht sichtbar, sie ist nur in der zweiten Ruhhälfte von hoher Amplitude. Unterhalb 1 kHz finden sich bis auf den Rufbeginn 5—6 durchweg intensive Formanten, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4:5: . . . In manchen Rufen findet eine Intensitätsverlagerung von höheren Formanten im Beginn zu tieferen im Lautende statt.

#### 2.4.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 74—80)

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine vorwiegend intensive Rufform mit deutlich zweisilbigem Aufbau aus hellerer, clanghafter erster Ruhhälfte und tiefer-

klingendem, geräuschhaft rauhem zweiten Teil, der hörbar nachgestoßen wird. Dieses Nachstoßelement läßt manchmal den Aufbau aus einzelnen, sehr kurzen, zusammenhängenden Lautstößen erkennen. Tiger äußern den Hauptruf mit Nachstoßelement mit individuell unterschiedlicher Häufigkeit, allgemein jedoch nicht oft; insgesamt stellt er aber wohl die vorherrschende intensive Rufform dar. Neben der geringen spontanen Rufaktivität tritt er vornehmlich in heterotypen Lautfolgen zusammen mit Mauzern und Hauptrufen bei Junge führenden Weibchen oder rolligen Weibchen in Abwesenheit eines Katers auf. Auch den Hauptruf mit Nachstoßelement äußern Tiger vorwiegend in Bewegung, bisweilen auch im Liegen oder aus dem Stand, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist kaum sichtbar. Das Maul ist im ersten helleren Rufteil weit geöffnet, teilweise stehen die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge unter der hochgezogenen Oberlippe frei, im zweiten tieferklingenden ist es wieder wesentlich weiter geschlossen, die oberen Caninen sind ganz oder weitgehend durch die Oberlippen bedeckt. Bei kaltem Wetter ist deutlich zu sehen, daß in der zweiten Ruhhälfte, dem Nachstoßelement, die Luft mit Nachdruck ausgeatmet wird. Es gibt einige Verhaltenszusammenhänge, in denen Hauptrufe mit Nachstoßelement mit einiger Regelmäßigkeit auftreten. So bei Weibchen während der Rolligkeit, wenn kein Männchen anwesend ist (KLEIMAN 1974, ULMER 1966), ebenso rufen die Weibchen, wenn sie von ihren Jungen getrennt werden. Miteinander vertraute Tiere eines Paares oder einer größeren Gruppe reagieren auf die Trennung voneinander auch mit Rufen.

Die Funktion des lauten Hauptrufes mit Nachstoßelement ist die eines Kommunikationsmittels über größere Distanz, das den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren ermöglicht, ebenso aber auch dazu geeignet ist, durch Lokalisation eines rufenden Artgenossen die Begegnung mit diesem zu suchen oder zu vermeiden. Hinsichtlich ihrer Funktion besteht zwischen den beiden Hauptrufstypen wohl kein Unterschied, dafür spricht auch ihr gemeinsames Vorkommen in derselben Lautfolge. Eine funktionale Trennung von Brüllen (= Hauptruf mit Nachstoßelement ?) und Partnerruf (= Hauptruf ?) — nur letzterer werde auch von Artgenossen beantwortet —, wie HEMMER (1966) sie vollzieht, erscheint nach den Beobachtungen im Verlauf dieser Untersuchung und den Angaben SCHALLERS (1967) aus dem Freiland nicht gerechtfertigt.

Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind vorwiegend von großer Intensität, auch Rufe mittlerer und manchmal geringer Lautstärke können jedoch in Ansätzen ein Nachstoßelement aufweisen. Die Intensitätsverteilung im Hauptruf mit Nachstoßelement ist ziemlich gleichmäßig, das Intensitätsmaximum ist meist im Übergang vom ersten Rufteil zum Nachstoßelement ausgebildet; dieser zweite Teil des Rufes setzt mit dem kraftvollen Ausatmen ein. Der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement zwischen Phasen größerer und geringerer Amplitude ist teilweise gut zu hören und wird bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich, läßt sich strukturell jedoch im Lautspektrogramm kaum nachweisen. In leiseren Formen kann der Grad der Ausbildung des Nachstoßelements sehr variabel sein, auch in Relation zur Gesamtdauer des Rufes. Die Ruflänge bewegt sich im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,7 — 2,4 sec, intensive Formen sind durchweg über 1,2 sec; in diesen ist die Ausbildung des Nachstoßelements fast immer deutlich. Bisher wurden keine aus mehreren Hauptrufen mit Nachstoßelement gekoppelten Rufformen beobachtet. Tiger äußern Hauptrufe mit Nach-

stoßelement meist in Lautfolgen, auch zusammen mit Hauptrufen und Mauzern, ihre Reihung ist arhythmisch.

Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile zwischen 0,1 — über 7 kHz, der Aufbau der einzelnen Rufe auch desselben Individuums ist hinsichtlich dieses Merkmals jedoch ziemlich variabel, besonders im Bereich über 5 kHz. Frequenzanteile großer Amplitude sind in ihrer Lage recht unterschiedlich, können jedoch bis über 4 kHz reichen. In allen Rufen sind die wesentlichen Anteile unterhalb von 1 kHz zu finden, das Intensitätsmaximum ist meist im Übergang von der ersten Ruhhälfte zum Nachstoßelement zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet; in einigen Rufen findet sich die größte Amplitude aber auch im ersten Rufteil bei 0,7 kHz. In der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform treten keine regelmäßigen Lücken auf, ihre Änderung im zeitlichen Verlauf des Lautes läßt ein Vorherrschen hoher Frequenzanteile im Nachstoßelement gegenüber dem helleren Anfangsteil erkennen.

Anfang und Ende des Rufes sind für jeweils 0,2—0,3 sec oft nur aus Anteilen unterhalb 1 kHz aufgebaut. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform weist eine Gliederung in eine eher klangartige erste Ruhhälfte und das mehr geräuschhaft spektrale Nachstoßelement auf. Die Formanten verlaufen in einem flachen, langgezogenen Bogen, die Überhöhung im ersten Teil des Rufes ist gering. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten am Lautenede bis zu ungefähr 7:5 betragen, in den meisten Rufen ist er aber wohl geringer. Der deutlich wahrnehmbare Unterschied in der Tonhöhe zwischen dem mehr klangartigen Anfangsteil und dem tieferen Nachstoßelement wird mit dadurch hervorgerufen, daß die erste Ruhhälfte reicher an relativ intensiveren Obertönen zwischen 0,4 bis ungefähr 3 kHz ist, alle Anteile größter Amplitude im Nachstoßelement finden sich dagegen unterhalb von 1 kHz.

Die Basalformante liegt — in der Abbildung nicht sichtbar — mit wenig wechselnder Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,1—0,2 kHz und ist von relativ geringer bis mittlerer Intensität im ersten Rufteil, von hoher im Nachstoßelement. Unterhalb von 1 kHz sind 5—7 durchweg ziemlich intensive Formanten ausgebildet, im Nachstoßelement sind davon wegen der weitgehenden spektralen Überlagerung meist nur noch 3 oder 4 erkennbar. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:...

#### 2.4.4 Prusten (s. Abb. 81—83)

Das Prusten ist ein Lautelement geringer Intensität und ähnelt vom Höreindruck etwas dem Schnauben eines Pferdes. Es variiert in seinem Klang zwischen dumpf kehligen und hell, wie durch die Nase geblasenen Formen, wobei die einzelnen Individuen in ihren Ausbildungen des Prustens vornehmlich nur eine der beiden Formen zeigen, aber wohl grundsätzlich beide artikulieren können. Deutlich ist der interne Intensitätswechsel im Verlauf des Prustens aufgrund des Aufbaus aus mehreren zusammenhängenden Einzellaustößen. In Gefangenschaft ist es sicherlich die häufigste Lautäußerung des Tigers, besonders bei mit dem Menschen vertrauten Tieren oder dort, wo mehrere gemeinsam in einem Gehege gehalten werden — dann ist dieser Laut wirklich oft zu hören. Angesichts der Beobachtungen von SCHALLER (1967) im Freiland ist anzunehmen, daß die Häufigkeit des Prustens mit durch die Haltungsbedingungen in zoologischen Gärten bedingt ist, indem entgegen der natürlichen Lebensweise zwei oder mehr Tiger in ständigem engen Kontakt leben. Mit großer

Regelmäßigkeit tritt dieser Laut auch bei Junge führenden Weibchen auf, ziemlich sicher ebenso im Zusammenhang der Paarung. Trotz seines schnaubenden Charakters ist das Prusten ein kehlig erzeugter Laut, worauf schon LEYHAUSEN (1950) hinweist; dies überprüfte ich, indem ich während der Lautartikulation die Hand an den Kehlkopf des prustenden Tieres hielt. Zusätzlich ist aber auch ein Luftstrom durch die Nase an der Ausformung des Lautes beteiligt, wie man deutlich hören kann, wenn die Tiere den Laut mit der Nase dicht vor einem massiven Gegenstand äußern. Diese Beobachtung konnte ich im Verlauf dieser Untersuchung bei mehreren mit mir vertrauten Tigern dadurch bestätigen, daß ich während der Lauterzeugung je einen Finger in die beiden Nasenlöcher des betreffenden Tieres einführte. Wenn Tiger mit Futter oder anderen Gegenständen im Maul oder während des Flehmens (SCHNEIDER 1932, VERBERNE 1970) prusten, so verändert der Laut seinen Charakter kaum und klingt nur weniger dumpf und mehr schnaubend. Normalerweise ist das Maul während der Artikulation des Prustens geschlossen, die Oberlippen werden nur ganz leicht angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, auch die Nasenlöcher sind wenig erweitert; oft erheben die Tiere beim Prusten leicht den Kopf. Eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist nicht sichtbar, bei einigen alten Männchen jedoch ist ein Zusammenziehen der Bauchmuskulatur im Rhythmus der Einzellautstöße im Prusten schwach zu erkennen (LEYHAUSEN, mündl. Mitt.). Unter den Bedingungen der Zoonhaltung lassen sich viele Zusammenhänge nennen, die mit großer Regelmäßigkeit das Prusten auslösen. Tiger, die sich gegenseitig auf eine geringe Distanz nahekomen — besonders auch bei der Geruchskontrolle oder beim „Köpfchengeben“ (LEYHAUSEN 1973) —, prusten fast immer. Spielerische Angriffe sind häufig von Prusten der beteiligten Tiere begleitet, ebenso werden sie oft auch durch Prusten seitens des Angegriffenen beendet, oder dieser geht mit der gleichen Lautäußerung in ein Verfolgungsspiel ein. Nahezu immer beantworten Tiger das Prusten eines Artgenossen ebenfalls mit Prusten, sie reagieren ebenso auf eine Imitation des Lautes durch den Beobachter, bei mit dem Menschen vertrauten Tieren schon auf dessen Annäherung hin. Im ritualisierten Verfolgungslauf vor der Kopula äußern beide Partner bei fortschreitender Annäherung das Prusten gereiht in ziemlich schneller Folge, das Männchen setzt die Lautäußerung nach dem Aufreiten manchmal noch beim Nackenbiß fort. Wenn das Weibchen sich am Ende der Begattung herumwirft und nach ihm schlägt, prustet es im Abspringen vom Weibchen und danach in dessen Richtung meist noch einige Male. Junge führende Weibchen äußern diesen Laut häufig wohl spontan, aber andererseits auch in einigen typischen Situationen, die sich auch experimentell herbeiführen lassen; so, wenn sie sich den Jungen nähern oder die Jungtiere sich weit z. B. in Richtung auf den Beobachter von ihnen entfernen, und besonders, wenn die Jungen vom Muttertier getrennt werden. Aus all diesen Beobachtungen ist es wahrscheinlich, daß die Funktion des Prustens die eines Lock- und Beschwichtigungslautes ist. Die erste Funktion dürfte es besonders im Zusammenhang der Jungenaufzucht haben, die zweite eher auch zwischen adulten Tieren. Hier beschwichtigt das prustende Tier den Artgenossen, dem es sich nähert, durch die Lautäußerung und tut mit ihr gleichzeitig seine eigenen friedlichen Absichten kund.

Das Prusten ist von geringer Intensität, deutlich ist aber der interne rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf des Lautes aufgrund seines Aufbaus aus einzelnen zusammenhängenden Lautstößen größerer Amplitude und dazwischenliegenden Phasen eines signifikanten Intensitätsabfalls. Im vorliegenden Tonbandmaterial

besteht das Prusten aus 6—10 intensiven Einzellaustößen, die im Beginn deutlicher getrennt ausgebildet sind als im relativ lauterem zweiten Teil des Lautes. Dort ist die Dauer der Phasen des Intensitätsabfalls nicht meßbar, weil die Einzellaustöße weitgehend miteinander verschmelzen, die ersten Lautstöße sind durch solche Phasen von ca. 0,02 sec Dauer getrennt. Die zum Lautende hin in ihrer Intensität auch absolut zunehmenden Einzellaustöße werden von anfangs um 0,07 bis zum Ende mit ca. 0,1 sec fortschreitend länger. Prusten „decrecendo“ mit größerer Amplitude der Einzellaustöße am Beginn des Lautes, wie RESCHKE (1960) es beschreibt, konnte ich bisher nicht beobachten.

Bei einigen Tigern treten Prustlaute auf, in denen im basalen Bereich unterhalb 1 kHz pro höherfrequentem Einzellaustöß noch ein weiterer geringerer Intensität — in wenigen Fällen auch mit gleich hoher Amplitude wie dieser — ausgebildet ist, beide sind geringfügig zeitlich gegeneinander versetzt, der höherfrequente folgt nach. Anhand des bisher vorliegenden Tonbandmaterials ist nicht zu entscheiden, ob alle Individuen solche Prustlaute ausbilden können und in welchem Maße hierin eventuell individualtypische Unterschiede auftreten.

Mit der unterschiedlichen Anzahl der Einzellaustöße schwankt die Dauer des Prustens zwischen 0,5—0,8 sec; bisweilen ist es auch an Mauzer gekoppelt, von solchen Lauten waren jedoch keine Analysen möglich. Es kann in homotypen Lautfolgen und ebenso auch in heterotypen mit anderen Lautformen des Tigers auftreten, die Reihung der Einzellaute darin ist immer arhythmisch.

Das Prusten setzt sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,1 — über 7 kHz zusammen; die schwachen Einzelpulse am Beginn des Lautes, selten auch noch ein oder zwei an seinem Ende, sind im Lautspektrum in ihrem Frequenzaufbau reduziert. Größere Amplitude können Anteile unterhalb 0,8 und zwischen 1,5—6 kHz erreichen. Das Intensitätsmaximum findet sich in der überwiegenden Zahl der Laute zwischen 2—4 kHz, meist über 3 kHz, in einem Einzellaustöß der zweiten Lauthälfte, manchmal auch im letzten. In einigen Prustlauten erreichen Anteile in den basalen Pulsen unterhalb 0,5 kHz ähnlich hohe Intensität wie die im oberen Bereich. Außer in den Ausbildungen dieses Lautes mit weitgehender oder völliger Reduktion der basalen Pulse treten keine Lücken in ihrer Frequenzzusammensetzung auf.

Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Verlauf des Prustens ergibt sich aus seinem Aufbau aus zusammenhängenden Einzellaustößen und dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude, in denen besonders im Beginn des Lautes mit den weniger intensiven und deutlicher getrennten Lautstößen kaum Frequenzanteile vorhanden sind. Die Frequenzverteilung im Prusten des Tigers ist rein geräuschhaft spektral.

#### 2.4.5 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Zu diesen Lautformen ist beim Tiger keine lautspektrographische Auswertung möglich, weil beide Geschlechter während der Begattung gleichzeitig Laute äußern. Von den Weibchen ist ein rauhes, fauchendes Grollen unterschiedlicher Intensität, häufig in- und expirativ erzeugt, zu hören. Meist beginnen sie mit der Lautäußerung, wenn das Männchen den Nackenbiß ansetzt. Insgesamt jedoch ist die Lautgebungsaktivität verschiedener Weibchen während der Kopula recht unterschiedlich. Gegen Ende des Paarungsaktes schwillt das Grollen in seiner Lautstärke meist erheblich an und überlagert sich stark mit Fauchen und anderen agonistischen Lautformen; in dem Augenblick, in dem sich das Weibchen gegen den Kater herumwirft und dieser

abspringt, ist es fast röhrend. Auch nach dem Ende der Begattung grollen und fauchen die Weibchen manchmal noch in Richtung des Männchens. Dessen Lautäußerungen beim Deckakt beschreiben einige Autoren (BAUDY schriftl. Mitt. zit. n. SCHALLER 1967, KLEIMAN 1974, SANKHALA 1967). SCHALLER (1967) deutet es entsprechend der bei den von ihm zitierten Autoren verwendeten Termini als „roaring“, ohne dies von den von ihm auch als „roaring“ bezeichneten lauten Einzelrufen des Tigers zu trennen. Die Lautäußerung des Tigermännchens setzt wahrscheinlich mit dem Moment der vollständigen Immissio Penis ein und bricht mit dem Abspringen vom Weibchen ab. Es handelt sich dabei um einen langgezogenen, mehrfach in seiner Intensität schwankenden, lauten mauzartigen Ruf durchweg ziemlich reinen Klanges. Die einzelnen Männchen sind bei der Paarung allerdings sehr unterschiedlich lautgebungsaktiv.

## 2.5 Jaguar (*Panthera onca*)

Im wesentlichen sind es die bisher schon mehrfach erwähnten Untersuchungen, die auch Angaben zu Lautäußerungen des Jaguars enthalten (HEMMER 1966, LEYHAUSEN 1950, RESCHKE 1960, 1966, ULMER 1966). Die verschiedenen Autoren erwähnen als Lautelemente eine Vielfalt von Mauzern unterschiedlicher Lautstärke, das intensive Brüllen, den Partnerruf und die strukturierte Rufreihe, meist wegen ihres an eine durch Holz geführte Säge erinnernden Höreindrucks als Sägereihe bezeichnet. HEMMER (1966) führt zusätzlich das Prusten an. Meines Wissens liegen aus dem Freiland keine eingehenden Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten dieser Art vor. Im Verlauf dieser Untersuchung waren Stimmäußerungen nicht häufig zu vernehmen, vorherrschend waren Mauzlaute und die intensive strukturierte Rufreihe. Ziemlich regelmäßig treten verschiedene Laufornen bei Junge führenden Weibchen und in beiden Geschlechtern im Verlauf der Paarung auf. Ebenso rufen rollige Weibchen meist anhaltend und häufig, wenn sie während der Hitzeperiode ohne Kater sind.

### 2.5.1 Mauzen (s. Abb. 84—88)

Mauzer sind leise bis halblaute Rufe sehr unterschiedlicher Klangartigkeit und Tonhöhe, meist sind sie relativ kurz, lassen aber trotzdem einen internen Tonhöhenwechsel erkennen. Insgesamt stellen Mauzlaute die häufigste Lautform des Jaguars dar, die einzelnen Individuen zeigen allerdings erhebliche Unterschiede in ihrer allgemeinen Lautgebungsaktivität. Spontan äußern Junge führende Weibchen regelmäßig Mauzer, ebenso bisweilen vom vertrauten Partner getrennte Tiere. Diese Rufform findet sich auch manchmal in arhythmischen Folgen vor dem Beginn einer strukturierten Rufreihe, jedoch strukturell nicht in diese integriert.

Jaguare rufen Mauzer in beliebiger Körperhaltung, in halblaunen Formen ist die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung etwas sichtbar. Die Maulöffnung dabei ist sehr variabel, auch in Abhängigkeit von der Tonhöhe und Intensität des Lautes. In wenigen Zusammenhängen treten Mauzer so regelmäßig auf, daß Aussagen zur Auslösung dieser Rufform neben der Spontanartikulation möglich sind. So rufen Weibchen nach der Trennung von ihren Jungen Mauzlaute, ebenso voneinander getrennte Partner eines Paares, in beiden Fällen meist zusammen mit anderen, intensiven Rufformen. Die Funktion der Mauzer dürfte darin liegen, den Zusammenhalt mehrerer Tiere im Nahbereich aufrechtzuerhalten — wohl besonders des Muttertieres mit seinen Jungen.

Die Intensität dieser Lautform ist gering bis mittel, die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist in den kurzen Formen meist ziemlich gleichmäßig, einige haben aber auch einen schwachen Anlaut. Gedehte oder aus mehreren Einzellauten zusammengekoppelte Mauzer können interne Schwankungen ihrer Lautstärke aufweisen, bei letzteren ist dies die Regel. Entsprechend variabel ist die Dauer der Mauzer, sie bewegt sich im vorhandenen Tonbandmaterial zwischen 0,3—2,2 sec, dabei sind die einfachen Laute allerdings durchweg kürzer als 1 sec. Häufig sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, auch in heterotypen gemeinsam mit anderen Lautelementen. Zwischen den Einzellauten bestehen jeweils keine regelmäßigen Abstände, die Reihung erfolgt also arhythmisch. Der Frequenzbereich dieser Rufform kann ohne regelmäßig auftretende Lücken Anteile von 0,15—7 kHz umfassen, der Grad der Ausbildung hoher Frequenzen ist jedoch sehr unterschiedlich. Große Amplitude haben Anteile bis hinauf zu 4 kHz, teilweise aber auch nur bis 2,5 kHz, je nach der Klangfarbe des Lautes. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung findet sich ziemlich einheitlich zwischen 0,7—1,0 kHz, in den kurzen Lauten meist um die Rufmitte. Diese weisen auch in ihrem Verlauf eine weitgehend gleichbleibende Zusammensetzung auf, im Anfang setzen alle Anteile fast simultan ein, am Ende sind nur die basalen etwas gedehnt, die höheren brechen nahezu gleichzeitig ab. Besonders in den langgezogenen Formen gibt es von diesem Aufbau allerdings auch erhebliche Abweichungen. Die Frequenzverteilung ist sehr unterschiedlich, neben ganz überwiegend klangartigen Ausbildungen dieses Lautes kommen auch solche nahezu rein spektralen Aufbaus vor. Die Formanten haben in den kurzen Mauzern eine Bogenform mit geringer Überhöhung, in den gedehnten Lauten läuft der Bogen in einem fast geradlinigen Schenkel unterschiedlicher Länge aus. In gekoppelten Mauzern ist der Formantverlauf entsprechend der Anzahl der Einzellautelemente mehrfach wiederholt. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen den relativ höchsten Anteilen — in den kurzen Mauzern durchweg um die Mitte des Lautes — und den tiefsten im Rufbeginn und/oder -ende höchstens 3:2 betragen, ist in der Mehrzahl der Mauzer jedoch geringer. Die Basalformante wechselt in ihrer relativen Intensität und Frequenzzusammensetzung im Bereich zwischen 0,15—0,4 kHz mit der unterschiedlichen Klangfarbe der Laute. Unterhalb von 3 kHz sind 8—11 Formanten vorwiegend großer Amplitude ausgebildet, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

### 2.5.2 Hauptruf (s. Abb. 89—91)

Diese Rufform stellt einen mit großer Intensität artikulierten Mauzer dar. Hauptrufe sind durchweg etwas gedehnt und weisen meist einen Unterschied in der Tonhöhe zwischen hellerem Anfangsteil und tieferklingendem Lautende auf. Ihre Klangartigkeit und Klanghöhe sind allgemein recht variabel. RESCHKE (1960) verwendet den Terminus Hauptruf beim Jaguar für die Elemente der strukturierten Rufreihe, dies aber abweichend von der Verwendung desselben Begriffs z. B. beim Löwen. Der intensive Hauptruf ist allgemein nicht häufig zu hören; bisweilen ist diese Rufform einzeln oder in einer arhythmischen Lautfolge vor einer strukturierten Rufreihe des Jaguars ausgebildet, jedoch strukturell nicht in diese integriert. Ebenso äußern Männchen und Weibchen manchmal Hauptrufe, wenn sie vom vertrauten Partner getrennt sind. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar, die Lautäußerung erfolgt in beliebiger Haltung. Das Maul ist beim Rufen in der ersten Lauthälfte weit geöffnet, die oberen Caninen sind meist in

ihrer vollen Länge zu sehen, gegen Ende des Hauptrufes ist das Maul wieder mehr geschlossen.

Auslösende Reize für die Artikulation von Hauptrufen waren nur in wenigen Fällen festzustellen. Ziemlich sicher rufen die Partner eines Paares, wenn man sie voneinander trennt, hierbei jedoch mit großen individuellen Unterschieden in der Ruhhäufigkeit. Die Tiere antworten sich auch kaum gegenseitig auf ihre Rufe. Neben den lauten Hauptrufen treten dabei fast immer auch noch weitere intensive Lautformen auf. Die Funktion der Hauptrufe dürfte im Dienste der Kommunikation über größere Entfernungen zu sehen sein, sie erleichtern den Zusammenhalt bzw. das Zusammenfinden miteinander vertrauter Tiere.

Die Intensität dieser Rufform ist hoch, sie bildet mit den weniger lautstarken Mauzern ein Lautkontinuum, beide gehen fließend ineinander über. Die interne Intensitätsverteilung in den Hauptrufen ist meist weitgehend gleichmäßig ohne signifikante Schwankungen, diese können allerdings vereinzelt auch auftreten. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,7—1,3 sec. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen wurden bisher nicht beobachtet. Hauptrufe sind meist zu Lautfolgen gereiht, in heterotypen oft gemeinsam mit Mauzern, die Pausen zwischen den Einzelrufen darin sind unregelmäßig. Ihre Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,15—7 kHz umfassen, die Ausbildung hoher Frequenzen ist in den einzelnen Rufen jedoch recht unterschiedlich. Große Amplitude haben nahezu durchgehend alle Anteile bis hinauf zu 4 kHz, in einigen Lauten auch nur bis 3 kHz. Das Intensitätsmaximum wird in unterschiedlicher relativer zeitlicher Lage im Rufverlauf zwischen 0,6—1,2 kHz erreicht. Die zeitliche Änderung der Frequenzzusammensetzung zeigt vorherrschend ein fast simultanes Einsetzen aller Frequenzanteile im Beginn des Rufes, am Ende sind nur die basalen etwas gedehnt. Allgemein ist die erste Ruhhälfte reicher an hohen Frequenzen als die zweite. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform des Jaguars ist variabel, meist jedoch überwiegt eine eher klangartige Ausbildung. Die Formanten haben im Anfangsteil des Rufes die Form eines Bogens, der in der zweiten Lauthälfte in einem unterschiedlich langen, fast geradlinigen Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes bis zu 3:2 betragen, ist in der Mehrzahl der Rufe aber geringer. Die Basalformante findet sich mit mittlerer bis großer Intensität im Bereich zwischen 0,15 bis 0,4 kHz. Unterhalb 3 kHz sind 7—12 Formanten mittlerer bis hoher Amplitude ausgebildet, dazwischen sind stellenweise schwache Anteile spektraler Verteilung vorhanden. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

### 2.5.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 92, 93, 97, 98)

Diese Rufform ist ein vorwiegend intensiver Laut mit meist deutlicher Gliederung in einen hellen, mehr klangartigen Anfangsteil und einen tieferklingenden, eher geräuschhaften zweiten Rufteil, der teilweise einen Aufbau mit rhythmischem internen Intensitätswechsel erkennen läßt. Der Grad der Ausbildung des Nachstoßelements kann in den einzelnen Rufen recht unterschiedlich sein. Hauptrufe mit Nachstoßelement sind allgemein nicht häufig, meist treten sie im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe dieser Art als deren einleitendes Element auf oder auch arhythmisch gereiht in einer — meist heterotypen — Lautfolge vor einer gegliederten Rufreihe, dann aber strukturell nicht in diese einbezogen. Die Körperhaltung



bei der Artikulation dieser Rufform ist nicht fixiert, die Tiere rufen sie auch in Bewegung; die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist gut sichtbar. Ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement der einleitende Ruf einer strukturierten Rufreihe, so ist die Körperhaltung bei der Lautartikulation dann eher fixiert. Die Tiere rufen diese meist im Stehen, bisweilen auch im Sitzen oder Liegen. Das Maul ist im ersten, heller klingenden Rufteil weit geöffnet, häufig sind die oberen Caninen in ihrer vollen Länge zu sehen; in der zweiten Ruhhälfte, dem Nachstoßelement, ist das Maul wieder mehr geschlossen, die oberen Caninen sind weitgehend oder völlig wieder von der Oberlippe bedeckt.

Auslösung und Funktion dieser Rufform sind einmal im Rahmen ihrer Zugehörigkeit zur strukturierten Rufreihe des Jaguars zu sehen, zum anderen treten Hauptrufe mit Nachstoßelement neben Mauzern und Hauptrufen dann oft auf, wenn vertraute Tiere voneinander getrennt worden sind. Somit ist eine funktional bestimmte Trennung zwischen den beiden intensiven Einzelformen des Jaguars, dem Hauptruf und dem Hauptruf mit Nachstoßelement, wohl nicht gegeben, beide stellen ein Kommunikationsmittel über größere Distanz dar, mit dem der Kontakt zwischen Individuen aufrechterhalten bzw. wiederhergestellt werden kann. HEMMERS (1966) rein funktionale Definition eines lauten Partnerrufs im Gegensatz zu anderen intensiven Rufformen erscheint nicht gerechtfertigt und dürfte kaum strukturell abzugrenzen sein.

Die Intensität der Hauptrufe mit Nachstoßelement ist durchweg hoch, bisweilen zeigen aber auch weniger lautstarke Rufe Ansätze zur Ausbildung eines Nachstoßelements. Meist sind diese Rufe in ihrem zeitlichen Verlauf von gleichbleibender Lautstärke, das Intensitätsmaximum liegt vorwiegend im Übergang zwischen dem ersten, eher klangartigen Rufteil und dem Nachstoßelement. Der in einigen Lauten gut hörbare rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement ist in allen bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich, läßt sich jedoch strukturell im Lautspektrum nur in wenigen Fällen andeutungsweise erkennen. Die Dauer der Hauptrufe mit Nachstoßelement beträgt zwischen 0,6—1,4 sec, dehnbar ist eher die erste, klangartige Ruhhälfte. Bisher liegen keine Beobachtungen vor, die das Auftreten von aus mehreren dieser Einzellaute gekoppelten Rufformen bestätigen. In homotypen Ruffolgen und in den häufigeren heterotypen zusammen mit Hauptrufen und Mauzern sind Hauptrufe mit Nachstoßelement arhythmisch gereiht. Als einleitende Rufform der gegliederten Rufreihe des Jaguars sind sie in diese strukturell integriert, die Rufreihe setzt sich jedoch in ihrem weiteren rhythmischen Verlauf aus einer anderen Rufform zusammen. So ergibt sich auch hier keine regelmäßige Wiederholungsrate in einem bestimmten Zeitintervall für die Hauptrufe mit Nachstoßelement. Sie können sich aus Frequenzanteilen im Bereich von 0,15 — über 7 kHz zusammensetzen, die relative Ausbildung der Frequenzen über 5 kHz variiert allerdings. Große Amplitude erreichen alle Anteile unterhalb 3 kHz, in einigen Rufen auch hinauf bis 4 kHz. Die Lage der intensivsten Frequenzen ist auch in den Rufen desselben Tieres unterschiedlich und schwankt insgesamt im Bereich zwischen 0,6—2,1 kHz, sie finden sich aber meist unterhalb 1,5 kHz. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung ist überwiegend im Übergang zwischen dem ersten, klangartigeren und dem zweiten, eher geräuschhaften Rufteil ausgebildet, in einigen Rufen jedoch auch in der ersten Lauthälfte. Der Frequenzaufbau der Hauptrufe mit Nachstoßelement weist keine regelmäßigen Lücken auf, die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung

ist gekennzeichnet durch das Vorherrschen relativ höherer Frequenzen im zweiten Rufteil, dem Nachstoßelement, gegenüber der klanglich helleren ersten Lauthälfte. Im Beginn des Lautes setzen alle Frequenzanteile fast simultan ein und brechen nahezu ebenso am Ende des Rufes wieder ab, die basalen können dort allerdings manchmal auch etwas gedehnt sein. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform läßt trotz einiger Varianz durchgehend eine Gliederung erkennen, die den Höreindruck bestätigt; die erste, hellere Ruhhälfte ist mehr klangartig, das tieferklingende Nachstoßelement eher geräuschhaft spektral aufgebaut, auch hier ist jedoch besonders im basalen Bereich der Verlauf einzelner Formanten noch zu erkennen. Diese weisen im Anfangsteil des Rufes eine Bogenform auf, die in der zweiten Ruhhälfte in einem langsam abfallenden, fast geradlinigen Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten am Rufende bis zu 3:2 betragen, ist in der Mehrzahl der Laute aber geringer. Im Verlauf derselben Formante kann ebenfalls zwischen Rufbeginn und -ende ein Tonhöhenunterschied von ungefähr 5:4 bestehen, beide können sich aber auch aus den gleichen Frequenzanteilen zusammensetzen. Der deutlich hörbare Tonhöhenwechsel im Hauptruf mit Nachstoßelement wird noch dadurch verstärkt, daß in der ersten Ruhhälfte durchweg relativ intensivere Obertöne bis 3 kHz vorhanden sind, die im Nachstoßelement in ihrer relativen Amplitude gegenüber den basalen Anteilen abfallen. Die Hauptformanten sind in beiden Lauthälften die gleichen, es findet also im Rufverlauf keine Intensitätsverlagerung zwischen Formanten statt. Die Basalformante ist mit vorwiegend großer Intensität und unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich zwischen 0,15—0,3 kHz ausgebildet, unterhalb 1 kHz finden sich 3—5 Formanten durchweg großer Amplitude. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

#### 2.5.4 Nachstoßer (s. Abb. 94—96, 99)

Diese Lautform bildet das eigentliche Bauelement der strukturierten Rufreihe des Jaguars, RESCHKE (1960) verwendet für sie abweichend von allen anderen Autoren den Terminus Hauptruf. Die Nachstoßer sind meist kurze Rufe überwiegend geräuschhaft rauhen Charakters, bisweilen ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zu hören. Sie ähneln klanglich dem Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement, zwischen dieser Strukturkomponente innerhalb eines Rufes und den Nachstoßern als eigenständiger Rufform ist jedoch eine begriffliche Trennung notwendig. Bisweilen folgen einzelne Nachstoßer auf einen Hauptruf oder Hauptruf mit Nachstoßelement, sie sind dann meist von geringer Intensität und rein geräuschhaft, zudem können sie auch deutlich gedehnt sein. Die strukturierte Rufreihe, deren wesentlichen Bestandteil die Nachstoßer darstellen, ist allgemein nicht oft zu hören, die einzelnen Individuen sind allerdings sehr unterschiedlich ruffreudig. Bei den schwachen Nachstoßern im Anschluß an einen Hauptruf oder einen Hauptruf mit Nachstoßelement ist die Körperhaltung während der Lauterzeugung nicht fixiert; im Verlauf der Rufreihe werden die intensiven Nachstoßer jedoch bei vollrhythmischer Abfolge meist im Stehen, manchmal auch im Liegen oder Sitzen, selten in der Bewegung geäußert. In der Rufreihe ist die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung der Nachstoßer sehr deutlich, die Rumpfmuskulatur zieht sich mit der expirativen Artikulation jedes einzelnen Rufes krampfartig kurz zusammen. Das Maul ist beim Rufen nur mittelweit geöffnet, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen weitgehend oder auch in ihrer vollen Länge. Auslösung

und Funktion der Nachstoßer stehen im Zusammenhang mit ihrer hauptsächlichlichen Ausbildung innerhalb der strukturierten Rufreihe des Jaguars und sind dort besprochen. Eine eigenständige Funktion kommt den Nachstoßern wohl kaum zu. In der Strukturanalyse sind einzelne, schwache Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf oder einen Hauptruf mit Nachstoßelement getrennt von den intensiven Nachstoßern innerhalb der strukturierten Rufreihen aufgeführt, soweit sie sich in dem jeweiligen Merkmal unterscheiden; beide sind jedoch Elemente eines Lautkontinuums.

Die Nachstoßer im Zusammenhang der Rufreihe sind in deren vollrhythmischen Abschnitt von hoher Intensität, im Beginn und Ende der Rufreihe kommen auch leisere Formen vor; die einzelnen Nachstoßer sind durchweg von geringer Lautstärke. Nachstoßer sind strukturell allgemein durch den rhythmischen Intensitätswechsel im Rufverlauf gekennzeichnet. In den Nachstoßern innerhalb der Rufreihe ist dieses Merkmal lautspektrographisch meist nur andeutungsweise zu erkennen, läßt sich jedoch bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät ganz ausgeprägt wahrnehmen. Die weniger intensiven Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf oder einen Hauptruf mit Nachstoßelement, bisweilen auch die leisen Nachstoßer am Beginn oder vornehmlich am Ende der Rufreihe, weisen einen auch im lautspektrographischen Bild signifikanten Wechsel zwischen Phasen geringer und größerer Amplitude auf; dieser ist manchmal wohl nicht ganz streng rhythmisch, eventuell ist auch der relative Intensitätsunterschied zwischen den Phasen nicht durchgehend gleich groß. Die Impulse relativ höherer Amplitude dauern 0,01 bis 0,02 sec, die jeweils zwischen zwei liegende Phase des Intensitätsabfalls 0,01 bis 0,03 sec. Die Zahl der Einzellaustöße beträgt je nach der Dehnung der separaten Nachstoßer zwischen 10 und 25. Die Nachstoßer innerhalb des intensiven Abschnitts der strukturierten Rufreihe des Jaguars setzen sich ungefähr aus 10 dieser Einzelpulse zusammen. Nachstoßer im Verlauf der Rufreihe sind allgemein kurz, an ihrem Ende treten auch bisweilen gedehnte Formen auf. Diese sind bei den separaten Nachstoßern häufig. Insgesamt bestehen wahrscheinlich zwischen den einzelnen Individuen gewisse Unterschiede hinsichtlich der durchschnittlichen Dauer ihrer Nachstoßer in der Rufreihen zusammensetzung. Für dasselbe Individuum haben aber die Nachstoßer im Vollrhythmus der Rufreihe eine weitgehend konstante Länge. Bei Nachstoßern mit einer Dauer von 0,2—0,25 sec sind mit Pausenlängen von 0,1 sec zwischen den Einzelerufen innerhalb von 2 sec bis zu 7 Rufe im vollrhythmischen Abschnitt der Rufreihe ausgebildet. Separate Nachstoßer dauern wegen der größeren Tendenz zur Dehnung in dieser Lautform zwischen 0,3 und 0,6 sec. Der Frequenzbereich der Nachstoßer kann Anteile von 0,15 — über 7 kHz umfassen, diejenigen oberhalb 5 kHz fehlen aber häufig oder sind nur schwach ausgebildet. Frequenzen großer Amplitude finden sich im wesentlichen unterhalb von 3,5 kHz, wenige Nachstoßer haben auch intensive Anteile bis hinauf zu 6 kHz. Die größte Amplitude erreichen Anteile im basalen Bereich um 0,25 kHz; bei 1,0, 2,0 und 3,0 kHz liegen aber auch oft solche kaum geringerer Intensität. Lücken treten in der Frequenz zusammensetzung der Nachstoßer nicht regelmäßig auf, bei vielen Tieren ist jedoch zwischen 1,4—1,6 kHz ein signifikanter Intensitätsabfall gegenüber den benachbarten Anteilen zu beobachten. Die einzelnen, wenig intensiven Nachstoßer außerhalb des Zusammenhangs einer Rufreihe umfassen durchweg nur Frequenzanteile zwischen 0,15—5 kHz mit den wesentlichen unterhalb 3 kHz. Große Amplitude erreichen in diesen Nachstoßerausbildungen die

Frequenzen von 0,15—1,5 kHz. Hier ist allerdings zu bedenken, daß die Auswertung dieser Merkmale, besonders im oberen Frequenzbereich, durch die relativ geringe Intensität dieser Rufform beeinträchtigt ist. In ihrem zeitlichen Verlauf ist der Frequenzaufbau der beiden Nachstoßerformen weitgehend gleichbleibend, alle Anteile setzen im Lautbeginn fast simultan ein und brechen ebenso am Rufende wieder ab. Die Frequenzverteilung in dieser Lautform des Jaguars ist überwiegend geräuschhaft spektral. Die Nachstoßer großer Intensität innerhalb einer Rufreihe lassen teilweise im Bereich unterhalb 1,5 kHz jedoch den Verlauf einzelner Formanten erkennen; die weiteren Ausführungen beziehen sich also nur auf diese Nachstoßerformen. Die Formanten haben eine Bogenform geringer Überhöhung. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Frequenzanteilen um die Lautmitte und den tiefsten in seinem Beginn und am Ende bis zu ungefähr 4:3 betragen, ist meist aber kleiner. Die Lage der Basalformante schwankt etwas im Bereich zwischen 0,15—0,25 kHz, sie ist durchweg von hoher Amplitude. Unterhalb von 1,5 kHz können durchgehend oder partiell 6 bis 9 Formanten ausgebildet sein, meist sind einige davon spektral überlagert; alle Anteile in diesem Bereich sind von großer Intensität. Der Formantquotient ergibt sich entsprechend der Anzahl der vorhandenen Formanten mit 1:2:3:4:5: . . .

### 2.5.5 Vorstoßer (s. Abb. 96)

Vorstoßer sind ein Lautelement des Jaguars, das nur vereinzelt im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe auftritt. Diese Rufe sind leise, kurz und von rein geräuschhaftem Charakter; sie werden inspirativ erzeugt. HEMMER (1966) erwähnt einen schwachen Einatmungslaut in der Rufreihe; es ist anzunehmen, daß es sich hierbei um den Vorstoßer handelt. Diese Rufform ließ sich bisher nur bei einigen Individuen feststellen. Sie entsteht bisweilen in der Einatmungsphase zwischen den intensiven Nachstoßern. Man hat den Eindruck eines lauthaften Luftholens im Anschluß an den expirativ erzeugten Nachstoßer. Meist sind die Vorstoßer allerdings im schnellen Rhythmus der Rufreihe neben den wesentlich lautereren Nachstoßern für das menschliche Gehör kaum wahrnehmbar. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Vorstoßer ist entsprechend ihrer Ausbildung innerhalb der strukturierten Rufreihe ziemlich weitgehend fixiert, die Tiere rufen vorwiegend im Stehen, Liegen oder Sitzen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich zu sehen, ist aber natürlich nicht in ihrem Anteil gegen die Einatmungsphase zwischen den Nachstoßern abzugrenzen. Während der Vorstoßer ist auch das Maul noch mehr geschlossen als während der Artikulation der Nachstoßer, die oberen Caninen sind in ihrer vollen Länge durch die Oberlippe bedeckt. Da Vorstoßer nicht als eigenständige Rufform außerhalb der strukturierten Rufreihe vorkommen — auch hier sind sie wohl als „Nebenprodukt“ der intensiven expirativen Lautgebung und der sehr schnellen Abfolge der Einzelrufe anzusehen —, kommt ihnen sicherlich keine eigenständige Funktion zu; diese und ihre Auslösung sind nur im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der strukturierten Rufreihe gegeben.

Die Intensität dieser Rufform ist sehr gering, ein interner rhythmischer Impulswechsel ist bei reduzierter Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät in den relativ intensiveren Formen zu erkennen. Die Auswertung besonders der Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer ist weitgehend dadurch beeinträchtigt, daß sie im Verlauf der strukturierten Rufserie neben den wesentlich intensiveren Nachstoßern

aufgezeichnet wurden, und deren Intensität entsprach die Aussteuerung des Aufnahmeapparates.

Im Lautspektrogramm sind Frequenzanteile zwischen 0,15—3,5 kHz in diskontinuierlicher Verteilung nachweisbar, im wesentlichen um 0,5, 1,0, 2,0 und 3,0 kHz. Aus den erwähnten Gründen sind die meisten Vorstoßer im lautspektrographischen Bild in ihrem Frequenzaufbau auf den Bereich unterhalb 1 kHz beschränkt. Das Intensitätsmaximum in dieser Lautform ist um 0,3 kHz erreicht, eine regelmäßige Lücke im Frequenzaufbau findet sich um 1,5 kHz. In ihrem Zeitverlauf scheinen die Vorstoßer von ziemlich gleichbleibender Frequenzzusammensetzung, auch wenn dieses Merkmal aus den angeführten Gründen im Lautspektrogramm kaum festzustellen ist. Sie sind kürzer als 0,1 sec, teilweise sogar unter 0,05 sec. Im vollrhythmischen Teil einer Rufreihe können innerhalb von 2 sec bis zu 7 Vorstoßer mit einer Pausendauer von 0,2 bis 0,3 sec zwischen den Einzelrufen ausgebildet sein; es ist jedoch selten, daß so viele Vorstoßer hintereinander in Folge im Verlauf einer Rufreihe vorkommen. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist rein spektral.

#### 2.5.6 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 94—99, 103, 104)

Die strukturierte Rufreihe des Jaguars, häufig auch wegen ihrer klanglichen Ähnlichkeit mit dem Geräusch einer in nur einer Richtung durch Holz geführten Säge als Sägereihe bezeichnet (RESCHKE 1960), ist eine auffällige Lautäußerung, die sich neben ihrer meist hohen Intensität besonders durch die sehr schnelle rhythmische Abfolge der Einzelrufe auszeichnet. Die Rufreihe setzt sich im wesentlichen aus den rauhklingenden Nachstoßern zusammen, ihre Anzahl ist unterschiedlich. Als einleitender Ruf ist manchmal auch ein Hauptruf mit Nachstoßelement strukturell in den Ablauf der Rufreihe integriert. Die Rufreihe ist als einheitliches Lautgebilde („Gestalt“) anzusehen, sie zeigt bei aller Varianz doch stets einen arttypischen Aufbau hinsichtlich der beteiligten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf. Die strukturierte Rufreihe des Jaguars ist eine eintrophige heterotype Langfolge (TEMBROCK 1960 b), besteht sie nur aus Nachstoßern, ist sie homotyp.

Als Rufformen innerhalb einer Rufreihe können grundsätzlich auftreten: als einleitender Ruf ein Hauptruf mit Nachstoßelement, dieser fehlt auch relativ oft; als eigentliche Bestandteile des Rufreihenaufbaus Nachstoßer; bisweilen an ihrem Ende separate Nachstoßer; recht selten in ihrem intensiven Teil Vorstoßer. Vor einer strukturierten Rufserie rufen Jaguare häufig auch Mauzer, Hauptrufe oder Hauptrufe mit Nachstoßelement und selten einige einzelne, schwache Nachstoßer in arhythmischer und unregelmäßiger Abfolge. Diese Lautfolge weist keine Gliederung hinsichtlich der sie zusammensetzenden Rufformen, ihrer Dauer und relativen Intensität auf, all diese Rufe sind strukturell nicht in die gegliederte Rufreihe integriert. Die Anzahl der Nachstoßer innerhalb einer strukturierten Rufreihe ist intraspezifisch sehr variabel, für dasselbe Individuum schwankt ihre Zahl jedoch nur in einem relativ engeren Bereich. In nicht voll intensiver Ausprägung treten allerdings bei allen Individuen auch Rufreihen mit geringer Einzelrufzahl und stark abweichender Zusammensetzung auf.

Im vorliegenden Tonbandmaterial setzen sich die strukturierten Rufreihen eines Männchens A aus 65—90, eines Männchens Z aus 25—45, eines weiteren Männchens J aus 40—65 und die eines Weibchens M aus 18—30 Nachstoßern zusammen. Ob Weibchen durchweg Serien aus weniger Einzelrufen bilden als die Männchen, ist auf

der Grundlage des vorhandenen Materials nicht zu entscheiden. Bei allen vier Individuen sind auch Serien vorhanden, die nur wenige Nachstoßer enthalten, diese sind jedoch nur von geringer Intensität und nicht voll rhythmisch gereiht.

Die einzelnen Jaguare äußern die strukturierte Rufserie mit sehr unterschiedlicher Häufigkeit, allgemein hört man sie aber nicht oft. Regelmäßig kann man sie bei rolligen Weibchen beobachten, die ohne Kater gehalten werden; während der Hitzeperiode äußern sie diese Lautform dann häufig und anhaltend. Männchen und Weibchen äußern die strukturierte Rufreihe bisweilen auch nach der Trennung vom vertrauten Partner. Nach den bisherigen Beobachtungen haben Männchen wahrscheinlich eine relativ höhere spontane Ruftrate als Weibchen.

Während der Artikulation der strukturierten Rufreihe verändern die Tiere ihre Körperhaltung meist nicht, nur im weniger intensiven Beginn und/oder Ende sind sie manchmal in Bewegung. Vornehmlich rufen sie im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander und gestrecktem Hals, der Kopf kann leicht gesenkt sein. Manchmal rufen die Tiere auch im Sitzen oder Liegen, dann ist der Kopf meist etwas angehoben. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist ganz deutlich, die Thorax- und besonders Bauchmuskulatur zieht sich ruckartig mit der Artikulation jedes Nachstoßers zusammen und entspannt sich wieder in der kurzen Pause zwischen den Einzelrufen. Die Maulöffnung verändert sich während des vollrhythmischen Teils der Rufreihe nicht oder nur geringfügig in den Pausen zwischen den einzelnen Nachstoßern; während der Lauterzeugung ist das Maul nur mittelweit geöffnet, meist bedecken die Oberlippen die oberen Caninen in ihrer vollen Länge. Zur Auslösung der Rufreihenartikulation geben die Beobachtungen an rolligen Weibchen eindeutige Hinweise, denn sie rufen nur dann, wenn während der Hitzeperiode kein männliches Tier anwesend ist. Sobald eines hinzugelassen wird, hören die Weibchen auf zu rufen, ist ein Männchen von Beginn des Östrus anwesend, so rufen die Weibchen gar nicht. Auch Tiere, die nach der Trennung vom vertrauten Partner rufen, hören damit auf, sobald sie mit diesem wieder zusammen sind. Hier war es in allen bisher beobachteten Fällen allerdings meist nur eines der Tiere, das rief, und nie antworteten andere Jaguare in signifikanter Weise regelmäßig auf die Rufreihe eines Artgenossen mit der gleichen Lautäußerung. Die Funktion der Rufreihe ist damit wohl darin zu sehen, den Zusammenhalt zwischen vertrauten Tieren über eine größere Distanz aufrechtzuerhalten, ebenso können Männchen mit Hilfe dieser Lautäußerung rufende, rollige Weibchen lokalisieren. Wieweit die strukturierte Rufreihe auch eine Rolle im Territorialverhalten des Jaguars spielt, ist nicht zu entscheiden. Meines Wissens liegen dazu auch keine exakten Beobachtungen aus dem Freiland vor. Sicherlich ist es möglich, daß ein Tier, das ein anderes rufen hört, dann eine Begegnung mit diesem vermeidet.

Als einheitliche Rufform hat die Rufreihe des Jaguars mittlere bis vorherrschend große Intensität, Schwankungen der Lautstärke treten allerdings in geringfügigem Maße in ihrem Verlauf auf. Die Nachstoßerserie ist in typischer Weise von fast gleichbleibender Intensität, erst in den letzten Rufen fällt sie allmählich in ihrer Lautstärke ab. Die Nachstoßer am Beginn einer strukturierten Rufreihe können laut oder auch leise sein. Ist als einleitender Ruf ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet, so ist dieser vorwiegend von hoher Intensität, die anschließenden Nachstoßer können in ihrer Lautstärke dagegen wieder etwas abfallen, oft sind sie aber auch noch lauter als der Anfangsruf.

In einer strukturierten Rufserie aus 61 Nachstoßern fallen z. B. erst die letzten

vier deutlich in ihrer Lautstärke gegenüber den vorhergehenden ab, die Rufreihe des Jaguars kann jedoch auch in erheblich mehr Rufen leiser werdend ausklingen. Mit der Intensitätsabnahme geht die Dehnung der Pausen zwischen den Einzelrufen einher, der Rufreihenrhythmus löst sich auf. Geringfügige Intensitätsunterschiede zwischen den einzelnen Nachstoßern können auch im voll rhythmischen Abschnitt der strukturierten Rufreihe immer einmal vorkommen; ebenso kann eine Rufreihe nach einer Phase, in der die Nachstoßer leiser werden und die Pausen zwischen ihnen größer, mit wieder gesteigerter Lautstärke und schnellerer Abfolge der Einzelrufe fortgesetzt werden. Kennzeichnend arttypisch für den Jaguar ist jedoch insgesamt die weitgehend gleichbleibende, hohe Intensität der Nachstoßer über den größten Teil des Verlaufs der strukturierten Rufreihe. Die Dauer der Rufreihen schwankt bei intensiver Ausbildung im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 12—40 sec, die Mehrzahl dauert 15—30 sec. Die Rufreihendauer ist von der Anzahl der Einzelrufe, ihrer Dauer und der Geschwindigkeit ihrer Abfolge abhängig.

Kennzeichnend für ein Individuum ist nach den bisherigen Auswertungen wahrscheinlich zumindest die durchschnittliche Anzahl der Nachstoßer in seinen intensiven strukturierten Rufreihen, eventuell auch weitere Merkmale in deren Aufbau.

Individualtypische Unterschiede in der Frequenzzusammensetzung einer Lautform und/oder unterschiedliche relative Intensitätsverteilung innerhalb ihres Frequenzspektrums sind wahrscheinlich bei allen Arten dieser Untersuchung vorhanden, lassen sich aber mit den gewählten Auswertungsmethoden nicht gesichert bestimmen.

Die Dauer der Einzelrufe (Nachstoßer) im Verlauf der strukturierten Rufreihe bleibt ziemlich einheitlich gleich (0,2—0,3 sec), nur gegen ihr Ende kommen gedehnte Formen vor. Die Pausen zwischen den Einzelrufen sind im voll rhythmischen Abschnitt der Rufreihe, also nahezu über ihre gesamte Länge, auch weitgehend gleich um 0,1 sec, nur zum Ende hin werden sie länger. Ein Weibchen M zeigt insgesamt längere Dauer ihrer Nachstoßer und der Pausen zwischen ihnen, es war zum Zeitpunkt der Tonbandaufzeichnungen älter als 15 Jahre. Nach Beobachtungen an Tieren in noch höherem Alter ist es wahrscheinlich, daß sich bei sehr alten Individuen die Geschwindigkeit der Abfolge der Einzelrufe reduziert, begleitet von einer Reduktion der Anzahl der Nachstoßer und ihrer Dehnung. Diese Entwicklung kann schließlich zu einem fortschreitenden Zerfall der strukturierten Rufreihe führen, bis die Tiere nur noch wenige Nachstoßer geringer Intensität in Ansätzen rhythmisch reihen. Zur genauen Klärung dieser Zusammenhänge muß noch weiteres Tonbandmaterial gesammelt werden.

Insgesamt ergibt die strukturierte Rufreihe des Jaguars mit den kurzen Einzelrufen und ihrer schnellen, weitgehend gleichbleibenden Abfolge das Bild eines sehr einheitlichen arttypischen Rhythmus.

#### 2.5.7 Prusten (s. Abb. 100—102)

Das Prusten ist ein schnaubender Laut geringer Intensität, es klingt weich, nasal blasend. Der Aufbau aus einzelnen, zusammenhängenden Lautstößen ist gut zu hören. Bisher wurde diese Lautäußerung vornehmlich von Junge führenden Weibchen vernommen, von einigen Individuen dann auch recht häufig, ansonsten ist das Prusten bei dieser Art nur selten zu beobachten. Männchen und Weibchen äußern diesen Laut manchmal nach der Trennung vom vertrauten Partner, meist zusammen mit Mauzern — bisweilen direkt an diese gekoppelt — in Lautfolgen. Ein Männchen

prustete mehrfach bei dem vergeblichen Versuch, ein rolliges, aber noch nicht paarungsbereites Weibchen zu begatten. Die Jaguare äußern diesen Laut in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht sichtbar. Das Maul bleibt dabei praktisch geschlossen, die Oberlippen werden jedoch leicht angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, wobei sich auch die Nasenflügel geringfügig erweitern. Es gelang im Verlauf dieser Untersuchung nicht, an einem Jaguar durch direkte Berührung zu überprüfen, in welchem Maße kehlige und nasale Anteile an der Bildung und Ausformung dieses Lautelements beteiligt sind. Nach dem Höreindruck zu schließen, überwiegt das nasale Element. Wenn die Tiere dicht vor einem massiven Gegenstand prusten, kann man den nasalen Luftstrom deutlich wahrnehmen. Manchmal prusten weibliche Tiere mit Jungen spontan, mit großer Regelmäßigkeit läßt sich dieser Laut dann auslösen, wenn man die Jungtiere abtrennt und sie rufen. Meist prusten die Weibchen auch, wenn sie sich ihren Jungen nähern, besonders, wenn dies schnell und plötzlich erfolgt. Nach allen vorliegenden Beobachtungen ist anzunehmen, daß das Prusten die Funktion eines Lock- und Beschwichtigungslautes hat. Im Verband des Muttertieres mit den Jungen sind wohl beide Bedeutungen von Gewicht, während zwischen adulten Tieren die Beschwichtigungsfunktion vorherrschen dürfte.

Die Intensität des Prustens ist gering bis sehr gering, trotzdem ist der interne rhythmische Intensitätswechsel in seinem Verlauf meist gut zu hören. Die Zahl der Einzellautstöße beträgt 3—7, in der Mehrzahl der Laute sind es 4 oder 5. Die einzelnen Lautimpulse sind im Lautspektrogramm teilweise nicht deutlich voneinander abgesetzt, dadurch ist die Dauer der Phasen des Intensitätsabfalls zwischen den Einzellautstößen nicht meßbar. Diese selbst sind im Beginn des Lautes um 0,1 sec lang und können zu seinem Ende hin bis 0,15 sec werden; die Impulse der zweiten Lauthälfte sind die relativ intensiveren. In einigen aufgezeichneten Lauten ist im basalen Bereich unter 1 kHz pro höherfrequentem Puls je ein zeitlich geringfügig vorgesetzter weiterer Puls geringerer Intensität ausgebildet. Anhand des vorliegenden Materials und der Beobachtungen ist nicht zu entscheiden, ob alle Individuen Prustlaute mit und ohne basale Pulse ausbilden können oder ob erstere nur bei einzelnen Tieren auftreten.

Bei einem weiblichen Tier ist in mehreren Prustlauten der letzte Einzellautstoß durch einen deutlichen Intensitätsabfall nahezu völlig von den vorhergehenden abgelöst und folgt auf den vorhergehenden in einem erheblich weiteren Abstand als sonst innerhalb des Lautes zwischen den einzelnen Pulsen (s. Abb. 102). In einigen Prustlauten mit weitgehend abgelöstem letzten Puls ist auch schon die Abfolge von 2 oder 3 vor ihm liegenden Pulsen etwas gedehnt. Die Dauer des Prustens beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4—0,8 sec. Zwar äußern vor allen Dingen Weibchen mit Jungtieren diesen Laut manchmal auch homotyp gereiht — vorwiegend jedoch heterotyp mit Mauzern oder/und intensiveren Rufformen —, dabei bestehen aber zwischen den Einzellauten keine regelmäßigen Abstände.

Dieses Lautelement des Jaguars umfaßt Frequenzanteile von 0,2 — über 7 kHz, die ziemlich gleichmäßig auch im höheren Bereich verteilt sind, im unteren ist ihre Ausbildung in den Lauten mit nur schwachen oder ohne basale Pulse diskontinuierlich. Größere Amplitude erreichen Frequenzen zwischen 1,5—4,5 kHz, bei deutlicher Ausbildung basaler Pulse auch die unterhalb 1 kHz. Die Lage der intensivsten Anteile schwankt auch bei demselben Individuum im Bereich zwischen 2—4 kHz in einem oberen Puls der zweiten Lauthälfte, sie finden sich dort in Formen mit und



ohne basale Pulse. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung des Prustens nicht regelmäßig auf, in allen Lauten ist aber um 1,2 kHz ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen ausgebildet. Die Änderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Verlauf dieser Lautform ergibt sich aus dem rhythmischen internen Intensitätswechsel, die Phasen geringerer Amplitude zwischen den Einzelpulsen sind in ihren Anteilen etwas reduziert. In den Formen mit abgesetztem letzten Puls ist in dieser Phase wahrscheinlich kaum Lauterzeugung vorhanden. Im Beginn des Lautes setzen alle Frequenzanteile nahezu simultan ein und brechen am Lautende wohl ebenso wieder ab, dieses Merkmal ist jedoch durch den Halleffekt verdeckt. Die Frequenzverteilung im Prusten des Jaguars ist rein geräuschhaft spektral.

### 2.5.8 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Beide Geschlechter äußern spezifische Lautformen im Verlauf der Kopula, die Beobachtungen hierzu lassen aber im Augenblick bei den Weibchen noch keine genaue Aussage zu. Wahrscheinlich äußern sie im gesamten Verlauf der Paarung ein (in-) und expiratives weiches Grollen, das gegen Ende der Kopula zunehmenden Staccato-Charakter annimmt und beim Herumwerfen gegen das Männchen ganz in Lautformen wie Fauchen u. ä. umschlagen kann. Die Lautäußerung der Kater setzt wohl mit dem Moment der vollständigen Immissio Penis ein und endet mit dem Abspringen vom Weibchen. Sie ist ein unterschiedlich gedehnter Mauzlaut wechselnder Lautstärke, der meist gurgelnd und etwas abgehackt artikuliert klingt; bisweilen ist er auch in Einzellaute aufgelöst.

## 2.6 Leopard (*Panthera pardus*)

Es sind im wesentlichen die schon mehrfach erwähnten Untersuchungen, die auch zur Lautgebung des Leoparden Angaben enthalten (HEMMER 1966, LEYHAUSEN 1950, RESCHKE 1960, 1966, SCHALLER 1972, TEMBROCK 1962, 1965, 1970, ULMER 1966). Neben den nicht mit in diese Untersuchung einbezogenen Lautelementen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens sind als weitere Lautformen das Mauzen, das Brüllen und eine gegliederte Rufreihe aus zwei verschiedenen Einzerrufformen, häufig als Sägereihe, „rasping“, bezeichnet, beschrieben. Diese Lautgebungselemente ließen sich im Verlauf der eigenen Beobachtungen bestätigen. HEMMER (1966) erwähnt Prusten und RESCHKE (1960) Klopfen als Lautäußerung des Leoparden, beide sind in der Besprechung der einzelnen Lautformen dieser Art anschließend anders eingeordnet; dabei gehe ich auch auf die Beobachtungen und Deutungen dieser beiden Autoren ein. Bei erheblichen individuellen Unterschieden in der Lautgebungsaktivität sind Leoparden allgemein wenig ruffreudig. Ziemlich regelmäßig sind Lautäußerungen von Junge führenden und rolligen Weibchen zu vernehmen, bei letzteren allerdings nur, wenn während der Hitzeperiode kein Männchen anwesend ist. Ebenso ist die Paarung in beiden Geschlechtern von spezifischen Lautformen begleitet.

### 2.6.1 Mauzen (s. Abb. 105—108)

Mauzer sind Lautäußerungen durchweg geringer Intensität und sehr unterschiedlicher Klangartigkeit und Tonhöhe, dabei mit variablem internen Tonhöhenwechsel. Die meisten Mauzer sind kurze Laute, die Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Lautelement der Hauskatze ist besonders in den hellklingenden Formen angesichts

der Körpergröße des Leoparden verblüffend. Mauzlaute in ihrer großen Vielfalt sind die relativ häufigste Lautäußerung des Leoparden, insgesamt treten aber auch sie wegen der geringen Lautgebungsaktivität dieser Art nicht oft auf. Bisweilen äußern die Tiere Mauzer spontan, am ehesten Junge führende Weibchen. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Mauzer ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht festzustellen. Die Maulöffnung dabei ist ziemlich variabel; bei dunklen, wenig klangartigen Formen bleibt das Maul nahezu geschlossen. Bei hellen, eher tonalen Ausbildungen dieses Lautes ist das Maul meist auch kaum mehr als mittelweit geöffnet, die Oberlippe bedeckt die oberen Caninen weitgehend oder in ihrer ganzen Länge. Ziemlich sicher lassen sich Mauzlaute neben anderen Rufformen großer Intensität auslösen, wenn man die Partner eines vertrauten Paares, die Jungen vom Muttertier oder adulte, noch gemeinsam gehaltene Wurfgeschwister trennt. Meist ist es jedoch nur eines der Tiere, das ruft, und andere Artgenossen antworten kaum auf seine Lautäußerungen hin. Eine Funktion der Mauzer dürfte dennoch darin liegen, den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren, besonders wohl Weibchen mit Jungen, im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, in ihrem Zeitverlauf treten meist keine signifikanten Lautstärkenänderungen auf. Die Dauer dieser Laute beträgt zwischen 0,3—0,6 sec, sie sind also relativ kurz. Aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte Formen wurden bisher nicht beobachtet, kommen aber wahrscheinlich vor. In homotypen Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht, ebenso in heterotypen. Diese Lautform des Leoparden kann sich aus Frequenzen im Bereich von 0,2 bis 7 kHz zusammensetzen, die Anteile oberhalb 5 kHz sind aber meist nur schwach ausgebildet. Hier ist es allerdings auch möglich, daß diese aufgrund der geringen Intensität der Mauzer bei der Tonaufzeichnung nicht genügend erfaßbar sind, um sie bei der Analyse auf dem Lautspektrographen nachweisen zu können. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich von 0,5—3,4 kHz, die größten erreichen Anteile zwischen 0,4—0,9 kHz, besonders in den hellklingenden Formen sind dann aber auch noch zusätzlich Anteile bis hinauf zu 3 kHz kaum weniger intensiv. Die große Empfindlichkeit des menschlichen Ohres im Bereich oberhalb 1 kHz führt dazu, daß die Mauzlaute des Leoparden aufgrund ihrer unterschiedlichen relativen Intensitätsverteilung in diesen Frequenzen unserem Höreindruck so vielfältig erscheinen. Die Frequenzzusammensetzung ist in ihrem zeitlichen Ablauf weitgehend gleichbleibend, im Lautbeginn setzen alle am Aufbau beteiligten Frequenzen ziemlich gleichzeitig ein. Am Rufende sind diejenigen unterhalb 1 kHz bisweilen etwas gedehnt, alle höheren Anteile brechen aber auch fast simultan ab. Regelmäßige Lücken treten im Frequenzaufbau der Mauzer des Leoparden nicht auf, eventuelle Unterschiede in der Zusammensetzung der einzelnen Formen in Abhängigkeit von ihrer Tonhöhe müssen an weiterem Material geklärt werden. Die Frequenzverteilung ist unterschiedlich; neben nahezu rein klangartigen Ausbildungen des Mauzens kommen auch Formen überwiegend spektraler Zusammensetzung vor. In den hellen Formen (s. Abb. 105, 106) sind nur wenige Formanten am Rufaufbau beteiligt, in den tiefen (s. Abb. 107, 108) wesentlich mehr. Der Formantverlauf entspricht einem Bogen geringer Überhöhung, der zum Rufende hin in einem kurzen, fast geradlinigen Schenkel auslaufen kann. In den hellklingenden Mauzern weist der Rufbeginn in jeder Formante einen zusätzlichen kleinen Aufwärtsbogen auf. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist variabel, durchweg jedoch gering. Die höchsten Anteile

innerhalb einer Formante finden sich durchweg um die Lautmitte, die tiefsten vornehmlich am Lautende, seltener auch noch am Beginn des Mauzers. Der Tonhöhenwechsel zwischen diesen Stellen beträgt höchstens 5:4, ist meist aber wohl noch geringer. Die Basalformante ist mit überwiegend hoher Amplitude in unterschiedlicher Lage zwischen 0,2—0,7 kHz ausgebildet, teilweise ist sie auch spektral verwischt. Mit zunehmender Tonhöhe der Mauzer verlagert sich die Basalformante in den oberen Teil dieses Bereiches. Unterhalb der basalen Formante können noch Frequenzanteile geringerer Intensität und spektraler Verteilung vorhanden sein. Häufig sind innerhalb eines Lautes in unterschiedlicher Weise Nebenformanten geringer relativer Intensität ausgebildet, so daß sich dann ein variabler Formantquotient ergibt; fehlen Nebenformanten, so lautet er 1:2:3:4: . . . Die hellklingenden Mauzformen bestehen oft nur aus wenigen Formanten.

### 2.6.2 Hauptruf (s. Abb. 109—111)

Der Hauptruf stellt einen zu großer Lautstärke gesteigerten Mauzer dar, dessen ursprünglicher Lautcharakter sich dadurch allerdings erheblich verändern kann. Deutlich ist meist ein Tonhöhenabfall von der ersten zur zweiten Lauthälfte ausgebildet. Insgesamt sind die Hauptrufe von sehr unterschiedlicher Tonhöhe und Klangartigkeit, sie sind vorwiegend recht kurz. Intensive Lautäußerungen der Leoparden sind ziemlich selten zu hören, so auch Hauptrufe. Am ehesten beobachtet man sie noch bei Junge führenden Weibchen. Die Körperhaltung bei der Artikulation dieser Lautform ist nicht fixiert, die Tiere rufen auch im Gehen, jedoch kaum im Liegen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar. Die Maulöffnung während des Rufes ist variabel, in der ersten Lauthälfte aber immer weiter als in der zweiten. In hellklingenden, intensiven Hauptrufen sind im Rufbeginn die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar. Auslösen lassen sich diese Rufe, wenn man vertraute Tiere voneinander trennt oder ein Muttertier von seinem/n Jungen. Die Tiere äußern dann neben Hauptrufen noch weitere intensive Rufformen und auch das Mauzen. Eine Funktion des Hauptrufs ist damit wahrscheinlich die eines Kommunikationsmittels über größere Distanz, das den Zusammenhalt einer Gruppe von Individuen ermöglicht. Es wurde allerdings nie beobachtet, daß Leoparden auf die Hauptrufe eines vertrauten Artgenossen in signifikanter Weise mit der gleichen Lautäußerung antworteten.

Diese Rufform ist vornehmlich von mittlerer bis hoher Intensität, sie bildet mit den leiseren Mauzern ein Lautkontinuum mit fließendem Übergang. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Ablauf des Rufes ist weitgehend gleichmäßig. Er ist ein relativ kurzes Lautelement mit einer Dauer zwischen 0,4—1,1 sec, aus mehreren Einzellaute gekoppelte Formen wurden bisher nicht beobachtet. In homotypen und heterotypen Lautfolgen sind Hauptrufe arhythmisch gereiht.

Sie setzen sich aus Frequenzanteilen im Bereich zwischen 0,2—7 kHz zusammen, die meisten enthalten jedoch nur vereinzelt Anteile oberhalb 5 kHz, auch die hellklingenden Formen. In allen Rufen erreichen die Frequenzen zwischen 0,4—3 kHz große Amplitude, dabei liegt das Hauptgewicht immer unterhalb 1 kHz. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung findet sich durchweg um 0,7 kHz.

Die vorliegenden Hauptrufe weisen keine durchgehenden Lücken in ihrem Ablauf auf, teilweise zeigen jedoch die Anteile um 1,5 kHz einen deutlichen Intensitätsabfall gegenüber den benachbarten. Im zeitlichen Verlauf ist die Frequenzzusammen-

setzung der Hauptrufe ziemlich gleichbleibend, meist setzen die Frequenzen im Beginn des Lautes über den ganzen Bereich fast simultan ein, im Ende sind die Anteile unter 1 kHz etwas gedehnt. Dieses Merkmal ist jedoch in den Lautspektrogrammen durch den Halleffekt verstärkt. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend spektral und läßt nur im intensiven Basalbereich teilweise noch einzelne Formanten in ihrem Verlauf erkennen, auch diese sind breit spektral verwischt. Damit sind weitere Auswertungen zum Formantenaufbau nicht exakt möglich. Der deutlich hörbare Tonhöhenunterschied im Verlauf der Hauptrufe kommt mit dadurch zustande, daß im Beginn basale Anteile von relativ geringerer Amplitude als in der zweiten Lauthälfte sind.

### 2.6.3 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 112, 113, 118)

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine halblaute bis laute Rufform mit deutlichem Unterschied zwischen einer heller klingenden ersten Hälfte und einem tiefer klingenden, rau geräuschhaften zweiten Teil, in dem meist ein rhythmischer Intensitätswechsel wahrnehmbar ist. Diese Rufe sind durchweg kurz und von unterschiedlicher Tonhöhe und Geräuschhaftigkeit. Sie sind von Männchen und Weibchen ziemlich selten zu hören. Manchmal sind einige in Lautfolgen, meist zusammen mit Mauzern und Hauptrufen, unregelmäßig und arhythmisch gereiht. Selten ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement auch als einleitendes Element strukturell in die gegliederte Ruffreihe des Leoparden integriert.

Die Tiere äußern diese Rufform vorzugsweise im Stehen, seltener in Bewegung oder im Sitzen, liegende Leoparden rufen kaum intensive Lautformen. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich sichtbar in den lauten Rufen, die Maulöffnung dabei ist variabel, im ersten Rufteil aber immer weiter als in der tiefer klingenden, eher geräuschhaften zweiten Lauthälfte. Die Oberlippe ist wohl auch in den relativ hellen und intensiven Rufen im Beginn des Lautes nicht so weit hochgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind.

Hauptrufe mit Nachstoßelement lassen sich mit einiger Sicherheit auslösen — oft treten sie dann zusammen mit Mauzern, Hauptrufen oder auch der strukturierten Ruffreihe auf —, wenn man miteinander vertraute Tiere trennt oder Weibchen für einige Zeit von ihren Jungen absperrt. Manche Tiere rufen bisweilen auch wenige dieser Laute spontan. Der Hauptruf mit Nachstoßelement dürfte wohl die Funktion haben, den Zusammenhalt zwischen einer Gruppe von Tieren über größere Distanz hin aufrechtzuerhalten. Eine funktionale Trennung von dem ebenfalls intensiven Hauptruf ist sicher nicht gegeben.

Hauptrufe mit Nachstoßelement sind durchweg von mittlerer bis großer Lautstärke, leise Rufe können allerdings bisweilen auch Ansätze zur Ausbildung eines Nachstoßelements zeigen. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Rufverlauf ist insgesamt ziemlich gleichmäßig, die zweite Lauthälfte, das Nachstoßelement, weist jedoch einen internen rhythmischen Intensitätswechsel auf. Dieser ist strukturell im Lautspektrogramm andeutungsweise sichtbar (s. Abb. 113) und wird bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich. Diese Rufform ist relativ kurz, im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,5—0,9 sec; nach den bisherigen Beobachtungen sind weder die erste Ruffhälfte noch das Nachstoßelement stärker dehnbare. In den homotypen Lautfolgen und in heterotypen zusammen mit anderen Rufformen sind zwischen den Einzelnrufen keine regelmäßigen Abstände ausgebildet. Ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement das einleitende Element der geglied-

ten Rufreihe des Leoparden und damit strukturell in diese integriert, so wird er nicht wiederholt, sondern die Rufreihe setzt sich anschließend aus anderen Rufformen zusammen.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement kann Frequenzanteile zwischen 0,15 bis 7 kHz enthalten, die oberhalb 5 kHz sind aber nur schwach ausgebildet. Große Amplitude haben die Anteile zwischen 0,5 — 4 kHz mit einem Übergewicht derjenigen unterhalb 2 kHz, die größte Intensität erreichen die Frequenzen um 0,6 kHz, kaum weniger intensive finden sich um 1,5 kHz, manchmal auch noch höher. Vorherrschend ist das Intensitätsmaximum im Übergang zwischen der ersten Ruhhälfte und der zweiten, dem Nachstoßelement, ausgebildet. In der Frequenzzusammensetzung dieser Lautform des Leoparden lassen sich keine regelmäßigen Lücken feststellen, ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf zeigt einen größeren Anteil hoher Frequenzen im Nachstoßelement gegenüber der hellerklingenden ersten Lauthälfte. Die Frequenzverteilung im Hauptruf mit Nachstoßelement ist überwiegend bis nahezu rein geräuschhaft spektral, läßt jedoch meist erkennen, daß der Anfangsteil noch eher andeutungsweise einen Formantenaufbau besitzt als das Nachstoßelement. Der Formantverlauf zeigt eine Bogenform, deren nahezu waagrecht auslaufender Schenkel im Nachstoßelement breit spektral überlagert ist. Die einzelnen Formanten durchlaufen einen deutlichen Tonhöhenwechsel, der auch gut hörbar ist; er beträgt zwischen ihren höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten am Lautende — der Beginn liegt meist etwas höher — bis zu 2:1, in der Mehrzahl der Rufe jedoch weniger. Dieser Tonhöhenunterschied im Rufverlauf wird noch dadurch im Höreindruck verstärkt, daß die erste Ruhhälfte reichhaltiger an relativ intensiven Obertönen bis ungefähr 3 kHz als das Nachstoßelement ist. Es sind überwiegend nur wenige Formanten ausgebildet — im Bereich unterhalb 2 kHz 3. Die Basalformante ist von großer Intensität und liegt zwischen 0,25 bis 0,6 kHz mit wenig variabler Frequenzzusammensetzung, darunter sind noch weniger intensive Anteile spektraler Verteilung vorhanden. Der Formantquotient der drei Formanten hoher Amplitude beträgt 1:2:3.

#### 2.6.4 Nachstoßer (s. Abb. 113—119)

Diese Rufform bildet zusammen mit einer weiteren das wesentliche Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leoparden. Der Nachstoßer ist ein kurzer, rauh geräuschhafter Laut und ähnelt vom Höreindruck dem Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement. Ein interner rhythmischer Intensitätswechsel im Verlauf dieser Lautform ist deutlich zu hören. Meist sind Nachstoßer im Zusammenhang der gegliederten Rufreihe dieser Art ausgebildet, seltener auch einzeln oder zu wenigen in arhythmischer Folge im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement oder Hauptruf. In Anbetracht der relativ geringen Lautgebungsaktivität des Leoparden sind sie nicht häufig. Als Elemente der Rufreihe sind sie jedoch regelmäßig bei rolligen Weibchen zu beobachten, wenn diese während der Hitzeperiode ohne Männchen sind. Die Tiere rufen die schwachen Nachstoßer außerhalb des Zusammenhangs der Rufreihe in beliebiger Körperhaltung, auch in der Bewegung, allerdings kaum im Liegen, während der Rufreihenartikulation ist die Körperhaltung dagegen weitgehend fixiert. Die Tiere erzeugen die Nachstoßer dann überwiegend im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, der Hals ist gestreckt und der Kopf leicht gesenkt. Die Nachstoßer werden expirativ gebildet, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung im Zusammenhang der Rufreihe ist deut-

lich sichtbar. Das Maul ist dabei nur gering geöffnet, die oberen Caninen sind durch die Oberlippen bedeckt. Auslösung und Funktion der Nachstoßer sind in ihrer Ausprägung im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe zu sehen und werden dort besprochen.

Die Nachstoßer im vollrhythmischen Teil der Rufreihe sind von mittlerer bis großer Intensität, in ihrem Anfang und am Ende kommen auch leise Formen vor. Die einzelnen Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf oder Hauptruf mit Nachstoßelement sind vorwiegend von geringer Intensität. Beide Ausbildungen dieses Lautes sind in der folgenden Auswertung getrennt aufgeführt, soweit sie sich in dem jeweiligen Merkmal unterscheiden.

In den separaten Nachstoßern ist der interne rhythmische Intensitätswechsel auch im Lautspektrogramm deutlich ausgebildet (s. Abb. 116, 118), die Zahl der Einzellautstöße beträgt je nach Dehnung zwischen ungefähr 10—25. Diese sind um 0,02 sec lang, die Phasen des Intensitätsabfalls dauern am Lautbeginn ca. 0,01 sec, am Ende um 0,02 sec. Das gleiche Merkmal ist in den intensiven Nachstoßern in der Rufreihe oft nur angedeutet (s. Abb. 115), ist jedoch gut zu hören und wird bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr auffällig. Hier beträgt die Anzahl der Einzellautstöße ca. 10—12. Die Länge der Nachstoßer ist im vollrhythmischen Abschnitt der Rufreihe weitgehend konstant; gedehnte Formen können am Ende der Rufreihe auftreten, separate Nachstoßer sind häufiger ebenfalls gedehnt (s. Abb. 118). Diese dauern dann bis zu 0,9 sec mit auch größeren Abständen der Einzellautstöße, die Nachstoßer innerhalb einer Rufreihe dauern zwischen 0,3 bis 0,4 sec. Im vollrhythmischen Teil der Rufreihe folgen die Nachstoßer in regelmäßigen Abständen aufeinander, innerhalb von 2 sec 2—3 Rufe, höchstens 4, die Pausen zwischen den Lauten sind dabei zwischen 0,3—0,5 sec lang. Hierbei bleibt jedoch zu bedenken, daß normalerweise zwischen jeweils zwei Nachstoßern innerhalb der Rufreihe noch eine weitere Rufform ausgebildet ist. Am Aufbau der intensiven Nachstoßer innerhalb der strukturierten Ruffolge sind Frequenzen im Bereich von 0,15 — über 7 kHz beteiligt, die Anteile oberhalb 4 kHz dabei teilweise nur schwach. Frequenzen großer Amplitude finden sich im wesentlichen unterhalb 4 kHz, in einigen Rufen allerdings auch bis 6 kHz. Die höchste Intensität erreichen die Frequenzen unterhalb 1 kHz, hier aber in wechselnder Lage bei 0,25 oder 0,85 kHz, kaum weniger intensiv sind Anteile zwischen 2 und 3 kHz. In den einzelnen Nachstoßern im Anschluß an einen Hauptruf oder Hauptruf mit Nachstoßelement lassen sich — im oberen Bereich in der Analyse durch ihre relativ geringe Intensität beeinträchtigt — Frequenzanteile zwischen 0,15 bis etwa 6 kHz nachweisen, die großer Amplitude finden sich unterhalb 3 kHz, im wesentlichen unterhalb 1 kHz, wo das Intensitätsmaximum meist im Bereich unter 0,5 kHz liegt. In beiden Ausbildungsformen des Nachstoßers besteht um 1,4 kHz eine weitgehende Lücke in der Frequenzzusammensetzung, in ihrem zeitlichen Verlauf ist ihr Frequenzaufbau ziemlich gleichbleibend mit fast simultanem Einsetzen aller Anteile im Beginn des Lautes und ebensolchem Abbrechen an seinem Ende. In den intensiven Nachstoßern im Zusammenhang der strukturierten Rufreihen ist die Frequenzverteilung ganz überwiegend spektral, in manchen ist basal der Bogenverlauf einzelner Formanten noch zu erkennen, diese sind aber auch spektral breit verwischt. Aus diesem Grund ist auch der geringe Tonhöhenunterschied in ihrem Verlauf nicht meßbar. Die Basalformante ist von großer Amplitude und im Bereich zwischen 0,2—0,35 kHz mit variabler Zusammensetzung ausgebildet, darunter sind noch weniger intensive Fre-

quenzen spektraler Verteilung vorhanden. Unterhalb von 1 kHz sind meist nur 2 Formanten in ihrem Verlauf zu erkennen, der Formantquotient beträgt 1:2. Die einzelnen Nachstoßer außerhalb einer Rufreihe sind rein spektral in ihrer Frequenzverteilung.

#### 2.6.5 Vorstoßer (s. Abb. 114, 115, 117)

Diese meist wenig intensive Rufform stellt neben den vorher behandelten Nachstoßern das zweite Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leoparden dar. Vorstoßer sind kurze Laute rauh geräuschhaften Charakters, sie werden inspirativ erzeugt. Ein rhythmischer interner Intensitätswechsel in ihrem Verlauf ist in den relativ intensiveren Formen deutlich zu hören. In der gegliederten Ruffolge des Leoparden entsteht der Höreindruck, daß die Tiere vor der Artikulation der lautstärkeren Nachstoßer lauthaft im Vorstoßer einatmen. Diese Rufform wurde bisher nur im Zusammenhang der Rufreihe beobachtet, besonders an ihrem Beginn und gegen ihr Ende kann sie häufig auch fehlen. Zudem zeigen die einzelnen Individuen einen recht unterschiedlichen Grad der Ausbildung dieses Lautelements in ihren Rufreihen. Da die Tiere diese nicht oft äußern, treten damit auch die Vorstoßer nur bisweilen auf. Regelmäßig hört man sie nur von rolligen Weibchen, wenn diese während der Hitzeperiode ohne Männchen gehalten werden. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Vorstoßer entspricht der vorherrschenden während der Rufreihe — die Tiere rufen meist im Stehen mit den Vorder- und Hinterbeinen jeweils zusammen, gestrecktem Hals und leicht gesenktem Kopf, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich. Hier ist natürlich nicht zwischen dem Anteil der Entspannung der Muskulatur zwischen den expirativen Nachstoßern und dem Anteil der aktiven Muskelarbeit zur Artikulation der inspirativen Vorstoßer zu trennen. Die Maulöffnung verändert sich während des Vorstoßers gegenüber der bei den Nachstoßern nur wenig. Das Maul ist noch etwas mehr geschlossen, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen in ihrer vollen Länge. Auslösung und Funktion der Vorstoßer sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der strukturierten Rufreihe des Leoparden zu sehen und werden dort behandelt.

Die Intensität der Vorstoßer ist gering bis mittel und schwankt im Verlauf der Rufreihe. Der rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf des Lautes ist meist im Lautspektrogramm in den relativ lauterer Formen deutlich (s. Abb. 115). Die ausgewerteten Laute setzen sich aus zwischen 3 bis über 10 Einzellaustößen von 0,015 bis 0,02 sec Dauer zusammen, die letzten Impulse vor dem anschließenden Nachstoßer sind die intensivsten. Die dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude sind zwischen 0,02—0,03 sec lang. Die Dauer der Vorstoßer schwankt mit ihrer unterschiedlichen Intensität im Verlauf der Rufreihe und bei den einzelnen Individuen zwischen 0,08 und 0,5 sec. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß die schwachen Formen aus aufnahmetechnischen Gründen nicht voll erfassbar sind. Im vollrhythmischen Teil der Rufreihe werden die Vorstoßer in regelmäßigen Abständen wiederholt, innerhalb von 2 sec rufen die Tiere 2—3, höchstens 4, dieser Rufe; die Pausen zwischen den einzelnen Lauten betragen 0,4—0,5 sec, innerhalb dieses Zeitraums ist je ein Nachstoßer ausgebildet, beide Rufformen alternieren in rhythmischer Abfolge. Der Frequenzbereich der Vorstoßer kann Anteile von 0,15 bis über 7 kHz umfassen. Aus den angeführten Zusammenhängen bei der Aufzeichnung leiser Lautelemente in einer Folge wesentlich intensiverer sind im Lautspektrogramm meist nur Frequenzanteile unterhalb 3 kHz nachweisbar, oft noch mehr auf den basalen

Bereich beschränkt. Große Amplitude haben die Anteile unterhalb 1 kHz, hier erreichen die Vorstoßer auch um 0,25 und kaum schwächer um 0,85 kHz ihr Intensitätsmaximum. Eine regelmäßige Lücke in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform findet sich um 1,4 kHz, im Rufverlauf ist der Frequenzaufbau nahezu gleichbleibend mit fast simultanem Einsetzen der Anteile im Beginn des Lautes und ähnlichem Abbrechen an seinem Ende. Die Frequenzverteilung im Vorstoßer ist überwiegend geräuschhaft spektral, läßt jedoch teilweise im basalen Bereich wenige Formanten mit flachem Bogenverlauf erkennen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist nicht meßbar gering, alle Formanten sind zudem breit spektral verwischt. Die Basalformante ist um 0,25 kHz ausgebildet und hat die relativ höchste Amplitude, meist ist nur noch eine weitere vorhanden, der Formantquotient beträgt 1:2. Unterhalb der Basalformante sind noch weitere Anteile geringerer Intensität und spektraler Verteilung vorhanden.

#### 2.6.6 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 114, 115, 117, 119, 123—125)

Auch die Rufreihe des Leoparden wird häufig als Sägereihe bezeichnet, auf den entscheidenden Unterschied im Höreindruck und Aufbau zu der mit dem gleichen Terminus bedachten Rufreihe des Jaguars weist RESCHKE (1960) hin. Der Leopard erzeugt innerhalb seiner Rufreihe meist während der Ein- und Ausatmungsphase je einen Laut, so daß sie klanglich an eine durch Holz hin und her gezogene Säge erinnert. Beim Jaguar dagegen entsteht der Eindruck einer nur in einer Richtung durch Holz geführten Säge, denn dieser erzeugt normalerweise nur in der Ausatmungsphase einen Laut. Die Rufreihe des Leoparden enthält nicht viele Einzelrufe und ist relativ kurz, ihr Rhythmus erscheint wegen der Lautgebung in beiden Phasen der Atmung schnell, ihr Klang ist entsprechend dem Lautcharakter der sie zusammensetzenden Rufformen rauh geräuschhaft. Sie baut sich im wesentlichen aus den inspirativen Vor- und den expirativen Nachstoßern in alternierender Abfolge auf, je ein Vor- und Nachstoßer bilden eine „Lauteinheit“. Bisweilen ist als einleitender Ruf ein Hauptruf mit Nachstoßelement strukturell in die Rufreihe integriert. Die Rufreihe stellt ein zusammenhängendes Lautgebilde („Gestalt“) dar, das bei aller Variation durch seinen arttypischen Aufbau hinsichtlich der beteiligten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausendauern in seinem Ablauf gekennzeichnet ist. Die strukturierte Rufreihe des Leoparden ist eine einstrophige heterotype Langfolge (TEMBROCK 1960 b). Vor einer Rufreihe artikulieren die Tiere manchmal Mauzer, Hauptrufe, Hauptrufe mit Nachstoßelement und selten auch separate Nachstoßer in arhythmischer Folge. Diese Rufe sind strukturell nicht in die Rufreihe integriert, und die Lautfolgen haben ebenfalls keinen regelmäßigen Aufbau.

Innerhalb der gegliederten Rufreihe können als wesentliche Bauelemente die Vor- und Nachstoßer und als einleitender Ruf der Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet sein, letztere fehlen jedoch häufig. Auch die Vorstoßer können am Anfang und Ende der Rufreihe fehlen, so daß sie sich in diesen Abschnitten dann nur aus Nachstoßern zusammensetzt. Selten fehlen auch im vollrhythmischen Teil der Rufreihe einzelne Vorstoßer. Kurze Rufreihen geringer Intensität können nur aus Nachstoßern bestehen. Die Anzahl der Einzelrufe in einer Rufreihe ist variabel, nach den bisher vorliegenden Beobachtungen ist es andererseits aber wahrscheinlich, daß für dasselbe Individuum diese Anzahl in seinen intensiven Rufreihen recht konstant ist. Dies bedeutet nicht, daß nicht alle Tiere bisweilen Rufreihen ganz abwei-



chender Zusammensetzung rufen können. Voll ausgebildete Rufreihen bestehen aus ca. 15—40 Rufen, wenn man Vor- und Nachstoßer als separate Einzellaute betrachtet, wertet man sie als zusammenhängende Lauteinheit, so bedeutet dies ungefähr 9—20 Rufe pro Rufreihe, dabei ist zu berücksichtigen, daß bisweilen einzelne Vorstoßer fehlen. Nach dem vorliegenden Tonbandmaterial setzt sich die Rufreihe des Leoparden durchschnittlich aus 12—17 dieser Lauteinheiten zusammen, also aus relativ wenig Lauten bei geringer Varianz. Allgemein sind Leoparden wenig rufreudig, und die Rufreihe ist in beiden Geschlechtern nicht häufig zu vernehmen, die Männchen rufen sie aber wohl eher bisweilen spontan. Weibchen äußern die Rufreihe regelmäßig und häufig, wenn sie rollig sind und kein Kater anwesend ist. Die Körperhaltung während der Artikulation der strukturierten Rufreihe ist ziemlich weitgehend fixiert, besonders in ihrem intensiven vollrhythmischen Teil. Die Tiere rufen im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, der Hals ist gestreckt, bei leicht nach unten gesenktem Kopf. Im Beginn und Ende der Rufreihe können die Tiere auch in Bewegung sein. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung in der Rufreihe ist deutlich mit Ein- und Ausatmungsphase während der Vor- bzw. Nachstoßerartikulation. Das Maul ist während der Rufserie nahezu unverändert nur mittelweit geöffnet, die Oberlippe bedeckt meist die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge. Ist als einleitender Ruf der Rufreihe ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet, so ist in dessen erster Lauthälfte das Maul weiter geöffnet, jedoch kaum so weit, daß die oberen Caninen voll sichtbar sind. Die Auslösung der Rufreihenartikulation bei rolligen weiblichen Tieren in Abwesenheit eines Männchens ist eindeutig, denn sowie im Verlauf der Hitzeperiode ein Kater mit dem Weibchen zusammengelassen wird, ruft dieses nicht mehr. Weibchen, die während der gesamten Dauer des Östrus mit einem Männchen zusammen sind, rufen nach den bisherigen Beobachtungen während dieser Zeit gar nicht. In keinem Fall antworteten Artgenossen auf die Rufreihe eines Leoparden mit der gleichen Lautäußerung in signifikanter Weise. Trennt man die Partner eines vertrauten Paares oder einer Gruppe voneinander, so beginnt häufig eines der Tiere zu rufen und hört damit wieder auf, sobald es wieder mit dem(n) anderen zusammen ist. Die Funktion der Rufreihe dürfte wohl darin liegen, den Zusammenhalt zwischen miteinander vertrauten Tieren über größere Distanz zu gewährleisten und durch Lokalisation des rufenden Tieres dessen Auffinden zu ermöglichen, wie im Falle der rolligen Weibchen. Ebenso ist es möglich, daß sich Tiere, die ihren Standort mit dieser lautstarken Rufreihe kundtun, ausweichen, was durch die Beobachtungen von EISENBERG and LOCKHART (1972, zit. n. EWER 1973) zum Territorialverhalten des Leoparden wahrscheinlich ist.

Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die strukturierte Rufreihe von ziemlich gleichbleibender mittlerer bis hoher Intensität, trotz teilweiser, individuell verschiedener Schwankungen der Lautstärke in ihrem Verlauf. Die Intensität der Vor- und Nachstoßer ist zu trennen, letztere sind die intensiveren Rufe und bestimmen damit die Lautstärke der Rufreihe. Die Vorstoßer haben häufig eine wesentlich geringere Amplitude oder fehlen stellenweise sogar ganz. Die einzelnen Individuen weisen deutliche Unterschiede im Intensitätsverhältnis dieser beiden Rufformen in ihren Rufreihen auf. Der manchmal als einleitender Ruf ausgebildete Hauptruf mit Nachstoßelement ist von mittlerer bis großer Lautstärke, darauf folgen ein oder wenige Nachstoßer meist geringer Amplitude, Vorstoßer fehlen dort häufig; ebenso ist der vorherrschende Intensitätsverlauf auch im Beginn von Rufreihen ohne

Hauptruf mit Nachstoßelement als einleitendem Ruf. Danach erreichen die Nachstoßer schnell relativ hohe Amplitude, die im weiteren rhythmischen Verlauf ziemlich gleich bleibt, erst die letzten Rufe fallen in ihrer Lautstärke wieder ab. Hier löst sich der Rhythmus der Rufreihe auf, und die Vorstoßer sind dort wieder von geringer Amplitude oder nicht ausgebildet. Im Mittelabschnitt der Rufreihe sind die Vorstoßer meist von ungefähr konstanter geringer bis mittlerer Intensität, sie kann aber auch hier noch variieren. Insgesamt scheint die absolute und damit auch relative Intensität der Vorstoßer im Vergleich mit dem jeweils dazugehörigen Nachstoßer bis kurz vor Ende der Rufreihe anzusteigen. Nach dem bisher gesammelten Tonbandmaterial erscheint es möglich, daß neben der wohl individualtypischen relativen Ausbildung der Vorstoßer auch ihre Intensitätsveränderung im Verlauf der strukturierten Rufreihe für ein Individuum kennzeichnend ist. Diese Zusammenhänge müssen jedoch anhand weiteren Materials noch überprüft werden. Die Länge der Rufreihen zeigt angesichts der Varianz der Anzahl der sie zusammensetzenden Rufelemente eine Schwankungsbreite von 7—18 sec, die Mehrzahl der aufgezeichneten Rufreihen ist nicht länger als 13 sec. Bestimmend für die Rufreihendauer ist neben der Anzahl der Einzelrufe die Geschwindigkeit ihrer Abfolge, der Rufreiherrhythmus, sowie wohl auch der Grad der Vorstoßerausbildung — alle Merkmale in wahrscheinlich individualkennzeichnender Ausprägung. So bestehen die intensiven Rufreihen eines Weibchens V durchschnittlich aus 17 Lauteinheiten (Vor- und Nachstoßer als ein Laut zusammengefaßt) und dauern bei schwacher Vorstoßerausbildung im Mittel 11,4 sec; die Rufreihen eines Männchens mit deutlicher Ausbildung der Vorstoßer umfassen durchschnittlich 16 Lauteinheiten und haben eine mittlere Dauer von 13,8 sec. Ein weiteres Weibchen Su mit deutlichen Vorstoßern bildet in ihren Rufreihen im Mittel 11 Lauteinheiten aus, diese Reihen sind durchschnittlich 9,6 sec lang. Von unterschiedlichen individualtypischen Anzahlen von Einzelrufen berichten auch EISENBERG and LOCKHART (1972, zit. n. EWER 1973). Die Einzelrurlängen sind im Rufreihenverlauf in arttypischer Weise weitgehend gleich, für die Nachstoßer mit 0,3—0,4 sec, die Varianz ist bei einem einzelnen Individuum im vollrhythmischen Abschnitt seiner Rufreihe meist noch geringer; an ihrem Ende treten auch gedehnte Nachstoßer auf. Die Länge der Vorstoßer schwankt mit ihrer im Verlauf der Rufreihe und bei den einzelnen Individuen unterschiedlichen relativen Intensität zwischen 0,08—0,5 sec, ist aber im vollintensiven rhythmischen Teil der Rufreihe für dasselbe Individuum ziemlich konstant, je nach der relativen Ausbildung zwischen ungefähr 0,2—0,3 sec. Die Länge der Pausen zwischen den einzelnen Nachstoßern ist für dasselbe Tier im vollrhythmischen Teil der Rufreihe weitgehend konstant, aber auch intraspezifisch im vorliegenden Tonbandmaterial nur im Bereich von 0,3—0,5 sec variabel, ähnlich wie für die Pausen zwischen den Vorstoßern. Der Abstand zwischen dem inspirativen Vorstoßer und dazugehörigem expirativen Nachstoßer ist bei voller Ausbildung sehr kurz, meist nur 0,01—0,02 sec, oft sind beide Artikulationsphasen auch ganz verschmolzen. Die Pause zwischen Nachstoßer und folgendem Vorstoßer ist wegen des unterschiedlichen Grades der relativen Ausbildung der Vorstoßer variabel, bei Tieren mit deutlicher Vorstoßerausprägung im vollrhythmischen Teil der Rufreihe jedoch meist unter 0,1 sec. Der Beginn und das Ende der Rufreihe haben eine ab- bzw. zunehmend gedehnte Abfolge der Einzelrufe. Das Rhythmusbild wird von den intensiveren Nachstoßern geprägt, erscheint jedoch bei im Verlauf der Rufreihe unterschiedlicher Ausbildung der Vorstoßer manchmal etwas unregelmäßig. Die Rufreihe des Leoparden ist also in

ihrem Rhythmus arttypisch und wahrscheinlich zusätzlich individualkennzeichnend (s. TEMBROCK 1965), indem die Rhythmusparameter eines Einzeltieres nur in einem gegenüber dem Artspielraum beschränkten Bereich variabel sind. Ein geschlechtsspezifischer Unterschied in der Rufreihenausbildung, wie ihn ULMER (1966) anführt, kann zum gegenwärtigen Stand der Untersuchung nicht bestätigt werden. Weitere Fragen im Hinblick auf vielleicht vorhandene charakteristische Unterschiede zwischen den Rufreihen einzelner Leoparden-Subspezies lassen sich nur auf der Grundlage eines sehr umfangreichen Tonbandmaterials klären, das es erlaubt, statistisch einwandfrei intraindividuelle, intersexuelle und intraspezifische Varianz (TEMBROCK 1965) gegeneinander abzugrenzen.

#### 2.6.7 Nieslaut (s. Abb. 120—122)

Der Nieslaut ist ein sehr kurzer Laut geringer Intensität von dumpfem Klang, meist folgen einige schnell nacheinander. Er erinnert vom Höreindruck an ein Niesen, einen explosiv hervorgebrachten Luftstoß, und ist rein geräuschhaft. Wahrscheinlich bezieht sich das „puffing“, das SCHALLER (1972) in einer tabellarischen Zusammenstellung als Lautäußerung des Leoparden aufführt, ebenfalls auf dieses Lautelement. Gleiches gilt für das „Klopfen“, wie RESCHKE (1960) es beschreibt; HEMMER (1966) erwähnt das Prusten auch für den Leoparden und sieht es neben eigenen Beobachtungen durch Angaben anderer Autoren bestätigt. Auch hier dürfte es sich um den Nieslaut handeln; eine strukturell als Prusten einzuordnende Lautäußerung des Leoparden ließ sich im Verlauf dieser Untersuchung nicht bestätigen. Allgemein ist der Nieslaut selten zu beobachten, einzelne mit dem Menschen vertraute Tiere äußern ihn jedoch relativ häufig; regelmäßig kann man ihn auch von Junge führenden Weibchen vernehmen. Die Tiere erzeugen den Nieslaut in beliebiger Körperhaltung, bei der Artikulation zieht sich die Rumpfmuskulatur kurz ruckartig zusammen. Das Maul bleibt geschlossen, die Oberlippen sind ganz leicht angehoben und weichen geringfügig unterhalb des Rhinariums auseinander, auch die Nasenlöcher erweitern sich etwas. Bis jetzt ließ sich nicht überprüfen, wie weit diese Lautform des Leoparden kehlig und/oder nasal erzeugt und ausgeformt ist. Ein explosiver Luftstoß durch die Nase ist sicherlich entscheidend beteiligt, denn erkältete Tiere werfen bei der Lautartikulation oft auch Nasenschleim mit aus.

Der Nieslaut eines Leoparden löst häufig die gleiche Lautäußerung bei Artgenossen aus, manche Tiere antworten auch auf eine Imitation des Lautes durch den Beobachter, dies jedoch recht selten. Weibchen mit Jungen äußern den Nieslaut oft spontan und fast immer bei Annäherung an die Jungen. Bisweilen beobachtet man diese Lautform bei miteinander spielenden Tieren und bei Männchen in der Paarungseinleitung. Leoparden geben ziemlich regelmäßig den Nieslaut von sich, wenn man miteinander vertraute Tiere nach einiger Zeit der Trennung wieder zusammenläßt. Dieses Lautelement hat nach den bisherigen Beobachtungen die Funktion eines Lock- und Beschwichtigungslautes.

Der Nieslaut ist von geringer Intensität, fällt jedoch als kurzer, explosiv hervorgestoßener Laut im Nahbereich auf. Die einzelnen Laute sind in sich von homogener Intensitätsverteilung, sie setzen gleich mit hoher Amplitude ein und brechen abrupt wieder ab. Sind mehrere Nieslaute (meist 2 oder 3) gereiht, so ist überwiegend der letzte Einzellaute der relativ intensivste. Die Nieslaute sind mit einer Dauer zwischen 0,08—0,14 sec sehr kurz, die Mehrzahl dauert um 0,1 sec. Sie sind bisweilen zusammen mit Mauzern oder anderen Rufformen heterotyp gereiht, in diesen Laut-

folgen bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Pausen. Homotype Nieslaut-Reihen sind ebenfalls arhythmisch gereiht. Die Abstände zwischen den einzelnen Nieslauten in „Lautgruppen“ von 2 oder 3 Einzellaute (möglich wohl bis zu ca. 10) betragen 0,12—0,5 sec, durchweg sind sie wahrscheinlich kürzer als 0,3 sec. RESCHKE (1960) beschreibt das „Klopfen“ des Leoparden als rhythmisch gereiht. Nach den bisher vorliegenden Lautanalysen läßt sich dies nicht bestätigen.

Der Nieslaut enthält Frequenzanteile zwischen 0,2 — über 7 kHz, die ziemlich gleichmäßig über den gesamten Bereich verteilt sind. Wo in einzelnen Lauten höhere Frequenzen im Lautspektrogramm fehlen, ist dies auf aufnahmetechnische Zusammenhänge und die relative Intensität des Lautes zurückzuführen. Anteile großer Amplitude finden sich vorwiegend von 2—5 kHz, bisweilen auch noch etwas tiefer und höher. Das Intensitätsmaximum ist mit geringfügig wechselnder Lage um 3 kHz ausgebildet. Die Frequenzzusammensetzung dieser Lautform des Leoparden weist keine regelmäßigen Lücken auf und ist in ihrem zeitlichen Verlauf gleichbleibend, im Beginn setzen alle Anteile simultan ein, am Lautenede brechen sie ebenso wieder ab. Die geringe Dehnung dort in den Lautspektrogrammen ist auf den Halleffekt zurückzuführen. Nieslaute sind in ihrer Frequenzverteilung rein geräuschhaft spektral.

#### 2.6.8 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Die Weibchen äußern bei der Begattung — meist auch schon davor — ein weiches in- und expiratives Grollen, das gegen Ende der Kopula zunehmend härteren Staccato-Charakter annimmt und beim Herumwerfen gegen das Männchen am Ende des Deckakts in Fauchen, Spucken u. ä. Lautformen umschlägt. Die Lautäußerung der Männchen beginnt wahrscheinlich im Augenblick der vollständigen Immissio Penis. Sie ist ein gedehnter, gurgelnder Mauzlaut mittlerer Intensität, der manchmal auch in Einzellaute aufgelöst sein kann; er bricht mit dem Ende der Paarung ab.

#### 2.7 L ö w e (*Panthera leo*)

Spezielle Untersuchungen unter Berücksichtigung der Lautformen dieser Art sind HEMMER (1966), LEYHAUSEN (1950), RESCHKE (1960, 1966), SCHALLER (1972), SCHENKEL (1966), TEMBROCK (1962), ULMER (1966); einige Beobachtungen enthalten auch Veröffentlichungen wie ADAMSON (1960) oder GUGGISBERG (1960). Als auffälligste Lautäußerung wird das Brüllen, die rhythmische Rufreihe des Löwen, beschrieben, weiterhin eine große Vielfalt von Mauzlauten. Mit Termini wie Grunzen, Brummen u. ä. bedachte Laute lassen sich nur schwer eigenen Beobachtungen definitiv zuordnen. HEMMER (1966) interpretiert einige Angaben anderer Autoren (u. a. STANĚK 1956) als Prusten des Löwen, SCHALLER (1972) nennt das „puffing“ als dem Prusten entsprechende Lautäußerung. Löwen sind allgemein, mit allerdings auch erheblichen individuellen Unterschieden, ruffreudig, die Männchen wohl noch etwas mehr als die Weibchen, die vorherrschende Lautäußerung ist die intensive Rufreihe. Meist rufen mehrere Tiere gleichzeitig im sogenannten Chorbrüllen, wenn auf die Rufreihe eines Tieres hin einige oder alle anderen einer Gruppe (eines Rudels) mit ihrer Rufreihe einfallen. Weitere Lautelemente des Löwen treten regelmäßig im Zusammenhang der Jungenaufzucht auf, ebenso ist die Paarung in beiden Geschlechtern von spezifischen Lautformen begleitet.

### 2.7.1 Mauzen (s. Abb. 126—130)

Löwen äußern eine große Vielfalt leiser bis halblauter Mauzer sehr unterschiedlicher Klangartigkeit, Tonhöhe und Dauer. Sie sind teilweise ungewöhnlich hell angesichts der Körpergröße der Tiere und besitzen einen deutlichen internen Tonhöhenwechsel, die meisten klingen jedoch dumpf („moaning“). Typisch für die Mauzlaute des Löwen ist, daß sie häufig zweisilbig oder ganz getrennt zweiteilig mit einem leisen Anlaut und intensiverem Hauptteil ausgebildet sind. Sie sind relativ häufig, mit großer Regelmäßigkeit beobachtet man sie bei Junge führenden Weibchen. Am Beginn einer strukturierten Rufreihe können wenige Mauzer als einleitende Rufe ausgebildet sein. Die Tiere äußern diese Lautform in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder kaum sichtbar. Auch das Maul bleibt dabei oft weitgehend geschlossen oder wird nur geringfügig geöffnet. Neben der häufigen Spontanartikulation der Mauzer bei weiblichen Tieren mit Jungen läßt sich diese Lautäußerung mit großer Sicherheit auslösen, wenn man die Jungtiere von der Mutter trennt. Rufen dann auch die Jungen, so antwortet die Mutter jeweils auf deren Rufe hin und gibt auch noch einige Mauzer ab, nachdem sie wieder mit ihren Jungen zusammen ist. Gleiches kann man beobachten, wenn man miteinander vertraute Tiere eines Paares oder einer größeren Gruppe trennt und nach einiger Zeit wieder zusammenläßt. Häufig ist es allerdings so, daß nur eines der Tiere mauzt, ohne daß andere mit der gleichen Lautäußerung antworten. Die Funktion der Mauzer dürfte wohl darin liegen, den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren im Nahbereich zu gewährleisten, besonders von Weibchen mit Jungen.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, die zeitliche Veränderung der Intensität im Rufverlauf ist in den zweisilbigen oder -teiligen Ausbildungen der Laute deutlich. Der kurze Anlaut ist vorwiegend weniger intensiv als der folgende Hauptteil des Mauzers, in den zweiteiligen Formen des Lautes können beide Komponenten bis zu 0,1 sec getrennt sein. Neben diesen Mauzformen kommen auch einteilige, zusammenhängende mit weitgehend gleichbleibender Lautstärke vor. Dieses Lautelement des Löwen ist unterschiedlich lang, es dauert zwischen 0,4—1,8 sec, der Anlaut zwischen 0,15 und 0,3 sec; (in den zweiteiligen Formen ist die Lautdauer aus beiden Komponenten einschließlich der Zwischenphase ohne Lauterzeugung addiert). Aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte Formen wurden beobachtet, konnten aber bisher nicht aufgezeichnet werden. In homotypen Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht. Sind sie am Anfang der strukturierten Rufreihe des Löwen ausgebildet (Anzahl: 1—3), so sind diese in deren Rhythmus integriert. Die Pause(n) zwischen den Mauzern ist (sind) in diesem Teil der Rufserie meist über 2 sec lang. Mit dem wechselnden Klangcharakter dieses Lautelements ist auch der Frequenzbereich, aus dem es sich zusammensetzt, sehr unterschiedlich. Tiefklingende sind in ihrem Aufbau weitgehend auf Anteile unterhalb 1 kHz beschränkt (s. Abb. 126), helle können Frequenzen bis 7 kHz enthalten (s. Abb. 129), auch in diesen sind jedoch die basalen Anteile vorherrschend. Der Anlaut enthält nur Frequenzen unterhalb 1 kHz. Alle Mauzer haben ihre tiefsten Frequenzanteile zwischen 0,2—0,3 kHz. Große Amplitude erreichen in allen Ausbildungen dieses Lautes diejenigen unter 1 kHz, in sehr hellen Formen teilweise auch hinauf bis zu 4 kHz, dies besonders in den zweisilbigen und -teiligen Mauzern im Beginn des zweiten Lautteils im Anschluß an den Anlaut (s. Abb. 129).

Auch hier überwiegen im Rufende die tiefen Frequenzen. Trotz ihrer großen klang-

lichen Verschiedenheit haben alle Mauzlaute ihr Intensitätsmaximum zwischen 0,3 bis 0,45 kHz — in den zweisilbigen bzw. -teiligen Formen vornehmlich am Anfang der intensiveren zweiten Lautkomponente. Regelmäßige Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung der Mauzer nicht auf, ihre zeitliche Änderung ist besonders in den zweiteiligen Ausbildungen deutlich. Nach dem leiseren Anlaut, der nur Anteile unterhalb 1 kHz enthält, setzt in den hellklingenden Formen der Hauptteil des Lautes mit einem deutlichen Intensitätssprung nahezu über den gesamten Frequenzbereich bis 7 kHz simultan ein. Im Rufende sind die tiefen Anteile unterhalb 1 kHz gedehnt, höhere fallen schnell nach Beginn des zweiten Lautteils sukzessive aus. In den wenigen Mauzern zweiteiligen Aufbaus, in denen Anlaut und Hauptteil von ungefähr gleicher Amplitude sind, ist die Frequenzzusammensetzung ebenso wie in den einteiligen Formen weitgehend gleichbleibend im zeitlichen Verlauf, diese Mauzer sind durchweg dunkel in ihrem Klang (s. Abb. 128). Die Frequenzverteilung in dieser Lautform des Löwen zeigt alle Übergänge zwischen nahezu rein klangerartigem bis zu vorherrschend spektralem Aufbau. In den zweigliedrigen Formen dieses Lautes ist der schwache Anlaut meist überwiegend klangerartig zusammengesetzt, der lautstärkere Hauptteil kann vor allen Dingen in seiner zweiten Hälfte Bereiche stark spektraler Überlagerung aufweisen. Die Formantform ist ein Bogen, der in einem unterschiedlich langen, fast geradlinigen Schenkel auslaufen kann; sind beide Lautkomponenten getrennt, so bildet der Anlaut den ansteigenden Schenkel aus. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante ist gering und beträgt zwischen ihren relativ höchsten Anteilen im Beginn der zweiten Lauthälfte bzw. -komponente und den tiefsten am Anfang und besonders am Ende des Mauzers maximal ca. 5:4, in der Mehrzahl der Laute weniger. Der deutlich hörbare Tonhöhenwechsel im Rufverlauf besonders in den hellen Mauzformen wird durch die wesentlich höhere relative Amplitude der oberen Frequenzen bis 4 kHz im Beginn des Hauptteils hervorgerufen, dies im Gegensatz zum Anlaut und zum wieder tiefen Lautende, die beide aus Anteilen im Bereich unterhalb 1 kHz zusammengesetzt sind. Die Basalformante findet sich mit wechselnder Lage zwischen 0,25—0,4 kHz, besonders in der zweiten Lauthälfte können spektrale Anteile auch noch darunter vorhanden sein. Die Basalformante ist durchweg intensiv, besonders in den zweigliedrigen Artikulationsformen mit sehr hellem Klang ist sie aber anfangs des intensiveren Hauptteils von nur geringer Amplitude, an seinem Ende aber wieder von hoher; es erfolgt also eine Intensitätsverlagerung zwischen einzelnen Formanten. Die Anzahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist wegen der wechselnden Ausbildung hoher Frequenzanteile sehr unterschiedlich — auch im Zeitverlauf desselben Lautes. Während in den hellklingenden im Bereich unterhalb 3 kHz bis zu 9 Formanten vorhanden sein können, setzen sich die tiefklingenden nur aus 3 oder 4 Formanten im wesentlichen unterhalb 1 kHz zusammen. Der Formantquotient beträgt je nach der unterschiedlichen Anzahl der Formanten 1:2:3:4:5: . . .

### 2.7.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 131—139)

Diese Rufform des Löwen ist vorwiegend halblaut bis sehr laut, allerdings kann auch in leisen Rufen ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Der Hauptruf mit Nachstoßelement läßt meist deutlich eine Gliederung in einen helleren, eher klangerartigen Anfangsteil und eine tieferklingende, überwiegend geräuschhafte zweite Ruhälfte mit internem rhythmischen Intensitätswechsel erkennen. Diese Rufform tritt hauptsächlich als Element der strukturierten Rufreihe des Löwen auf und ist damit ent-

sprechend häufig. Männchen und Weibchen äußern die Rufreihe mit einer hohen Spontanartikulationsrate. Selten sind Hauptrufe mit Nachstoßelement auch homotyp oder mit anderen Rufformen heterotyp arhythmisch zu Lautfolgen gereiht. In diesem Zusammenhang ist die Rufhaltung nicht stark fixiert, innerhalb der Rufreihe artikulieren die Löwen diese Rufform jedoch vorwiegend im Stehen mit jeweils Vorder- und Hinterbeinen nebeneinander, gestrecktem Hals und waagrecht oder leicht gesenkt gehaltenem Kopf, seltener rufen die Tiere im Liegen, Sitzen oder auch in Bewegung. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sehr deutlich, der gesamte Laut entsteht während der Ausatmungsphase, die stoßhafte Expiration erfolgt aber erst im Nachstoßelement. Das Maul ist nicht mehr als halbweit geöffnet, die oberen Caninen sind kaum oder gar nicht sichtbar, im Nachstoßelement ist das Maul noch etwas weiter zu. Bei dem stoßhaften Ausatmen im Nachstoßelement vibrieren die Backen. Hauptrufe mit Nachstoßelement lassen sich — meist zusammen mit Mauzern — auslösen, wenn man miteinander vertraute Tiere einer Gruppe trennt oder ein Weibchen von seinen Jungen absperrt, sie erreichen dann jedoch kaum die volle Intensität wie im Zusammenhang der Rufreihe, deren konstitutiver Bestandteil sie neben einer anderen Rufform sind. Als Einzelruf kommt dem Hauptruf mit Nachstoßelement wahrscheinlich eine Funktion im Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren über eine größere Distanz zu. Weitere Funktionsbezüge, die sich aus seiner Ausbildung in der strukturierten Rufreihe ergeben, sind dort erwähnt.

Die Intensität dieser Rufform des Löwen ist über einen großen Bereich variabel, meist ist sie jedoch hoch; weniger intensive Formen weisen einen unterschiedlichen Grad der Ausbildung des Nachstoßelements auf. Alle lauten Rufe des Löwen besitzen ein deutliches Nachstoßelement; bisher liegen keine Beobachtungen vor, die für diese Art das Vorhandensein eines Hauptrufes, eines zu großer Lautstärke gesteigerten Mauzers, bestätigen. Meist ist die Intensität der Hauptrufe mit Nachstoßelement in ihrem zeitlichen Verlauf gleichbleibend hoch, manchmal ist die erste, mehr klangartige Rufhälfte von etwas geringerer Intensität als das Nachstoßelement; die größte Amplitude erreicht diese Rufform im Übergang zwischen ihren beiden unterschiedlich strukturierten Hälften. Signifikant ist der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement, die Dauer der Lautstöße größerer Amplitude beträgt ungefähr 0,015—0,02 sec, die Zwischenphasen mit deutlichem Intensitätsabfall sind um 0,01 sec und können bis zum Rufende 0,02 sec lang werden. Die Anzahl der Einzellautstöße beträgt um 10, eher etwas mehr. Eine weitere kurzzeitige Intensitätsveränderung findet sich besonders in den Hauptrufen mit Nachstoßelement am Anfang einer strukturierten Rufreihe; hier sind sie bisweilen zweisilbig oder zweisilbig mit Anlaut ausgebildet. Der Anlaut geringer Lautstärke kann anfangs bis zu 0,35 sec vom Hauptteil des Rufes getrennt sein, im weiteren Verlauf der Rufreihe werden die Pausen zwischen den beiden Komponenten des Rufes zunehmend kürzer, bis beide ganz verschmelzen (s. Abb. 137—139). Die ersten Hauptrufe mit Nachstoßelement in der strukturierten Rufreihe, bei denen diese beiden Anteile des Rufes gekoppelt sind, erscheinen dann im Höreindruck zweisilbig. Berücksichtigt man die schon innerhalb der einfachen Hauptrufe mit Nachstoßelement bestehende Gliederung in die zwei unterschiedlich klingenden Lauthälften, so sind sie im Grunde als dreisilbig einzustufen. Die Dauer dieser Rufform des Löwen zeigt einige Varianz, sie beträgt 0,8—1,8 sec, die leisen Anlaute können 0,1—0,3 sec dauern. Als einleitende Elemente der strukturierten Rufreihe werden die Hauptrufe mit Nach-

stoßelement zu deren Mitte hin fortschreitend kürzer, ebenso die Pausen zwischen den einzelnen Rufen, die damit in den rhythmischen Ablauf der Rufreihe integriert sind. Die Abstände zwischen den Einzelrufen können am Beginn der Rufreihe bis zu 3 sec und mehr betragen, am Ende der Serie aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, bevor sich die Rufreihe in ihrem weiteren Verlauf aus anders strukturierten Rufen zusammensetzt, sind die Pausen zwischen den Einzelrufen noch um 0,8 sec lang.

Die Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe mit Nachstoßelement kann Anteile aus dem Bereich von 0,1 bis über 7 kHz enthalten, Frequenzen über 5 kHz sind aber meist recht unterschiedlich in ihrer relativen Ausbildung. Die Abbildung eines Lautspektrogramms und dazugehörige Angaben zum Frequenzaufbau dieser Rufform bei SCHALLER (1972), die im wesentlichen nur den Bereich unter 1 kHz umfassen, dürften eindeutig auf eine relativ große Distanz zum rufenden Tier bei der Lautaufzeichnung zurückzuführen sein. Ist ein Anlaut ausgebildet, so enthält dieser Frequenzanteile zwischen 0,1—3 kHz, im wesentlichen aber nur unterhalb 1 kHz. Die Anteile großer Amplitude finden sich in den einteiligen Rufen bzw. in den zweiteiligen im intensiveren Hauptteil im gesamten Rufverlauf hauptsächlich unter 1,5 kHz, teilweise aber auch besonders im Nachstoßelement bis hinauf zu 3,5 kHz. Ihre maximale Intensität im Frequenzaufbau erreichen diese Rufe immer im Bereich unter 1 kHz, vorwiegend im Übergang von der ersten Ruhhälfte zum Nachstoßelement, zwischen 0,25 bis 0,45 kHz, meist bei 0,3 kHz. In diesem Zusammenhang ist allerdings zu bedenken, daß wegen der Geräteeigenschaften des VOICEPRINT-Lautspektrogrammen, wie bereits ausgeführt, das Vorhandensein eventuell noch intensiverer Anteile im darunterliegenden Frequenzbereich nicht überprüfbar ist. In der Frequenzzusammensetzung dieser Lautform des Löwen finden sich keine signifikanten Lücken; einige Individuen weisen jedoch im Nachstoßelement einen deutlichen Intensitätsabfall bei 1,5 kHz gegenüber benachbarten Anteilen auf. Eine Änderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Rufverlauf ergibt sich, indem das Nachstoßelement reicher und intensiver in den hohen Anteilen ist als die erste heller klingende, mehr klangartige Ruhhälfte. Deutlich ist dies ebenso in der unterschiedlichen Zusammensetzung von Anlaut und Hauptteil des Rufes in den zweiteiligen und -silbigen Formen, in den einteiligen setzen im Rufbeginn die wesentlichen am Aufbau beteiligten Frequenzen unterhalb 3 kHz ziemlich simultan ein und brechen ebenso am Rufende wieder ab. Eine weitere Veränderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Ablauf des Hauptrufes mit Nachstoßelement ergibt sich aus dem rhythmischen Intensitätswechsel im Nachstoßelement, wo die Zwischenphasen geringer Amplitude im wesentlichen auf den basalen Frequenzbereich in ihrer Zusammensetzung beschränkt sind. Die Frequenzverteilung in diesem Lautelement des Löwen ist in den einzelnen Rufen recht unterschiedlich, läßt aber meist die Gliederung in eine mehr klangartige erste Ruhhälfte und das nahezu rein spektral zusammengesetzte Nachstoßelement erkennen, obwohl auch die erste Ruhhälfte einen unterschiedlichen Grad spektraler Überlagerung aufweisen kann. Der Formantverlauf zeigt im Anfang einen Bogen geringer relativer Überhöhung, der dann zum Rufende hin nahezu geradlinig ausläuft, hier allerdings im Nachstoßelement breit spektral verwischt ist. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Lauthälfte und den tiefsten in Rufbeginn und -ende höchstens ungefähr 4:3 betragen, in den meisten ist er jedoch deutlich geringer. Der hörbare Tonhöhenwechsel von der ersten Ruhhälfte



zum Nachstoßelement kommt dadurch zustande, daß im ersten Rufteil die höheren Obertöne bis 3 kHz im Vergleich zu den basalen Anteilen unterhalb 1 kHz von relativ größerer Amplitude sind als im Nachstoßelement. Die Basalformante ist intensiv mit unterschiedlicher Lage im Bereich zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet, noch tiefere Frequenzanteile spektraler Zusammensetzung sind vorhanden. Die Formantanzahl unterhalb 1 kHz beträgt teilweise 4—5, dann ergibt sich der Formantquotient mit 1:2:3:4:5, stellenweise oder durchgehend können aber häufig auch Nebenformanten ausgebildet sein, die Formantanzahl in diesem Bereich kann dann bis zu 9 betragen, und der Formantquotient ist  $1:3/2:2:5/2:3:7/2: \dots$

### 2.7.3 Nachstoßer (s. Abb. 140—142)

Diese Rufform des Löwen bildet neben dem vorher besprochenen Hauptruf mit Nachstoßelement den wesentlichen Bestandteil der arteigenen rhythmischen Rufreihe, ihre zweite Hälfte setzt sich aus Nachstoßern zusammen. Nachstoßer sind durchweg kurze Rufe unterschiedlicher Intensität und dunkel geräuschhaften Charakters. Der interne rhythmische Intensitätswechsel im Rufverlauf ist meist deutlich hörbar. Neben dem vorherrschenden Auftreten dieser Rufform im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe sind bisweilen auch einzelne Nachstoßer in arhythmischer Folge im Anschluß an einen oder mehrere Hauptrufe mit Nachstoßelement ausgebildet, sie sind dann meist von geringer Intensität. Diese separaten Nachstoßer konnten nicht in für die Lautanalyse ausreichender Qualität aufgezeichnet werden. Angesichts der allgemeinen Ruffreudigkeit des Löwen und der Häufigkeit seiner Rufreihe sind auch die Nachstoßer eine häufige Lautäußerung. Die Tiere äußern die wenig intensiven Nachstoßer außerhalb einer Rufreihe in beliebiger Körperhaltung, auch in Bewegung, während der Rufreihenartikulation ist ihre Körperhaltung aber ziemlich weitgehend fixiert. Sie stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander und gestrecktem Hals bei leicht gesenktem oder waagrecht gehaltenem Kopf, seltener rufen die Tiere die Nachstoßer im Vollrhythmus der Rufreihe auch im Sitzen, Liegen oder in Bewegung. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich im Zusammenziehen während jedes Nachstoßers. Das Maul ist dabei nur wenig geöffnet, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen meist in ihrer vollen Länge; mit dem Ausstoßen der Luft während des Nachstoßers ist manchmal ein leichtes „Flattern“ der Backen zu beobachten. Auslösung und Funktion dieser Rufform des Löwen sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der strukturierten Rufreihe zu sehen und werden dort behandelt.

Die Intensität der Nachstoßer ist über einen erheblichen Bereich variabel; im Verlauf der Rufreihe werden sie nach einigen Rufen nahezu gleichbleibend hoher Lautstärke zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend leiser. Einzelne oder wenige Nachstoßer in arhythmischer Folge im Anschluß an einen oder mehrere Hauptrufe mit Nachstoßelement sind vorwiegend von geringer Intensität. Die zeitliche Intensitätsveränderung im Verlauf des Nachstoßers ist auch strukturell im Lautspektrogramm meist deutlich als rhythmischer Impulswechsel ausgebildet. Der Laut setzt sich in alternierender Folge aus Einzelimpulsen hoher Amplitude von 0,015—0,02 sec und Phasen eines deutlichen Intensitätsabfalls von ungefähr 0,01—0,015 sec Dauer zusammen. Die Anzahl der Einzellaustöße beträgt um 10 und darüber. Die Länge der Nachstoßer ist im vollrhythmischen Teil der Rufreihe ziemlich gleichbleibend, jedoch hier wohl auch individuell etwas verschieden. Mit der Auflösung des Rhythmus der Rufreihe zu ihrem Ende hin wird auch die Dauer der Nachstoßer variabler.

Sehr kurze Nachstoßer sind um 0,25 sec lang, meist aber im Vollrhythmus der Rufreihe zwischen 0,3—0,6 sec. Im Ausklang der Rufserie können sie bis 0,8 sec und länger gedehnt sein. Als Bestandteile der strukturierten Rufserie des Löwen folgen die Nachstoßer in regelmäßigen Abständen aufeinander. Die ersten Nachstoßer nach den einleitenden Hauptrufen mit Nachstoßelement folgen ziemlich gleichbleibend schnell aufeinander; im Durchschnitt sind es 2—3 Nachstoßer innerhalb von 2 sec, die Pausen zwischen den einzelnen Rufen betragen dann um 0,5—0,7 sec. Zum Ende der Rufreihe hin wird diese Abfolge zunehmend gedehnter, auch die Dauer der einzelnen Nachstoßer kann größer werden. Bei einer kompletten, intensiven Ausbildung der Rufreihe deuten einige Beobachtungen darauf hin, daß die Abstände zwischen den Einzellauten in ihrem vollrhythmischen Teil individualtypisch sind. Die Nachstoßer setzen sich aus Frequenzanteilen zwischen 0,1 bis über 7 kHz zusammen, der Grad der Ausbildung der Anteile über 5 kHz ist jedoch unterschiedlich. Auch hier sind die Angaben bei SCHALLER (1972) mit Frequenzen nur unterhalb 1 kHz sicherlich auf eine zu große Aufnahmedistanz zurückzuführen; gleiches gilt für diese Werte von RESCHKE (1960). Große Amplitude erreichen die Frequenzen bis 4 kHz, teilweise auch nur bis 3 kHz, vorherrschend ist in allen Rufen der Bereich unterhalb 1 kHz, hier liegt auch um 0,3 kHz das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer. Aus den eingangs erwähnten Gründen ist nicht überprüfbar, ob unterhalb 0,25 kHz noch intensivere Anteile ausgebildet sind. In dem Frequenzaufbau dieser Rufform finden sich keine regelmäßigen Lücken, vielfach fallen jedoch Anteile um 1,8 und 3,6 kHz deutlich in ihrer Intensität gegenüber den benachbarten ab. Im zeitlichen Rufverlauf ist die Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer insgesamt weitgehend homogen. Eine geringfügige rhythmische Veränderung ergibt sich mit dem „fry“. Im Beginn setzen alle Anteile nahezu simultan ein, im Rufende brechen sie bis auf die manchmal etwas gedehnten Frequenzen unterhalb 1 kHz ebenso ab. Die Frequenzverteilung in den Nachstoßern ist überwiegend geräuschhaft spektral; nur im basalen Bereich unter 0,5 kHz ist eine breit verwischte Formante mit Bogenverlauf teilweise erkennbar.

#### 2.7.4 Vorstoßer

Der Vorstoßer ist ein leises, kurzes Lautelement geräuschhaft rauhen Charakters. Es wird inspirativ erzeugt, ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ist in den relativ lautstärkeren Formen manchmal zu hören. Bisher wurde diese Rufform nur im Verlauf der strukturierten Rufreihe vor Nachstoßern beobachtet; es entsteht der Eindruck eines lauthaften Einatmens jeweils vor dem anschließenden intensiveren, expirativen Nachstoßer. Die meisten Löwen bilden Vorstoßer nur bisweilen und vereinzelt mit sehr geringer Intensität in ihren Rufreihen aus, einzelne Individuen rufen sie jedoch ziemlich regelmäßig als Element des Rufreihenaufbaus mit gut wahrnehmbarer Lautstärke, besonders vor den intensivsten Nachstoßern. Insgesamt kommen die Vorstoßer aber ziemlich selten vor. Da diese Rufform im wesentlichen während des vollrhythmischen Teils der Rufreihe auftritt, ist damit auch die Körperhaltung während ihrer Artikulation weitgehend fixiert. Die Tiere rufen meist im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, gestrecktem Hals und gerade oder leicht gesenkt gehaltenem Kopf, selten auch in anderen Körperhaltungen wie Liegen oder Sitzen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar, natürlich aber nicht von der Entspannungsphase zwi-

schen den expirativen Nachstoßern wesentlich größerer Intensität zu trennen. Die Maulöffnung ist praktisch kaum gegenüber der Artikulation der Nachstoßer verändert, sie ist nur gering, die oberen Caninen sind durchweg in ihrer vollen Länge durch die Oberlippen bedeckt. Den Vorstoßern kommt sicherlich als Einzelrufform keine gesonderte Funktion zu, Auslösung und Funktion sind in ihrer Ausprägung im Zusammenhang der Rufreihe zu sehen und werden dort behandelt. Auch hier stellen sie im Grunde ein „Nebenprodukt“ der Artikulation einer lautstärkeren Rufform (der Nachstoßer) dar.

Eine Auswertung der Strukturmerkmale der Vorstoßer war bisher lautspektrographisch nicht möglich, weil es nicht gelang, die Rufreihe eines Tieres mit deutlicher Vorstoßerausbildung einzeln ohne Chorgebrüllbegleitung aufzunehmen. So überlagern sich im Lautspektrum die Rufe der verschiedenen Tiere im gleichen Frequenzbereich.

#### 2.7.5 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 126—144)

Die strukturierte Rufreihe des Löwen ist sicherlich eine der beeindruckendsten tierischen Lautäußerungen, sie ist in der Literatur meist als Brüllen beschrieben; dies häufig, ohne dabei zwischen den die Rufreihe zusammensetzenden Einzelrufen und dieser selbst zu trennen, und mit unexakter Verwendung desselben Terminus für offensichtlich auch andere Rufformen des Löwen und weiterer Arten des Genus *Panthera*. Die Rufreihe ist von auffälliger Lautstärke, die sie nach einigen leiseren, einleitenden Rufen erreicht, an ihrem Ende klingt sie allmählich leiser werdend in einer langen Serie von Einzelrufen aus. Mit dieser intensitätsmäßigen Gliederung gekoppelt ist das klangliche Bild der Rufreihe aus wenigen einleitenden Mauzern, anschließend einigen Hauptrufen mit Nachstoßelement, beide eher klangartigen Charakters, und in ihrem zweiten Teil aus den rauh geräuschhaften Nachstoßern. Die Rufreihe ist als in arttypischer Weise einheitlich aufgebautes Lautgebilde hinsichtlich der sie zusammensetzenden, verschiedenen Rufformen, ihrer Abfolge, ihres internen Intensitätsverlaufs, sowie der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf aufzufassen; sie ist eine heterotype, einstrophige Langfolge (TEMBROCK 1960 b). Im Zusammenhang einer strukturierten Rufreihe können folgende Einzelrufformen ausgebildet sein: Mauzer (von einzelnen Autoren auch als Vorrufe bezeichnet [RESCHKE 1960]), Hauptrufe mit Nachstoßelement, Nachstoßer und Vorstoßer. Eine Rufreihe in voller, rhythmischer Ausprägung enthält wenige einleitende Mauzer, die allerdings häufig auch fehlen können, es folgt eine Serie von Hauptrufen mit Nachstoßelement, den Schluß bildet eine lange Folge von Nachstoßern, nur ganz vereinzelt kommen zwischen diesen wenige Vorstoßer vor. Sehr selten rufen die Tiere eine Rufreihe ohne abschließende Nachstoßerserie. Alle Einzelrufe sind strukturell in den Rufreihenaufbau integriert. Abweichungen hiervon sind relativ häufig in weniger intensiven und nicht vollrhythmischen Rufreihen, aber auch bei voller Ausbildung können innerhalb der Nachstoßerserie ein oder zwei Hauptrufe mit Nachstoßelement gesteigerter Intensität auftreten, oder die Tiere rufen alternierend am Ende der Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement im Anschluß an jeden von diesen je einen Nachstoßer, bevor im weiteren Verlauf die Rufreihe sich dann nur noch aus Nachstoßern zusammensetzt. Bisweilen treten vor einer Rufreihe arhythmische Folgen unregelmäßigen Aufbaus aus den gleichen Rufformen wie innerhalb der Rufreihe auf, sie sind strukturell jedoch nicht in diese integriert. Eine große Varianz zeigt die Anzahl der die Rufreihe zusammensetzenden Einzelrufe,

ebenso die relative Anzahl der drei verschiedenen Rufformen in den einzelnen Abschnitten der Rufreihe. Es erscheint möglich, daß hier gewisse individulkennzeichnende Merkmale vorliegen. Die Anzahl der Mauzer ist meist gering (0—3), die der Hauptrufe mit Nachstoßelement schwankt zwischen 2—20, in der Regel sind es 5—10, Nachstoßer können zwischen 0—90 ausgebildet sein, mehr als 35 sind jedoch selten, meist sind es zwischen 12 und 30 Nachstoßer. So würde sich eine strukturierte Rufreihe des Löwen z. B. in typischer Weise aus 1 Mauzer, 7 Hauptrufen mit Nachstoßelement und 17 Nachstoßern zusammensetzen. In vollrhythmischer, intensiver Ausprägung ist am ehesten die Anzahl der Nachstoßer variabel, besonders im Zusammenhang des Chorbrüllens; die Anzahl der Mauzer und besonders der Hauptrufe mit Nachstoßelement ist für dasselbe Individuum eher ziemlich gleichbleibend. Tiere, die jünger sind als ca. 4—5 Jahre, scheinen insgesamt größere Schwankungen in ihrer Rufreihenzusammensetzung aufzuweisen.

Löwen sind allgemein ruffreudig, obwohl es auch Individuen gibt, die sehr selten rufen; die häufigste Lautform ist die strukturierte Rufreihe. Die meisten Tiere äußern sie mehrmals täglich, und dies ist nicht auf bestimmte Verhaltenszusammenhänge (z. B. Hitzeperiode der Weibchen) beschränkt. Nach SCHALLERS (1972) Beobachtungen im Freiland dürften die Löwen am meisten um die Zeit ihrer größten allgemeinen Aktivität im Morgengrauen rufen; die Zahl der Rufreihen pro Tier schwankt dabei zwischen 0 bis über 30 in 24 Stunden.

In zoologischen Gärten ist der Einfluß des Dienstablaufs auf den Aktivitätsrhythmus der Tiere zu berücksichtigen, sie sind ganz überwiegend nur während des Tages aktiv, entsprechend rufen sie nachts auch kaum. Die Tiere rufen vornehmlich in den beiden Perioden hoher allgemeiner Aktivität am frühen Morgen und am späten Nachmittag (HAAS 1958). Eine ähnliche Beobachtung beschreibt auch EPPLE (1968) für die Phasen höchster Rufaktivität bei Hapaliden. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß sich erhebliche Verschiebungen ergeben können, wenn die Tiere z. B. erst nachmittags aus engen Innenkäfigen in geräumige Außengehege gelassen werden. Die Anzahl der Rufreihen pro Tag ist recht unterschiedlich, erscheint aber bis auf die ausgesprochen wenig ruffreudigen Tiere durchgehend ziemlich hoch, so riefen die Löwen der über lange Zeit beobachteten Gruppe des Zoo Wuppertal im Mittel 12—16 Rufreihen täglich. Dies liegt im Rahmen der Werte, die SCHALLER (1972) in seinen Freilanduntersuchungen gefunden hat, ist im Durchschnitt aber wohl etwas höher. Hier müssen Langzeituntersuchungen an weiteren Löwengruppen in anderen Zoos zusätzliches Material liefern, bevor eine Aussage darüber möglich ist, ob Löwen in Gefangenschaft wirklich durchschnittlich mehr rufen als in Freiheit. Die Männchen scheinen eine reduzierte Rufaktivität während der Zeit zu haben, in der sie sich um rollige Weibchen kümmern.

Die Körperhaltung während der Artikulation einer intensiven Rufreihe ist ziemlich weitgehend fixiert, meist rufen die Tiere in „versammelter Haltung“ (LEYHAUSEN 1950) im Stehen, Vorder- und Hinterbeine befinden sich jeweils nebeneinander, der Hals ist gestreckt und der Kopf waagrecht oder leicht gesenkt gehalten. Besonders im Beginn und gegen Ende der Rufreihe, wenn sie sich aus weniger intensiven Einzelrufen in gedehnter Folge zusammensetzt, können die Löwen auch in Bewegung rufen. Sie äußern die Rufreihe allerdings bisweilen auch im Sitzen oder aufrechten Liegen, seltener auch auf der Seite liegend. Wenige Male wurde auch beobachtet, daß ein auf dem Rücken liegendes Tier die Rufreihe mit voller Intensität rief. Einiges deutet darauf hin, daß Löwen spontan im wesentlichen im Stehen ru-

fen, als Antwort auf Artgenossen im Chorgebrüll, jedoch auch in beliebiger anderer Körperhaltung. So sind von insgesamt 158 im Liegen geäußerten Rufreihen einer Gruppe von drei Tieren 126 als Antwort im Chorgebrüll erfolgt, während von 191 stehend gerufenen derselben Tiere im gleichen Zeitraum nur 64 als Antwort geäußert wurden. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Erzeugung der Rufreihe ist gut sichtbar, am auffälligsten ist das Zusammenziehen der Abdominalmuskulatur in jeder Exspirationsphase, die entsprechende Bewegung der Thorakalmuskulatur während der Artikulation ist auch signifikant, ebenso ist dann die Einatmungs-(Entspannungs-)Phase deutlich. Die Öffnung des Mauls ist während der ersten Lauthälfte der intensiven Hauptrufe mit Nachstoßelement im Beginn der Rufreihe weiter als während der abschließenden Nachstoßerserie, aber auch hier kaum mittelweit, meist sind die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge durch die Oberlippe bedeckt.

Zur Auslösung und Funktion der Rufreihe des Löwen sind viele Vermutungen geäußert worden; alle Aussagen, die einen Zusammenhang mit dem Beuteerwerb herstellen, ließen sich in SCHALLERS (1972) Freilandbeobachtungen nicht bestätigen. Wie LEYHAUSEN (1950) bemerkt, ist in der Artikulation der Rufreihe sicherlich auch zu einem erheblichen Teil der spontane Abbau aktionsspezifischer Energie zu sehen; so konnte SCHALLER (1972) in 75 % der von ihm beobachteten Rufserien in einem Rudel keinen auslösenden Reiz feststellen. Bei 170 Chorgebrüllen der Löwengruppe des Wuppertaler Zoos war es in 63 % der Fälle nicht möglich, einen auslösenden Reiz für die Lautgebung zu erkennen. Mit großer Sicherheit löst die Rufreihenartikulation eines Löwen die weiterer aus, die Tiere rufen dann im Chorgebrüll gemeinsam. Eine gewisse Rolle scheint hierbei die Intensität der Rufreihe des Tieres zu spielen, das als erstes ruft; Artgenossen fallen wohl mit um so größerer Sicherheit mit ihren Rufreihen ein, wenn der erste intensiv und vollrhythmisch beginnt. So waren von insgesamt 350 Rufreihen dreier Individuen 190 Antwort auf ein schon rufendes Tier. Hierbei fällt erheblich ins Gewicht, daß die einzelnen Tiere sehr unterschiedlich häufig spontan rufen, trotzdem aber regelmäßig am Chorgebrüll teilnehmen können; ebenso ist zu bedenken, daß ein Tier zwar im Chorgebrüll fast immer mitrufen kann, ohne dieses als erstes rufendes Tier einzuleiten. Aus wahrscheinlich in zoologischen Gärten durch die Haltungsbedingungen beeinflussten Verhaltenszusammenhängen lassen sich noch einige Beobachtungen anführen, die Hinweise auf Auslösung und Funktion der strukturierten Rufreihe des Löwen geben könnten. Allgemein ruffreudige Tiere äußern die Rufreihe mit großer Regelmäßigkeit dann, wenn man sie in ein anderes Gehege umsperrt — oft nachdem sie vorher mit Urin markiert haben. Laute Geräusche beliebiger Herkunft (Türenknallen u. ä.) lösen häufig das Rufen der Löwen aus, wie auch ULMER (1966) berichtet. Hier ist sicherlich auch die Tatsache einzuordnen, daß Löwen relativ oft auf laute Einzelrufe und die Rufreihen anderer Arten des Genus *Panthera* antworten oder in diese mit ihrer Rufreihe einfallen. RESCHKES (1966) Vermutung, daß solche Antwortbeziehungen zwischen Leopard und Löwe auf die Homologie der Lautformen der beiden Arten schließen lasse, erscheint nicht begründet. Ruffreudige Löwen zeigen keine Präferenz in dieser Beziehung für eine bestimmte andere Art der Gattung *Panthera* oder eine bestimmte von deren intensiven Lautäußerungen. Sie antworten ziemlich häufig mit ihrer Rufreihe auch z. B. auf den lauten Orgasmusschrei der männlichen Tiger oder laute Stimmäußerungen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens. Die große Antwortbereitschaft des Löwen in Gefangenschaft ist wohl darauf zu-

rückzuführen, daß einige Verhaltenszusammenhänge, in denen die Rufreihe im Freiland regelmäßig auftritt (Territorialität, Rudel über größere Distanz verteilt), durch die Haltungsbedingungen in zoologischen Gärten ganz oder teilweise ausfallen. Aufgrund von Schwellenerniedrigung äußern die Tiere die Rufreihe dann auch auf an sich nicht spezifische, auslösende Reize hin; die Produktion aktionsspezifischer Energie für die Rufreihenartikulation ist also sicherlich recht hoch. Neben der reinen Spontanartikulation ist die Funktion der Rufreihe des Löwen, wie SCHALLER (1972, S. 109) schreibt „... advertises the animal's presence. It denotes 'Here I am', and in this capacity has several functions as a long-distance signal.“ Sie kann, wohl besonders in Form des Chorgebrülls, der Markierung des Gruppenterritoriums dienen. Wenn SCHENKEL (1966) die Berechtigung des Terminus „markieren“ in diesem Zusammenhang einer Lautäußerung in Frage stellt, so ist ihm darin nicht zuzustimmen. EPPLE (1968) vermutet bei einigen der von ihr untersuchten Hapaliden-Arten auch territoriale Funktionsbezüge einzelner Lautäußerungen in der Gruppe. Rudelmitglieder können mit Hilfe ihrer Rufreihen auch den Zusammenhalt über eine größere Distanz aufrechterhalten bzw. wieder zusammenfinden. Ebenso können Tiere einander ausweichen, wenn sie sich aufgrund der Lautäußerung geortet haben. Ein indirekter Hinweis auf die Lokalisierungsfunktion der Rufreihe könnte die Beobachtung sein, daß ein Weibchen im Zoo Wuppertal, das sonst an nahezu jedem Chorgebrüll teilnahm, während der ersten drei Wochen nach der Geburt seiner Jungen, mit diesen allein im Wurfstall vom Rest der Gruppe abgetrennt, kaum auf die Rufreihen der anderen Tiere antwortete. Die beschriebenen möglichen Funktionen der Rufreihe des Löwen setzen mit voraus, daß Merkmale der Rufreihenausprägung vorhanden sein müssen, die es z. B. einem vom Rudel getrennten Individuum ermöglichen, das Chorgebrüll bzw. die Einzelerufreihen der zu seinem Rudel gehörigen Tiere von denen fremder zu unterscheiden. Hier sind bisher nur Vermutungen möglich, in welchen Merkmalen sich die Rufreihen der einzelnen Individuen unterscheiden; worin die Charakteristika der Ausprägung des Chorgebrülls eines bestimmten Rudels liegen könnten, ist unbekannt. Die Beobachtung SCHALLERS (1972), wonach zwei gleichzeitig rufende Tiere immer so in Phase sind, daß ihre Einzelerufe im Verlauf der Rufreihe sich nur geringfügig oder gar nicht überlagern, kann ich nach den bisherigen Beobachtungen nicht bestätigen. Dagegen spricht auch die Tatsache, daß Löwen, die in einen Chor einfallen oder auch nur einem einzeln rufenden Tier antworten, keine Regelmäßigkeit hinsichtlich des Zeitpunktes ihres Einsetzens zeigen. Damit ist wegen der unterschiedlichen Einzeleruf- und Pausenlängen im Verlauf der strukturierten Rufreihe bei ziemlich weitgehend fixiertem Rhythmus gar kein alternierendes Rufen möglich. Das Chorgebrüll, als unter den Feliden einzigartige Ausbildung, läßt noch weitere Zusammenhänge vermuten. Einmal hat es wohl eine Funktion in der Bestätigung und Festigung des Gruppenzusammenhalts, wie in ähnlicher Weise das Chorheulen der Wölfe (THEBERGE and FALLS 1967, ZIMEN 1971) und auch wohl das Gruppenbrüllen der Arten des Genus *Aloatta* (CARPENTER 1934). Die Paar-Duette der Hylobatidae (CARPENTER 1940, LAMPRECHT 1970) stellen wahrscheinlich eine noch weitergehende Entwicklung in dieser Richtung dar.

Im Chorgebrüll ist eine Rollenverteilung zwischen den verschiedenen rufenden Tieren möglich, ähnliche Zusammenhänge beschreiben auch COOPER (1942) und LEYHAUSEN (1950). In der über einen längeren Zeitraum überwachten Löwengruppe des Zoo Wuppertal war es mit großer Regelmäßigkeit dasselbe alte Männchen, das

ein Chorgebrüll mit seiner Rufserie einleitete, daraufhin fielen die anderen Individuen ein. Von 110 Chorgebrüllen, an denen dieses Männchen beteiligt war, leitete es 89 ein und beendete 74, i. e. es schloß auch als letztes der im Chor rufenden Tiere seine Rufserie ab. Ein jüngeres Männchen rief in 88 Fällen mit, begann davon aber nur 16 und schloß 15 ab. Ein adultes Weibchen leitete von 98 Chorgebrüllen, an denen es teilnahm, nur zwei ein und schloß 17 davon ab. Letzteres hängt sicherlich u. a. von der Dauer der Rufreihen der einzelnen Tiere ab, der Anzahl der Einzelrufe darin und von ihrem relativen zeitlichen Einsetzen im Verlauf des Chorgebrülls. Die sehr langen Rufreihen des erwähnten, alten, männlichen Löwen mit 50 und mehr Nachstoßern traten allerdings immer auf, wenn andere Löwen mit ihren Rufreihen erst dann einfielen, wenn er mit seiner schon weiter fortgeschritten war. Häufig nahm er sie dann wieder mit schnellerem Rhythmus und gesteigerter Intensität der Einzelrufe (durch Nachstoßer oder auch 1 oder 2 zwischengeschobene Hauptrufe mit Nachstoßelement und anschließend wieder Nachstoßer) auf und setzte sie so lange fort, bis alle anderen Tiere ihre Rufreihen beendet hatten. Hier kam es dann auch manchmal vor, daß die beiden letzten rufenden Tiere ihre Nachstoßer alternierend äußerten, bei allerdings schon sich auflösendem Rhythmus. Die unterschiedliche spontane Rufaktivität der Individuen kann mit in diese Rollenverteilung eingehen, reicht jedoch wohl in dem beschriebenen Fall nicht zur Erklärung dieser signifikanten Erscheinung aus.

Im Verlauf der Untersuchung war es in zoologischen Gärten nicht möglich, rollige Weibchen für die Dauer der gesamten Hitzeperiode von Männchen abzusperren, um so ihr Lautgebungsverhalten während dieser Zeit zu überprüfen. Das Auftreten der Rufreihe bei weiblichen Löwen in diesem Verhaltenszusammenhang bleibt damit vorläufig ungeklärt, ist aber wahrscheinlich.

Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die Rufreihe von großer Intensität, zeigt aber in ihrem Verlauf deutliche Veränderungen der Lautstärke der einzelnen am Aufbau beteiligten Rufformen: die wenigen einleitenden Mauzer, die oft auch fehlen, sind leise, die folgenden Hauptrufe mit Nachstoßelement sind anfangs von geringer bis mittlerer Intensität, dann aber von fortschreitend größerer Lautstärke und erreichen ihre größte Intensität — und die der Rufreihe insgesamt — in den letzten Einzelrufen vor dem Beginn der Nachstoßerserie. Diese sind im folgenden etwas weniger intensiv als die vorhergehenden Hauptrufe mit Nachstoßelement, bleiben aber für einen erheblichen Teil der Serie ziemlich gleich laut und fallen dann erst mit den letzten Rufen in sich auflösenden Rhythmus deutlicher in ihrer Intensität zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend ab; bisweilen ist auch der abschließende Nachstoßer wieder etwas lauter. Von diesem arttypischen Intensitätsverlauf gibt es in vollausgebildeten Rufreihen kaum Abweichungen, abgesehen von den nicht seltenen Fällen einer Wiederaufnahme in der Nachstoßerserie, wie schon beschrieben, oder der alternierenden Abfolge von einigen Hauptrufen mit Nachstoßelement und Nachstoßern im Übergang zur abschließenden Nachstoßerserie. Schon geschlechtsreife Tiere bis zum Alter von ungefähr fünf Jahren zeigen bisweilen aber noch erhebliche Schwankungen der Lautstärke im Verlauf ihrer Rufreihen, diese gehen oft auch mit Abweichungen vom arttypischen Verlauf im Rhythmus und der Abfolge der einzelnen Rufformen einher. Die Dauer der Rufreihe des Löwen außerhalb des Chorgebrülls ist mit der wechselnden Anzahl der sie zusammensetzenden Einzelrufe recht unterschiedlich, sowohl innerartlich als auch für dasselbe Individuum. Die Rufreihen der männlichen Tiere scheinen allgemein länger zu sein als die

der Weibchen, die sich auch meist aus weniger Einzelrufen zusammensetzen. Andererseits können aber auch Rufreihen mit relativ wenigen Einzelrufen bei gedehnter Abfolge ziemlich lange dauern. Die Variationsbreite beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 25—90 sec, die meisten Rufreihen dauern zwischen 30 und 50 sec, im Durchschnitt 39,4 sec. SCHALLER (1972) gibt eine mittlere Rufreihendauer von 40 sec an, ULMER (1966) für die von ihm im Zoo beobachtete Löwengruppe eine durchschnittliche Chorgebrülldauer von 36,6 sec. Hier wäre an sich zu erwarten, daß dieser Wert durchweg größer ist als die Rufreihendauer eines einzeln rufenden Tieres. RESCHKE (1960) führt die Chorgebrülldauer mit 40—90 sec an, die Länge einer einzelnen Rufreihe mit 15—69 sec. Die Dauer der Einzelrufe und die Abstände zwischen ihnen verändern sich im Verlauf der Rufreihen des Löwen in arttypischer Weise. Die einleitenden Mauzer und/oder Hauptrufe mit Nachstoßelement sind durchweg zwischen 0,75—1,5 sec lang, die Pausen zwischen den einzelnen Rufen werden hier fortschreitend kürzer, am Beginn der Rufreihe können sie bis über 3 sec betragen. Die ersten lauterer Hauptrufe mit Nachstoßelement sind manchmal etwas länger als die einleitenden Rufe, werden dann aber mit ihrer schnelleren Abfolge auch fortschreitend kürzer bis ca. 0,8 sec. Die folgende Nachstoßerserie ist in einem Großteil ihres Verlaufs von ziemlich gleichbleibender Pausenlänge zwischen den Einzelrufen mit 0,5—0,7 sec, ebenso ist deren Dauer mit 0,3 bis 0,6 sec ziemlich gleichmäßig. Wieweit in diesen Merkmalen charakteristische Unterschiede zwischen den Individuen bestehen, ist anhand der bisherigen Beobachtungen noch nicht gesichert zu entscheiden. Ein Männchen hat allerdings in all seinen aufgezeichneten Rufreihen einen wesentlich schnelleren Rhythmus in der Nachstoßerserie als alle anderen Tiere. Zum Ende der Rufreihe hin löst sich allgemein der schnelle Rhythmus mit zunehmend größeren Pausenlängen auf (bis über 1 sec), auch die Dauer der Nachstoßer kann wieder zunehmen, in der Mehrzahl der Rufreihen werden sie jedoch fortschreitend kürzer.

Vorwiegend weniger intensive Rufreihen, oft auch mit Unregelmäßigkeiten in der Abfolge der Einzelrufformen, können erhebliche Abweichungen von diesem arttypischen Rhythmusbild aufweisen; kleinere Schwankungen im Verlauf der Veränderung der Ruf- und Pausenlängen in der Rufreihe treten jedoch vielfach auf. Eine Veränderung des Rufreihenrhythmus ergibt sich auch dann, wenn die Tiere, wie schon mehrfach erwähnt, innerhalb der Nachstoßerserie diese mit wieder gesteigerter Intensität der Einzelrufe und ihrer schnelleren Abfolge aufnehmen oder im Übergang zur Nachstoßerserie im Anschluß an jeden Hauptruf mit Nachstoßelement je einen Nachstoßer erzeugen. Wegen der begrenzten langfristigen Beobachtungsmöglichkeiten an Tieren dieses Alters ist es noch nicht hinreichend gesichert, wie lange adulte Löwenmännchen bis ungefähr zwischen 4. und 5. Lebensjahr noch relativ große Schwankungen im Rhythmus und in der Einzelruf-Zusammensetzung ihrer intensiven Rufreihen zeigen, die im weiteren Verlauf der Entwicklung dann regelmäßiger in ihrem Aufbau werden.

Der Rufreihenrhythmus des Löwen ist also arttypisch, bei allerdings auch einiger Varianz in den Rufserien desselben Tieres; eine individualtypische Ausbildung hierin ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht eindeutig zu klären. Kennzeichnende Merkmale könnten hier die Anzahl der Einzelrufe insgesamt und ihre relative Anzahl (Mauzer/Hauptrufe mit Nachstoßelement/Nachstoßer) in der strukturierten Rufreihe sein, damit zusätzlich auch in gewissen Grenzen ihre Dauer. In Betracht kommt auch die Geschwindigkeit der Abfolge der Einzelrufe, besonders in der



Nachstoßerserie. Einige wenige Individuen haben wahrscheinlich auch nahezu obligatorisch ausgebildet Vorstoßer in ihren Serien.

Im Verlauf der Rufreihe des Löwen bzw. eines ihrer Unterabschnitte, der Serie aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, verändern sich diese fortlaufend strukturell in arttypischer Weise. Die ersten, leiseren und die dann folgenden, zunehmend intensiveren Rufe weisen eine deutliche Gliederung in einen eher klangartigen Anfangsteil und das geräuschhafte Nachstoßelement auf (Längenverhältnis ca. 3:2) (s. Abb. 131—134). Im weiteren Verlauf der strukturierten Rufreihe wird jedoch die erste Ruhhälfte fortschreitend reduziert, so daß die letzten, sehr intensiven Hauptrufe mit Nachstoßelement im wesentlichen nur noch aus dem Nachstoßelement bestehen (Längenverhältnis bei geringerer Dauer des Rufes bis ca. 1:9) (s. Abb. 135). Die ersten Nachstoßer nach diesen „Übergangsrufen“ sind meist deutlich an ihrem geräuschhaften rauhen Charakter zu erkennen, sie sind zudem kürzer und fallen meist in ihrer Intensität etwas ab.

### 2.7.6 Puffing

Dieses Lautelement des Löwen ist nahezu allen bisherigen Beobachtern wegen seiner sehr geringen Intensität entgangen. SCHALLER (1972) beschreibt es bei einem von ihm aufgezogenen Jungtier, der von ihm gewählte Terminus wird beibehalten. HEMMER (1966) zitiert eine lautmalende Beschreibung von STANĚK (1956), die sich sehr wahrscheinlich auf diesen Laut bezieht, von ihm aber zusammen mit anderen Angaben aus der Literatur fälschlicherweise als Prusten interpretiert wird. Im Verlauf dieser Untersuchung ließ sich das Puffing wiederholt bei adulten männlichen und weiblichen Tieren beobachten. Es besteht aus einer kurzen Folge sehr leiser und kurzer, geräuschhafter Einzellaute mit weichem Klang; der Höreindruck erinnert etwas an ein intensives Schnupfern.

Insgesamt dürfte das Puffing keine häufige Lautäußerung sein, einige Tiere zeigen jedoch eine relativ hohe Artikulationsrate, so besonders Junge führende Weibchen. Es bleibt zu bedenken, daß auch ein geschulter Beobachter es wahrscheinlich aus einer Entfernung von mehr als 5 Meter kaum bemerkt. Diesen Grund vermutet SCHALLER (1972) auch dafür, daß er in seinen Freilanduntersuchungen bei adulten Löwen diesen Laut nicht feststellen konnte. Die Körperhaltung bei der Artikulation des Puffing ist nicht fixiert, ebenso ist keine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung deutlich sichtbar, in relativ intensiveren Formen jedoch leicht angedeutet. Das Maul bleibt dabei geschlossen, die Oberlippen sind ganz wenig angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, dabei erweitern sich auch die Nasenlöcher geringfügig. Die Anteile kehliger und/oder nasaler Bildung und Ausformung dieses Lautelements sind nach den bisherigen Beobachtungen nicht zu bestimmen oder gegeneinander abzugrenzen. SCHALLER (1972, S. 104) spricht bei seinem Jungtier von „... emitted one or two gentle, 'pfff-pfffs' through his lips...“. Nach dieser Aussage scheint es auch möglich, daß das Puffing ohne kehlige Lauterzeugung nur durch kurze Luftstöße zwischen den weitgehend geschlossenen Lippen hindurch erzeugt wird. Nach meinen Beobachtungen an adulten Löwen sind Luftstöße durch die Nase aber zumindest teilweise auch an der Artikulation dieser Lautäußerung beteiligt.

Sie ließ sich bei Löwen nie als Antwort auf eine Imitation des Lautes seitens des Beobachters hin auslösen, auch reagierten die Tiere in keinem der beobachteten Fälle auf das Puffing eines Artgenossen mit der gleichen Lautäußerung. Junge führende

Weibchen geben diesen Laut bisweilen ab, wenn man ihre Jungen von ihnen abtrennt und sie diese in der Nähe rufen hören, ebenso auch, wenn sich kleine Jungtiere zu weit von der Mutter entfernen. Meist tritt das Puffing dann in Lautfolgen aus Mauzern auf. Bei Männchen und Weibchen kommt es bisweilen in Situationen vor, in denen sich die vertrauten Tiere eines Paares oder einer Gruppe nach längerer Trennung wieder begegnen — bisher jeweils jedoch nur von einem der beteiligten Tiere beobachtet. Selten äußern miteinander spielende, adulte Löwen ebenfalls das Puffing. Nach den augenblicklich vorliegenden Beobachtungen kommt diesem Laut also eine lockende und/oder beschwichtigende Funktion zu. Die lautspektrographische Auswertung der Strukturmerkmale des Puffings ist bislang nicht möglich, da wegen seiner geringen Amplitude und der relativen Seltenheit des Lautes keine Tonbandaufnahmen ausreichender Qualität gelangen. Der Höreindruck läßt aber einige Schlüsse auf die Struktur des Puffing zu; es besteht aus kurzen, separaten Einzellautstößen, die einzelnen oder zu wenigen gereiht artikuliert werden. Die Reihung erscheint unregelmäßig. Die Frequenzverteilung dürfte überwiegend geräuschhaft spektral sein.

### 2.7.7 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Auch hier kann nur eine allgemeine Beschreibung erfolgen, weil eine lautspektrographische Auswertung wegen der gleichzeitigen Lautartikulation von Männchen und Weibchen während der Paarung nicht möglich ist. Die Weibchen äußern meist beginnend mit dem Aufreiten des Männchens das Hitzegrollen. Es klingt weicher und weniger „staccato“ als das Grollen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens. RESCHKE (1960) bezeichnet es in Anlehnung an „gargling“ (COOPER 1942) als Gurgeln. Die Tiere können diese Lautform während der In- und Exspirationsphase erzeugen; letztere überwiegt. Im Ende der Kopula kann sich dieses Hitzegrollen mit zunehmendem, rauhen Staccato-Charakter zu einem fast röhrenden Grollen steigern, wenn sich das Weibchen gegen das Männchen herumwirft. Häufig gehen Paarungen zwischen miteinander vertrauten Tieren in der Hochbrunft aber auch ganz ruhig aus. Die Lautäußerung der männlichen Tiere setzt wahrscheinlich mit dem Moment der vollständigen Immissio Penis ein. Es ist ein mauzartiger Laut mittlerer Intensität, der gurgelnd und abgehackt klingt, manchmal zusammenhängend oder auch in wenigen Einzellauten geäußert. Das Männchen beendet seine Lautgebung mit dem Abspringen bzw. -steigen vom Weibchen.

## 3. Lautrepertoires der Hybriden

Die Besprechung der einzelnen Lautformen erfolgt nach dem gleichen Muster wie bisher bei den Arten. Tigons und Leopons konnte ich nicht selbst beobachten; das Tonbandmaterial mit ihren Lautäußerungen stellte Herr Professor Dr. Leyhausen mir zur Verfügung, wofür ich ihm auch an dieser Stelle noch einmal herzlich danken möchte.

### 3.1 Tigon

Der Auswertung liegt Tonbandmaterial von drei adulten Weibchen — schon in recht hohem Alter — zugrunde; das Lautgebungsverhalten der Tiere konnte ich nicht selbst beobachten. Hierzu ist im wesentlichen auf die ausführliche Untersu-

chung von LEYHAUSEN (1950) zurückgegriffen worden, auch bei HEMMER (1966) finden sich einige Angaben. Beide Autoren beschreiben als wesentliche Lautäußerungen der Tigons das Brüllen, meist in einer Folge von Einzelrufen. HEMMER (1966) betont ausdrücklich, daß die von ihm beobachteten Tigons keine Nachstoßer ausbildeten. Die vorhandenen Tonbandaufnahmen enthalten als Rufformen Hauptrufe mit Nachstoßelement und Nachstoßer, beide treten vornehmlich in Ruffolgen auf, die Ansätze zu einem „arttypischen“ Aufbau zeigen.

### 3.1.1 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 145—152)

Diese meist laute Rufform ist deutlich zweiteilig aus einem helleren, klangartigen Anfangsteil und einer tieferklingenden, geräuschhaft rauhen zweiten Lauthälfte aufgebaut. In diesem zweiten Rufteil, dem Nachstoßelement, ist ein rhythmischer Intensitätswechsel gut hörbar. Die Tonhöhe dieser Rufform ist sehr variabel, auch bei demselben Individuum. Sie wird als Einzelruf oder arhythmisch gereiht, hauptsächlich jedoch in einer ansatzweise strukturierten Rufreihe — hier bisweilen zusammen mit einer weiteren Rufform — artikuliert. Zur allgemeinen Häufigkeit des Hauptrufes mit Nachstoßelement in der Lautgebung des Tigons ist keine Aussage möglich.

Die Körperhaltung bei der Rufartikulation und die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung beschreiben HEMMER (1966) und LEYHAUSEN (1950); die Tiere rufen überwiegend im Gehen, und eine Mitarbeit der Körpermuskulatur dabei ist nicht sichtbar. LEYHAUSEN (1950) bemerkt zur Auslösung dieser Rufform, daß die Tigons relativ häufig mit ihren Rufen auf die Rufreihen von Löwen antworten.

Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind vorwiegend von hoher Intensität, aber auch in Rufen geringer Lautstärke kann ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement ist deutlich zu hören, läßt sich jedoch im Lautspektrogramm strukturell kaum nachweisen. Häufig ist zwischen dem ersten und dem zweiten Rufteil ein starker Intensitätsabfall, besonders der Frequenzanteile oberhalb 1 kHz, für ca. 0,1 sec vorhanden, wodurch die Trennung von mehr klangartiger, heller erster Rufhälfte und dem tieferen, geräuschhaft rauhen Nachstoßelement noch stärker hervortritt. Bisweilen ist ein leiser, kurzer Anlaut ausgebildet.

Zur Dauer dieser Rufform des Tigons sind nur ungefähre Angaben möglich, weil alle Tonbandaufnahmen innerhalb von Gebäuden entstanden sind und damit die Messung durch den Halleffekt beeinträchtigt ist. Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind zwischen 0,9—2,2 sec lang, die Mehrzahl wohl um 1,6 sec. Relativ zur Gesamtruflänge ist der jeweilige Anteil der ersten mehr klangartigen Rufhälfte und des Nachstoßelements sehr variabel, beide Hälften sind unterschiedlich dehnbar. Das Längenverhältnis klangartiger Anfang/Nachstoßelement kann zwischen 3:1 bis 1:2 schwanken. Der Tigon bildet Hauptrufe mit Nachstoßelement hauptsächlich im Zusammenhang einer ansatzweise strukturierten Rufreihe aus, in der die Einzelrufe mit in typischer Weise sich verändernden Pausen aufeinanderfolgen. Eine exakte Messung der Wiederholungsrate in einem bestimmten Zeitintervall für diese Rufform ist wegen des Halleffekts nicht möglich, zudem sind die Tiere während der Lautgebung meist in Bewegung.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement kann sich aus Frequenzanteilen im Bereich von 0,15—7 kHz zusammensetzen, der Grad der Ausbildung der Anteile oberhalb

4 kHz ist jedoch sehr unterschiedlich. Die intensiven Frequenzanteile finden sich im wesentlichen unterhalb 2 kHz, die größte Amplitude erreichen Frequenzen unter 1 kHz meist bei 0,3 kHz; häufig liegt das Intensitätsmaximum im Übergang vom ersten Rufteil zum Nachstoßelement. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform des Tigon nicht regelmäßig auf, ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist meist deutlich im wesentlich größeren Anteil hoher Frequenzen im Nachstoßelement, der Rufbeginn ist teilweise auf den Bereich unterhalb 2 kHz beschränkt. Die Frequenzverteilung läßt eine Gliederung in eine überwiegend klangartige erste Ruffhälfte und das weitgehend spektral geräuschhafte Nachstoßelement erkennen, hier sind die Formanten nur partiell ausgebildet. Der Formantverlauf zeigt, mit einigen Variationen, im Anfang einen Bogen unterschiedlicher Überhöhung, der im zweiten Rufteil in einem nahezu geradlinigen Schenkel ausläuft. In den Rufen eines Individuums haben die Formanten im Rufbeginn noch einen zusätzlichen kleinen Aufwärtsbogen (s. Abb. 149, 150). Mit der schon angesprochenen großen Varianz in der Ausprägung des Hauptrufes mit Nachstoßelement beim Tigon ergeben sich auch deutliche Unterschiede im Hinblick auf den innerhalb einer Formante durchlaufenen Tonhöhenwechsel. Im Extremfall kann er in den schon erwähnten Rufen des einen Weibchens zwischen den relativ höchsten Anteilen am Rufanfang und den tiefsten am Ende 2:1 betragen, in anderen Rufen desselben Tieres ist er aber auch erheblich kleiner. Bei den Rufen der beiden anderen Weibchen finden sich die relativ höchsten Frequenzen im Verlauf einer Formante um die Mitte der ersten Ruffhälfte, die tiefsten am Lautende, hier beträgt der Tonhöhenunterschied dann durchweg weniger als 4:3. Er ist im Höreindruck dadurch verstärkt, daß vom ersten Rufteil zum zweiten eine Verlagerung der Intensitäten von Formanten im Bereich über 0,6 kHz auf solche unterhalb 0,6 kHz stattfindet. Die Basalformante ist — in der Abbildung nicht sichtbar — meist zwischen 0,15—0,2 kHz ausgebildet und anfänglich von geringer, im Nachstoßelement von großer Intensität, hier jedoch weitgehend spektral überlagert. Unterhalb von 1 kHz finden sich zwischen 4 und 6 Formanten, die beiden basalen sind im ersten Rufteil von geringer Amplitude, ansonsten setzen sich alle aus intensiven Anteilen zusammen. Teilweise sind zwischen den Formanten geringe Frequenzanteile spektraler Verteilung vorhanden. Die Rufe des einen Tieres mit abweichendem Formantverlauf setzen sich innerhalb 1 kHz nur aus 2—3 Formanten zusammen. Der Formantquotient beträgt allgemein 1:2:3:4: . . .

### 3.1.2 Nachstoßer (s. Abb. 153, 154)

Die Nachstoßer sind Rufe geringer bis kaum mittlerer Lautstärke ganz überwiegend geräuschhaft rauhen Charakters, ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ist gut zu hören. Sie können wahrscheinlich einzeln im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement gerufen werden, treten vornehmlich jedoch als Element der in Ansätzen strukturierten Rufreihe des Tignons nach einer Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement und Rufen, die eine Übergangsform zwischen beiden Lautelementen darstellen, auf. Auch am Ende der Rufreihe sind Nachstoßer jedoch allgemein relativ selten, meist beschließt eine Folge von „Übergangsrufen“ sie. Zur Ruffhaltung und Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung sei ebenso wie zur Auslösung dieser Rufform des Tignons auf LEYHAUSEN (1950) verweisen. Er bezeichnet die Lautäußerungen dieser Hybriden zusammenhängend als Brüllen.

Die Intensität der Nachstoßer ist niedrig bis selten mittel, der deutlich hörbare

rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf des Lautes ist strukturell im Lautspektrogramm kaum nachweisbar. Die Auswertung der Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer ist durch die schon mehrfach erwähnten Zusammenhänge beeinträchtigt, die sich bei der Aufzeichnung einer weniger intensiven Lautform neben wesentlich lauterer bei gleichbleibender Aussteuerung ergeben. Der erfassbare Frequenzbereich der Nachstoßer enthält Anteile zwischen 0,15—3,5 kHz, alle Frequenzen größerer Amplitude finden sich unterhalb 1 kHz, die Intensitätsmaxima zwischen 0,2 bis 0,3 kHz. Die Auswertung der Rufdauer ist dadurch beeinträchtigt, daß alle Tonbandaufnahmen innerhalb von Gebäuden entstanden sind, gleiches gilt entsprechend für die Wiederholungsrate der Rufe in einem bestimmten Zeitintervall. Die Nachstoßer dürften zwischen 0,6—0,9 sec lang sein, als letzte Laute der in Ansätzen strukturierten Rufreihe des Tigons folgen sie einander in zunehmend größeren Abständen zwischen ca. 1—3 sec.

Die Frequenzzusammensetzung der Nachstoßer weist keine regelmäßigen Lücken auf, sie ist im zeitlichen Verlauf weitgehend gleichbleibend. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend geräuschhaft spektral, nur im basalen Bereich sind einige Formanten stellenweise in ihrem Verlauf angedeutet. Aufgrund der Einschränkungen, die bei der Lautanalyse der Nachstoßer gegeben sind, ist nicht auszuschließen, daß es sich bei den als Nachstoßer eingestuft Rufen um Übergangsrufe mit nahezu völliger Reduktion des eher klangartigen Anfangsteils handelt, diese Hybriden also eventuell Nachstoßer nicht ausbilden können. Dieser Vorbehalt gilt auch hinsichtlich aller anschließenden Ausführungen zu diesem Lautelement beim Tigon.

### 3.1.3 Rufreihe (s. Abb. 155, 156)

Die vorherrschende Lautäußerung des Tigons ist eine Rufreihe, die Ansätze zu einem regelmäßigen Aufbau hinsichtlich der sie zusammensetzenden Rufformen und ihrer Abfolge, ihres internen Intensitätsverlaufs sowie der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf aufweist. Sie besteht aus ziemlich wenigen Einzelrufen, ist aber trotzdem wegen ihrer gedehnten Abfolge relativ lang; sie ist eine einstrophige, hetero- oder auch homotype Langfolge (TEMBROCK 1960 b). Das wesentliche Bauelement sind Hauptrufe mit Nachstoßelement, in denen zum Ende der Rufreihe hin das Nachstoßelement im Verhältnis zur Gesamtdauer des Rufes einen immer größer werdenden Anteil einnimmt, der mehr klangartige Anfangsteil ist reduziert; es handelt sich somit um Übergangsrufe. Abschließend sind manchmal ein oder zwei — kaum mehr — Nachstoßer ausgebildet. Einige Rufreihen setzen sich in Teilen ihres Verlaufs aus einer alternierenden Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement und Übergangsrufen zusammen. Angesichts der großen Varianz in der Ausprägung der Rufreihen auch desselben Individuums kann man die zusammenhängenden Lautfolgen des Tigons sicherlich nicht als einheitliche Lautgebilde („Gestalt“) regelmäßigen Aufbaus auffassen, die Ansätze in dieser Richtung sind aber deutlich. Die Zahl der Einzelrufe in einer Lautfolge ist unterschiedlich und schwankt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 6—18, in der Mehrzahl um 10 Rufe, ist also relativ gering.

Die Körperhaltung bei der Artikulation der Rufreihe ist nicht fixiert. Die Tiere rufen vornehmlich in der Bewegung. Weitere Angaben, auch zu Auslösung und Funktion dieser Lautäußerung, sind wegen fehlender eigener Beobachtungen nicht möglich.

Die Rufreihe des Tigons ist insgesamt von hoher Intensität, läßt aber meist eine

ziemlich regelmäßige Veränderung der Lautstärke der Einzelrufe in ihrem Verlauf erkennen. Ein oder wenige einleitende Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von geringer, dann von schnell fortschreitend ansteigender Intensität; nach einigen Hauptrufen mit Nachstoßelement fast gleichbleibend hoher Amplitude fallen sie dann als Übergangsrufe in ihrer Lautstärke zum Ende der Rufreihe hin wieder ab. Die bisweilen vorhandenen wenigen abschließenden Nachstoßer sind durchweg nur von geringer Intensität. Setzt die Rufreihe sich zumindest teilweise aus Hauptrufen mit Nachstoßelement und Übergangsrufen in alternierender Folge zusammen, so erfolgt im Übergangsruf immer ein deutlicher Intensitätsabfall gegenüber dem vorhergehenden Hauptruf mit Nachstoßelement; daneben gibt es auch Rufreihen ziemlich gleichbleibender Intensität.

Angesichts der geringen Zahl der die Rufreihe des Tigons zusammensetzenden Einzelrufe ist sie trotzdem ziemlich lang, die Werte schwanken im vorhandenen Tonbandmaterial von 17—40 sec, die meisten Rufreihen dauern zwischen 20 bis 30 sec. Im Verlauf der Rufreihe zeigen die Längen der Rufe meist eine charakteristische Veränderung; die ersten einleitenden, leisen Hauptrufe mit Nachstoßelement dauern um 1,0—1,5 sec, die folgenden, sehr intensiven sind von ziemlich einheitlicher Dauer um 1,2—1,8 sec, die abschließenden Übergangsrufe sind ungefähr 0,8 sec lang. In ihnen beträgt das Längenverhältnis klangartiger Anfangsteil/Nachstoßelement bis zu ungefähr 1:10. Die manchmal vorhandenen Nachstoßer sind um 0,8 sec lang. Die Pausen zwischen den Einzelrufen im Verlauf der Rufreihe zeigen kein einheitliches Bild, einige Muster der Rufabfolge treten jedoch ziemlich regelmäßig auf: 1. nach einigen Rufen in ziemlich großem Abstand werden die Pausen fortschreitend kleiner, bleiben für einige Zeit ungefähr konstant und werden dann im Ende der Rufreihe wieder zunehmend größer; 2. alle Rufe folgen mit weitgehend gleichbleibenden Abständen aufeinander, nur die Abfolge der letzten ist etwas gedehnt; 3. die Pausen zwischen den Einzelrufen werden zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend kleiner, die letzten Rufe fallen dann wieder etwas ab. In den Rufreihen, die zumindest partiell aus einer alternierenden Folge von Hauptrufen mit Nachstoßelement und Übergangsrufen aufgebaut sind, ergibt sich insofern ein anderes Bild, als die Übergangsrufe nach einer Pause von ungefähr 0,5 sec auf den vorhergehenden Hauptruf mit Nachstoßelement folgen, danach ist dann der nächste wieder in einem Abstand von ungefähr 1 sec ausgebildet. Die Rufreihe des Tigon zeigt also besonders hinsichtlich ihres internen Intensitätsverlaufs und der Veränderung der Dauer der Einzelrufe, weniger ihrer rhythmischen Abfolge, einen ziemlich regelmäßigen Aufbau, man kann aber nicht von einer einheitlich strukturierten Rufreihe sprechen.

### 3.2 Leguar

Den Ausführungen liegen die Beobachtungen und Tonbandaufzeichnungen von einem männlichen Tier im Tierpark Salzburg-Hellbrunn zugrunde, das im Augenblick der einzige Hybride zwischen diesen beiden Elternarten auf der Welt sein dürfte. Bisher sind die Lautäußerungen der Leguare noch nicht in der Literatur beschrieben. Während des Beobachtungszeitraums war dieses Tier relativ ruffreudig, die vorherrschende Lautform war eine kurze, strukturierte Rufreihe, die sich im wesentlichen aus Vor- und Nachstoßern zusammensetzt; eine weitere Rufform ist der Hauptruf mit Nachstoßelement. Dieser konnte nicht auf Tonband aufgezeichnet werden. Alle Lautäußerungen waren von nicht mehr als mittlerer relativer Intensi-

tät. Bei der folgenden Merkmalsbeschreibung der einzelnen Lautformen ist zu bedenken, daß sämtliche Auswertungen auf dem Aufnahmемaterial von nur einem Individuum basieren. Es ist keine Aussage darüber möglich, ob und wieweit seine Lautäußerungen für diese Hybriden charakteristisch sind. Die Veröffentlichung erscheint aber trotzdem sinnvoll, weil derartige Bastarde zukünftig sicher kaum häufiger für entsprechende Untersuchungen zugänglich sein werden.

### 3.2.1 Nachstoßer (s. Abb. 157, 158)

Diese Rufform bildet das wesentliche Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leguars. Sie ist kurz und weitgehend geräuschhaft rau, ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ist meist zu hören. Die Nachstoßer treten hauptsächlich rhythmisch gereiht in der strukturierten Rufreihe, seltener auch einzeln im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement auf. Bei der Artikulation als Element der Rufreihe äußerte das Tier die Nachstoßer meist im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander bei gestrecktem Hals und leicht abwärts gesenktem Kopf. Das Maul ist während der Lauterzeugung nur geringfügig geöffnet. Die Oberlippen bedecken die oberen Caninen, die Mitarbeit der Körpermuskulatur beim Rufen ist deutlich. Bisweilen rief das beobachtete Tier die Nachstoßer in der strukturierten Rufserie auch im Sitzen oder bei geringer Intensität — dies besonders an ihrem Beginn und Ende — im Gehen. Hinweise auf Auslösung und Funktion der Nachstoßer sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der gegliederten Rufreihe des Leguars zu sehen und werden dort besprochen.

Die Intensität der Nachstoßer ist gering bis mittel, im vollrhythmischen Teil der Rufreihe ziemlich gleichbleibend. Der rhythmische Intensitätswechsel im Verlauf dieser Rufform zwischen Phasen geringerer und größerer Amplitude ist teilweise deutlich zu hören und im Lautspektrum auch strukturell nachweisbar, allerdings unterschiedlich gut. Die Einzellautstöße größerer Intensität dauern um 0,02 sec, die Zwischenphasen geringerer Amplitude ungefähr 0,01 sec. Die Anzahl der Impulse in den Nachstoßern beträgt um 10 oder etwas mehr. Im Vollrhythmus der Rufreihe sind die Nachstoßer um 0,3 sec lang, am Anfang und Ende der Rufreihe können sie bis 0,6 sec gedehnt sein. In der regelmäßigen Abfolge der Nachstoßer innerhalb der Rufreihe dauern die Pausen zwischen den Einzelrufen 0,2 bis 0,3 sec, darin ist jeweils ein Vorstoßer ausgebildet; in einen Zeitraum von 2 sec fallen somit durchweg 4 Nachstoßer. Diese Rufform des Leguars setzt sich aus Frequenzen im Bereich zwischen 0,2—7 kHz zusammen, oberhalb 5 kHz sind aber nur wenige Anteile ausgebildet. Hohe Intensität erreichen die Frequenzen unter 2 kHz, die größte Amplitude Anteile zwischen 0,5—0,6 kHz. Lücken lassen sich in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform nicht regelmäßig feststellen. Während des gesamten Zeitverlaufs sind weitgehend die gleichen Frequenzen am Aufbau beteiligt. Ihr Einsetzen im Rufbeginn und Abbrechen am Ende erfolgt jeweils für alle Anteile nahezu simultan. Die Frequenzverteilung in den Nachstoßern des Leguars ist ganz überwiegend geräuschhaft spektral, nur stellenweise ist basal der Verlauf einiger Formanten noch ersichtlich.

### 3.2.2 Vorstoßer (s. Abb. 157, 158)

Die Vorstoßer sind neben den vorher besprochenen Nachstoßern das weitere Bauelement der strukturierten Rufreihe des Leguars. Sie sind kurz und von sehr geringer Intensität, bei rauh geräuschhaftem Lautcharakter. Sie werden inspirativ während der Einatmungsphase zwischen den lauterem expirativ artikulierten Nach-

stoßern erzeugt; es entsteht der Eindruck eines lauthaften Einatmens direkt im Anschluß an den Nachstoßer. Vorstoßer traten bei dem einen beobachteten Tier nur im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe auf, an deren Anfang und Ende fehlten sie bisweilen. Auch im Verlauf des vollrhythmischen Rufreihenabschnitts wechselte der relative Grad ihrer Ausbildung, bisweilen fehlten sie in kürzeren Rufreihen auch ganz. Da die Vorstoßer vornehmlich im vollrhythmischen Teil der Rufreihe ausgebildet sind, werden sie meist im Stehen mit Vorder- und Hinterbeinen jeweils nebeneinander, gestrecktem Hals und leicht gesenktem Kopf erzeugt; manchmal auch im Sitzen oder Gehen. Das Maul ist nur wenig geöffnet, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Rufartikulation ist sichtbar, ist aber natürlich nicht vom Anteil der Einatmung zwischen den Nachstoßern zu trennen. Auslösung und Funktion der Vorstoßer sind im Zusammenhang ihrer Ausbildung in der Rufreihe zu sehen und werden dort behandelt.

Die Intensität dieser Rufform ist sehr gering bis gering, teilweise bemerkt man sie kaum im schnellen Rhythmus der Rufreihe neben den wesentlich lautereren Nachstoßern. Ein interner rhythmischer Intensitätswechsel läßt sich strukturell im Lautspektrogramm für den Vorstoßer des Leguars kaum nachweisen, ist aber bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät deutlich zu hören. Je nach ihrer relativen Intensität sind die Vorstoßer zwischen 0,07—0,20 sec lang, im Vollrhythmus der Rufreihe finden sich bei voller Ausbildung innerhalb von 2 sec meist 4 Vorstoßer, die Pausen zwischen den Einzelrufen betragen um 0,4 sec. Sie sind in der Mitte zwischen zwei Nachstoßern oder vorherrschend direkt im Anschluß an einen Nachstoßer ausgebildet, oft auch an ihn gekoppelt. Bei der Auswertung der Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer des Leguars sei wieder darauf verwiesen, daß diese durch ihre Aufzeichnung neben den wesentlich lautstärkeren Nachstoßern innerhalb der Rufreihe beeinträchtigt ist. Der erfaßbare Frequenzbereich enthält in unregelmäßiger Verteilung Anteile von 0,4—5 kHz, alle intensiven finden sich unterhalb 1,5 kHz; die größte Amplitude ist meist zwischen 0,6—0,8 kHz erreicht.

Regelmäßige Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform des Leguars nicht auf. Sie ist wohl im Rufverlauf ziemlich gleichbleibend. Die Frequenzverteilung im Vorstoßer ist nahezu rein spektral.

### 3.2.3 Strukturierte Rufreihe (s. Abb. 157—160)

Die Rufreihe stellte im Beobachtungszeitraum die vorherrschende Lautäußerung dieses einen Hybriden dar. Einzelrufe waren selten. Sie ist relativ kurz und besteht in einheitlicher Weise aus Rufen, die in einem charakteristischen Rhythmus aufeinanderfolgen. Ihre Anzahl ist gering. Die Lauterzeugung in der Rufreihe erfolgt meist sowohl in der inspirativen als auch in der expirativen Phase, in beiden wird je eine Rufform artikuliert; der Intensitätsunterschied zwischen beiden ist allerdings so groß, daß man in der schnellen Abfolge der Rufe die lauthafte Einatmung kaum wahrnimmt. Die Bauelemente der Rufreihe sind die expirativen Nachstoßer und die inspirativen Vorstoßer in alternierender Folge. Je ein während der Ausatmungsphase erzeugter Nachstoßer und der in der dazugehörigen Einatmungsphase anschließend artikuliert Vorstoßer sind als eine „Lauteinheit“ aufzufassen. Entsprechend dem Charakter der sie zusammensetzenden Rufformen ist die Rufreihe geräuschhaft rau in ihrem Klang. Man kann ihn wieder mit dem Geräusch einer in beiden Richtungen hin und her durch Holz geführten Säge vergleichen (RESCHKE 1960).



Als einleitender Ruf kann manchmal ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet sein; die wenigen beobachteten Rufreihen dieses Aufbaus konnten aber nicht auf Tonband aufgezeichnet werden. Soweit anhand der Lautäußerungen dieses einen Tieres überhaupt eine Aussage möglich ist, stellt die Rufreihe des Leguars ein einheitlich aufgebautes, zusammenhängendes Lautgebilde („Gestalt“) dar, das bei aller Varianz einen typischen Aufbau hinsichtlich seiner Zusammensetzung aus bestimmten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf aufweist; sie ist eine heterotype einstrophige Langfolge (TEMBROCK 1960 b). Die Anzahl der Einzelrufe in einer Rufreihe ist variabel, vor allen Dingen ist auch der Grad der Ausbildung der Vorstoßer sehr unterschiedlich. Wertet man je einen Nachstoßer und den in der anschließenden Inspirationsphase erzeugten Vorstoßer als Lauteinheit, so enthalten die vorliegenden Rufreihen dieses einen Tieres zwischen 6 und 20 Rufen, vorwiegend um 12; manche bestehen nahezu nur aus Nachstößern.

Der eine beobachtete Leguar war relativ ruffreudig und äußerte die Rufreihe mehrfach täglich. Meist rief er sie im Stehen mit jeweils Vorder- und Hinterbeinen nebeneinander, leicht gesenktem Kopf und gestrecktem Hals; bisweilen auch im Sitzen oder Gehen, letzteres häufiger im weniger intensiven und nicht vollrhythmischen Beginn und am Ende der Rufreihe. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist gut sichtbar; das Maul wird dabei nur wenig geöffnet; die Oberlippen bedecken die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge.

Die Rufreihenartikulation dieses einen männlichen Leguars schien während des Beobachtungszeitraumes meist dadurch ausgelöst zu sein, daß die Jaguare im Nachbargehege sich an ihren für ihn nicht einsehbaren Ruheplatz zurückgezogen hatten; dies geschah vorwiegend am späten Vormittag im Anschluß an die morgendliche Aktivitätsphase. Bald, nachdem die Jaguare sich dort niedergelegt hatten, begann der Leguar zu rufen und hörte wieder damit auf, sobald die Jaguare ihre Stereotypieläufe wieder aufnahmen. Dieses Rufverhalten des Hybriden war an den vier aufeinanderfolgenden Tagen, während der er kontinuierlich überwacht wurde, eindeutig. Soweit man aus diesen Beobachtungen auf eine Funktion der Rufreihe schließen kann, dürfte sie wohl u. a. im Dienste des Zusammenhalts miteinander vertrauter Tiere über größere Distanz stehen.

Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die Rufreihe des Leguars von weitgehend einheitlicher, mittlerer Intensität; diese wird durch die Lautstärke der Nachstoßer bestimmt. Die Vorstoßer sind von wesentlich geringerer Amplitude, allerdings im Verlauf der Rufreihe auch wechselnd. Leise Nachstoßer finden sich vorwiegend im Beginn und Ende der Rufreihe. Alle aufgezeichneten Rufreihen sind relativ kurz und schwanken in ihrer Dauer von ungefähr 6—11,5 sec bei unterschiedlicher Anzahl von Einzelrufen. Deren Dauer ist im vollrhythmischen Abschnitt der Rufreihe besonders für die Nachstoßer ziemlich gleichbleibend um 0,3 sec; die Vorstoßer sind wegen ihrer unterschiedlich intensiven Ausbildung in ihrer Dauer nicht so konstant; sie sind zwischen 0,07—0,20 sec lang. Die Abstände zwischen den einzelnen Nachstößern sind mit 0,2—0,3 ebenso weitgehend gleichbleibend; die Pausen zwischen Vorstoßer und folgendem Nachstoßer betragen 0,04—0,12 sec, die zwischen Nachstoßer und anschließendem Vorstoßer 0,01—0,03 sec; oft sind beide auch gekoppelt, d. h. beim Leguar ist der Vorstoßer an den vorhergehenden expirativen Nachstoßer angehängt. Das Tier holt also nach der expirativen Lauterzeugungsphase lauthaft Luft. Im sich auflösenden Rhythmus der ausklingenden Rufreihe

können zwischen den einzelnen Nachstoßern Abstände bis zu 1,0 sec und mehr bestehen, auch im Beginn der Rufreihe ist ihre Abfolge manchmal etwas gedehnt. Das Rhythmusbild der strukturierten Rufreihe des Leguars wird durch die Art der Reihung der im Vergleich mit dem zweiten Bauelement, den Vorstoßern, wesentlich lautstärkeren Rufform, der Nachstoßer, bestimmt; es ist in allen Rufreihen weitgehend einheitlich.

### 3.3 Leopon

Für diese Hybriden liegen keine eigenen Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten vor; auch die Literatur enthält keine Beschreibungen hierzu. Die Auswertungen beruhen auf dem Tonbandmaterial von Rufen zweier männlicher und dreier weiblicher Tiere in verschiedenem Alter. Alle Leopons sind die Nachkommen desselben Elternpaares aus zwei Würfen im Hanshin Park Zoo, Japan. Die vorherrschende Lautäußerung dieser Hybriden ist eine ansatzweise strukturierte Rufreihe, die sich meist aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, Nachstoßern und Vorstoßern zusammensetzt. Vor allen Dingen Hauptrufe mit Nachstoßelement treten bisweilen auch einzeln oder zu wenigen gereiht auf, daran anschließend kann auch jeweils ein einzelner Nachstoßer ausgebildet sein. Sowohl die Rufreihen in ihrer Zusammensetzung als auch die Einzelrufe sind in ihrem Charakter individuell sehr variabel, zeigen andererseits aber mit zunehmendem Alter der Tiere deutliche Entwicklungstendenzen in ihrer Ausbildung. Diese Veränderung ist nach dem vorliegenden Material mit dem 7. Lebensjahr der Leopons noch nicht abgeschlossen, erstreckt sich also über einen ungewöhnlich langen Zeitraum.

#### 3.3.1 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 161--163, 167)

Diese Rufform des Leopon zeigt bei aller Varianz zwischen den einzelnen Individuen und auch bei demselben Tier grundsätzlich einen zweiteiligen Aufbau aus einer hellen, eher klangartigen ersten Lauthälfte und einem tieferklingenden, geräuschhaft rauhen zweiten Teil, dem Nachstoßelement, in dessen Verlauf teilweise ein rhythmischer Intensitätswechsel wahrnehmbar ist. Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine relativ kurze Rufform durchweg großer Lautstärke. Sie ist im wesentlichen als Element der ansatzweise strukturierten Rufreihe des Leopons ausgebildet, seltener auch als Einzelruf oder zu wenigen arhythmisch gereiht. Weil keine Beobachtungen möglich waren, sind Angaben zur Motorik bei der Lauterzeugung und zu Auslösung und Funktion dieser Lautform nicht möglich.

Die Intensität der Hauptrufe mit Nachstoßelement ist meist hoch, jedoch kann das Nachstoßelement auch in weniger intensiven Formen ausgebildet sein. Der rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement ist strukturell im Lautspektrum kaum zu erkennen, läßt sich jedoch bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät deutlich hören. Die meisten Rufe erreichen ihr Intensitätsmaximum im Übergang vom ersten Rufteil zum Nachstoßelement, manchmal ist es auch in der ersten Lauthälfte ausgebildet. Die Auswertung der Zeitparameter für die Rufformen des Leopon ist dadurch beeinträchtigt, daß alle Tonbandaufnahmen von Lautäußerungen dieser Hybriden in Gebäuden entstanden sind, damit sind wegen des Halls exakte Messungen nicht möglich. Die Rufdauer dürfte zwischen 0,6 bis 1,3 sec betragen, bei der Mehrzahl 0,8—1,0 sec. Innerhalb von 2 sec rufen die Leopons im vollrhythmischen Abschnitt ihrer ansatzweise strukturierten Rufreihe höchstens zwei Hauptrufe mit Nachstoßelement, die Dauer der Pausen zwischen den

Einzelrufen beträgt dann um 0,2—0,3 sec. In dieser Rufform des Leopon können Frequenzen im Bereich zwischen 0,15 bis über 7 kHz ausgebildet sein, oberhalb 5 kHz sind jedoch manchmal nur wenige Anteile vorhanden. Die Frequenzen hoher Intensität finden sich durchweg unter 3 kHz, in einigen Rufen auch noch hinauf bis zu 4 kHz, die größte Amplitude erreichen die unterhalb 1 kHz zwischen 0,25 bis 0,65 kHz, in der Mehrzahl der Rufe unter 0,45 kHz. Regelmäßige Lücken treten im Frequenzaufbau der Hauptrufe mit Nachstoßelement nicht auf. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Rufverlauf ist deutlich in der stärkeren Ausbildung hoher Anteile in der zweiten Lauthälfte, dem Nachstoßelement. Im Rufbeginn setzen alle wichtigen Frequenzanteile unterhalb 3 kHz ziemlich simultan ein, höhere folgen sukzessive. Zum Abbrechen der Frequenzen am Rufende ist wegen des Halleffekts keine Aussage möglich. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist — bei großen individuellen Unterschieden — in der ersten Lauthälfte eher clangartig mit Bereichen stellenweise spektraler Überlagerung und im Nachstoßelemente nahezu rein geräuschhaft spektral; hier ist nur basal der Verlauf einzelner Formanten noch teilweise angedeutet. Die allgemeine Formantform ist ein Bogen unterschiedlicher Überhöhung in der ersten Ruffhälfte, der in einem fast geradlinigen Schenkel zum Rufende hin ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist in den einzelnen Rufen unterschiedlich groß und beträgt zwischen den relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruffhälfte und den tiefsten im Rufbeginn, bisweilen auch am -ende, maximal 3:2, in der Mehrzahl der Rufe ca. 4:3. Die Basalformante ist überwiegend intensiv zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet, hat aber teilweise auch noch höherfrequente Anteile; tiefere Frequenzen unterhalb 0,2 kHz sind mit geringer Intensität und spektraler Verteilung vorhanden. Im Bereich unter 1 kHz sind 3—4 meist intensive Formanten ausgebildet; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . Zwischen den Formanten sind teilweise spektrale Frequenzanteile geringer Amplitude vorhanden.

### 3.3.2 Nachstoßer (s. Abb. 164, 165)

Der Nachstoßer ist eine kurze Rufform unterschiedlicher Lautstärke mit dunklem, tief geräuschhaft rauhen Klang. Ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zwischen Phasen größerer und kleinerer Amplitude ist zu hören. Nachstoßer treten vornehmlich am Ende der in Ansätzen strukturierten Rufreihe des Leopon auf, können aber auch im Anschluß an einen einzelnen Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet sein. Insgesamt bestehen große individuelle Unterschiede hinsichtlich des Auftretens von Nachstoßern in der Rufreihe und ihrem relativen Anteil an deren Zusammensetzung; beides verändert sich mit zunehmendem Alter der Tiere. Aussagen zur Motorik bei der Lautäußerung und zu Auslösung und Funktion dieser Rufform sind aus den schon erwähnten Gründen nicht möglich.

Die Intensität dieser Rufform des Leopon ist gering bis mittel, im Verlauf der Rufreihe zu deren Ende hin sind sie von abnehmender Lautstärke. Der interne rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßer ist strukturell kaum im Lautspektrogramm nachweisbar, aber meist deutlich auch vom menschlichen Ohr wahrnehmbar. Wie schon bemerkt, ist die Auswertung der Zeitparameter nur angenähert möglich. Die Dauer der Nachstoßer ist unterschiedlich, jedoch nahezu durchgehend zum Ende der Rufreihe hin fortschreitend abnehmend, von ca. 0,9 sec bis ungefähr 0,5 sec. Ziemlich einheitlich ist diese Abfolge der Einzelrufe aber erst bei den Hybriden im Alter von etwa 8—9 Jahren, hier werden die Pausen zwischen den einzelnen Nach-

stoßern zum Ende der Rufreihe hin auch immer größer. Bei jüngeren Tieren treten in diesem Merkmal große Schwankungen auf. Die ersten Nachstoßer als Abschluß der Rufreihe sind noch rhythmisch mit weitgehend gleichbleibendem Abstand von jeweils ca. 0,2—0,3 sec gereiht, die Pausen zwischen den Einzelrufen werden zum Ende der Rufreihe hin zunehmend länger und können dann bis etwa 0,8 sec betragen.

Diese Rufform des Leopon setzt sich aus Frequenzanteilen im Bereich von 0,15 bis 7 kHz zusammen; oberhalb 5 kHz sind nur vereinzelt Anteile vorhanden. Die intensiven finden sich unterhalb 4 kHz, die größte Amplitude liegt in der Mehrzahl der Rufe zwischen 0,2—0,3 kHz. Lücken treten in der Frequenzzusammensetzung des Nachstoßers nicht regelmäßig auf; sie ist im gesamten zeitlichen Verlauf des Rufes weitgehend gleichbleibend; Rufbeginn und -ende weisen nahezu simultanes Einsetzen bzw. Abbrechen der am Aufbau beteiligten Frequenzen auf. Die Frequenzverteilung ist überwiegend geräuschhaft spektral, besonders im intensiven Basalbereich unter 1 kHz können jedoch einzelne Formanten teilweise ausgebildet sein; sie lassen einen schwach gekrümmten Bogenverlauf erkennen. Der interne Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf ist anhand des Lautspektrogramms nicht meßbar. Die vorwiegend intensive Basalformante findet sich zwischen 0,2 und 0,25 kHz, ist aber stellenweise von noch tieferen, spektral zusammengesetzten Frequenzanteilen überlagert. Unterhalb 1 kHz sind partiell nicht mehr als drei Formanten ausgebildet; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3.

### 3.3.3 Vorstoßer (s. Abb. 164—167)

Der Vorstoßer ist eine kurze, geräuschhafte Lautform rauhen Charakters und geringer Intensität; sie wird inspirativ erzeugt. Bisweilen ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zu hören. Sie tritt — bei allerdings erheblicher individueller Varianz — im Zusammenhang der ansatzweise strukturierten Rufreihe des Leopon auf. Hier sind Vorstoßer vornehmlich im intensiven und weitgehend rhythmischen Abschnitt zusammen mit Nachstoßern ausgebildet, seltener auch mit Hauptrufen mit Nachstoßelement. Es entsteht der Eindruck, als ob die Tiere im Vorstoßer vor dem anschließenden intensiveren Ruf lauthaft Luft holen. Aus den schon erwähnten Gründen kann ich die Motorik bei der Lauterzeugung sowie Auslösung und Funktion dieser Rufform nicht besprechen.

Die Intensität der Vorstoßer ist sehr gering bis gering. Der interne rhythmische Intensitätswechsel ist im Lautspektrogramm strukturell nicht ausgeprägt, läßt sich aber in den relativ intensiveren Formen bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät hören. Die Auswertung der Zeitparameter unterliegt den Einschränkungen, die sich bei der Lautaufzeichnung innerhalb von Gebäuden ergeben; der Halleffekt führt zudem dazu, daß Vorstoßer im lautspektrographischen Bild mit dem anschließenden Laut verschmolzen sind.

Die Dauer der Vorstoßer beträgt je nach dem Grad ihrer Ausbildung etwa 0,075 bis 0,25 sec. In dem Teil der Rufreihe, der mit nahezu gleichen Pausen zwischen den Einzelrufen ziemlich einheitlicher Dauer und Intensität die deutlichste rhythmische Gliederung aufweist, dürften die einzelnen Vorstoßer ungefähr im Abstand von 0,7 bis 1,0 sec aufeinander folgen. Die Auswertung der Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer ist wegen ihrer ursprünglichen Aufzeichnung neben wesentlich lautstärkeren Rufformen beeinträchtigt. Im Lautspektrogramm sind Anteile zwischen 0,15 und 4,0 kHz nachweisbar; die intensiven finden sich unterhalb 2 kHz; die größte

Amplitude ist um 0,3 kHz erreicht. Soweit in dieser Hinsicht eine Aussage möglich ist, erscheint die Frequenzzusammensetzung der Vorstoßer im zeitlichen Verlauf ziemlich gleichbleibend und ohne Lücken. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform des Leopon ist ganz überwiegend spektral.

### 3.3.4 Rufreihe (s. Abb. 168, 169)

Eine in Ansätzen strukturierte Rufreihe stellt die vorherrschende Lautäußerung des Leopon dar. Sie zeigt in ihrer Ausbildung im Verlauf der Entwicklung auch der schon adulten Tiere noch erhebliche Veränderungen. Die Leopons sind die einzigen Hybriden in dieser Untersuchung, für die Tonbandmaterial mit Rufen unterschiedlich alter Tiere vorliegt. Neben dieser „vertikalen“ Veränderung sind die Rufreihen der einzelnen Tiere in ungefähr gleichem Alter teilweise auch recht unterschiedlich aufgebaut, ebenso variieren auch die Rufreihen desselben Individuums in ihrer Ausprägung. Insgesamt lassen sich aber doch gewisse, einheitliche Merkmale für Tiere gleichen Alters festhalten. Die Ruffolgen sind durchweg intensiv und von unterschiedlicher Dauer, bisweilen auch recht kurz. Je nach ihrer wechselnden Zusammensetzung sind sie auch in ihrem Klangcharakter variabel. Meist sind zumindest in ihrem Beginn einige Rufe mehr klangartigen Aufbaus vorhanden; das Ende der Rufreihe ist vorherrschend geräuschhaft rau. Als Einzelrufformen innerhalb der Ruffolge treten Hauptrufe mit Nachstoßelement, Nachstoßer und Vorstoßer auf; die beiden letzten vorwiegend in ihrer zweiten Hälfte. Insgesamt ist der relative Anteil der verschiedenen Rufe am Rufreihenaufbau wechselnd, einige bestehen überwiegend aus Hauptrufen mit Nachstoßelement, andere nahezu nur aus Vor- und Nachstoßern. Auch hier sind zwischen den Tieren im Alter von ca. 6 und denen von ungefähr 9 Jahren Unterschiede festzustellen, indem der Anteil der Vor- und Nachstoßer am Rufreihenaufbau bei den jüngeren Tieren größer ist als bei den älteren; dort sind relativ mehr Hauptrufe mit Nachstoßelement ausgebildet. Ebenso sind bei den älteren Leopons im mittleren Abschnitt der Rufreihe die Übergangsrufe (s. Abb. 166) häufiger — Hauptrufe mit Nachstoßelement mit im Verlauf der Rufreihe fortschreitend reduziertem klangartigen Anfangsteil bei ebenfalls abnehmender Ruflänge. Insgesamt kann man bei der Ruffolge des Leopons nicht von einem einheitlichen Lautgebilde („Gestalt“) sprechen, obwohl deutliche Ansätze in Richtung auf eine typische Ausbildung hinsichtlich der am Aufbau beteiligten Einzelrufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf vorhanden sind. Man darf diese Rufreihen als Zwischenformen zwischen ungliederten und strukturierten Lautfolgen ansehen, wobei die Ausprägung den letzteren näherkommt. Die Anzahl der Rufe in einer solchen Folge ist recht unterschiedlich und schwankt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 8—28, dabei sind Nachstoßer bzw. Hauptruf mit Nachstoßelement und der in der dazugehörigen Inspirationsphase erzeugte Vorstoßer als Lauteinheit betrachtet. Wegen der schon erheblichen Varianz in den Rufreihen desselben Individuums erscheint es nicht sinnvoll, eine durchschnittliche Anzahl von Einzelrufen pro Rufreihe anzugeben. Ebenso ist, wie bereits erwähnt, der relative Anteil der verschiedenen Rufformen an der Rufreihenausbildung stark schwankend. Weil eigene Beobachtungen nicht möglich waren, fehlen wie auch bei den vorher besprochenen Lautformen folgende Kriterien der Beschreibung: allgemeine Häufigkeit, Motorik der Lauterzeugung, Auslösung und Funktion. Als zusammenhängendes Lautgebilde ist die Rufreihe der Leopons von hoher Intensität, weist aber in ihrem Verlauf eine ziemlich

regelmäßige Veränderung der Lautstärke der Einzelrufe auf; auch in diesem Merkmal ergeben sich einige Unterschiede zwischen den Tieren verschiedenen Alters. Bei den älteren Leopons scheint es durchgehend einheitlicher ausgeprägt zu sein. Ein oder wenige einleitende Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von geringer Amplitude, manchmal fehlen sie allerdings auch, und die Rufreihe setzt gleich relativ laut ein. Die anschließenden sind von schnell ansteigender und dann fast gleichbleibend hoher Intensität; vor diesen und den anschließenden Übergangsrufen sind bisweilen auch Vorstoßer ausgebildet. Mit einigen Übergangsrufen und der abschließenden Folge von Vor- und Nachstoßern fällt die Lautstärke dann allmählich wieder ab. Dabei ist zu bedenken, daß die Vorstoßer von wesentlich geringerer Intensität als die Nachstoßer sind, die Lautstärke dieses Rufreihenabschnitts also von den letzteren bestimmt ist. Rufreihen jüngerer Tiere, die weitgehend aus einer alternierenden Folge von Vor- und Nachstoßern bestehen, können auch von ziemlich gleichbleibender Intensität sein — dabei ist die Intensität der beiden Einzelrufformen getrennt zu betrachten.

Die Dauer der Rufreihen bewegt sich je nach der Anzahl der sie zusammensetzenden Einzelrufe zwischen ungefähr 7—30 sec, also über einen erheblichen Bereich. Weil selbst die Rufreihen desselben Individuums wegen ihrer unterschiedlichen Zusammensetzung in ihrer Länge erheblich variieren, erscheint es wenig sinnvoll, eine mittlere Rufreihendauer anzugeben. Die Einzelruflängen zeigen im Verlauf der Rufreihe eine annähernd regelmäßige Veränderung; auch hier hat es nach dem vorliegenden Tonbandmaterial den Anschein, daß die älteren Tiere in der Ausprägung dieses Merkmals eine größere Einheitlichkeit zeigen als die jüngeren. Die ersten in ihrer Intensität ansteigenden Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von fortschreitend zunehmender Dauer, werden dann aber ungefähr in den lautesten Rufen des Rufreihenverlaufs wieder kürzer, was sich in den Übergangsrufen und den Vor- und Nachstoßern (beide in jeweils einer zusammengehörigen In- und Expirationsphase erzeugten Laute als Einheit gewertet) zum Ende der Rufreihe hin fortsetzt. Die einleitenden Hauptrufe mit Nachstoßelement dauern um 1,0 sec, die folgenden werden dann bis ca. 1,3 sec lang, dann werden sie wieder kürzer. Die letzten Nachstoßer in der Rufreihe — hier sind meist keine Vorstoßer mehr ausgebildet — dauern um 0,5—0,6 sec.

Die Pausen zwischen den Einzelrufen lassen hinsichtlich ihrer regelmäßigen Veränderung im Ablauf der Rufreihe eine ähnliche Beziehung zum Alter der Tiere erkennen wie die Dauer der Einzelrufe. Die Abstände zwischen den einleitenden Hauptrufen mit Nachstoßelement werden von 0,4—0,6 sec fortschreitend kürzer, bleiben dann aber zwischen den weiteren Hauptrufen mit Nachstoßelement, einschließlich der Übergangsrufe, und den ersten Vor-/Nachstoßern ziemlich gleichlang um 0,2—0,3 sec. Die Abfolge der letzten Vor-/Nachstoßer ist dann wieder zunehmend gedehnt mit Pausen zwischen den Einzelrufen bis zu 0,8 sec am Ende der Rufreihe.

#### 4. Ontogenese der Lautgebung

Die Materialsammlung zur Ontogenese des Lautgebungsverhaltens der Arten dieser Untersuchung ist noch lückenhaft, es erscheint aber trotzdem sinnvoll, die Ergebnisse der Auswertung der bisher erfaßten Lautformen vorzulegen und in die Er-

örterungen einzubeziehen<sup>1</sup>. Für die einzelnen Arten ist Material in sehr unterschiedlicher Fülle vorhanden, auch gelang es kaum, die Stimmentwicklung eines Tieres über einen längeren Zeitraum als ein halbes Jahr kontinuierlich zu verfolgen. Ebenso wie bei den adulten Tieren bleiben alle Lautäußerungen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens wie Fauchen, Spucken u. ä. unberücksichtigt. Lautformen, die beobachtet wurden, aber nicht auf Tonband aufgezeichnet werden konnten, sind mit angeführt. Die Ausführungen beziehen sich nur auf gesicherte Beobachtungen, so daß Diskontinuität im Auftreten eines Lautelements und der Zeitpunkt, für den es erstmals im Verlauf der Ontogenese erwähnt ist, den Stand der Materialsammlung widerspiegeln und nicht in jedem Fall auch den tatsächlichen Entwicklungsablauf.

Die Besprechung ist im folgenden so aufgebaut, daß die Ontogenese der Lautgebung für jede Art einzeln durch alle Altersklassen hindurch behandelt ist — soweit Aufnahmen dazu vorhanden sind —, innerhalb jeder Altersklasse jede Lautform gesondert. Lautelemente, die im Verlauf der Entwicklung der Jungtiere nur geringfügige Veränderungen durchlaufen, sind geschlossen für den gesamten Entwicklungsablauf besprochen.

#### 4.1 Puma (*Puma concolor*)

TEMBROCK (1970) gibt eine tabellarische Zusammenstellung der Lautäußerungen junger Pumas nach unveröffentlichten Untersuchungen von WOLTER und LINKE (1967). Das in dieser Arbeit hierzu ausgewertete Tonbandmaterial ist recht umfangreich und umfaßt die Stimmentwicklung junger Pumas außer der Altersklasse V, Aufnahmen aus der späten AK IV gegen Ende des ersten Lebensjahres sind ebenfalls kaum vorhanden. Die Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten der Jungtiere sind zahlreich.

##### 4.1.1 Altersklasse I

Während der ersten Lebensstade äußern die Jungtiere im wesentlichen nur eine Rufform, das geräuschhaft weinerliche Quärren. Es ist vorwiegend intensiv. Schon nach einigen Tagen zeigt es deutliche Ansätze zu einer eher klangartigen Ausbildung.

##### 4.1.1.1 Quärren (s. Abb. 170—172)

Diese Rufe sind hell geräuschhaft und rauh in ihrem Charakter. Sie sind durchweg kurz, können aber auch gedehnt werden. Neben lautstarken Formen kommen auch weniger intensive vor, ebenso sind interne Intensitätsschwankungen in gedehnten Lauten möglich. Allgemein rufen die Jungtiere nicht häufig, zwischen den einzelnen Individuen bestehen hier jedoch erhebliche Unterschiede. Bei der Artikulation dieses Lautelements mit voller Intensität ist das Maul weit aufgerissen, und die Körpermuskulatur zieht sich deutlich sichtbar zusammen. In Anbetracht der noch unterentwickelten Motorik rufen die Jungen im Liegen oder Umherkrabbeln. Die auslösenden Reize für das Quärren sind vielfältig: Hunger, Kälte, andauernder Verlust

<sup>1</sup>) Nach Abschluß des Manuskriptes erschien eine Untersuchung zur Lautgebung der Hauskatze im Zusammenhang der Jungenaufzucht, die auch die Lautäußerungen der Jungtiere behandelt (HÄRTEL 1975). Darin ergeben sich einige Parallelen zu den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit.

des Körperkontaktes mit dem Muttertier und/oder Wurfgeschwister(n). Die Funktion dieser Lautäußerung dürfte darin liegen, Fürsorgehandlungen der Mutter auszulösen, dies sicherlich auch trotz der unter Zoobedingungen (und wohl bisweilen auch im Freiland) bei allen Arten dieser Untersuchung nicht seltenen Erfahrung, daß Weibchen ihre Jungen nach der Geburt auch bei heftigem und andauerndem Rufen vernachlässigen oder sich gar nicht um sie kümmern. Andererseits ließ sich wiederholt durch Abspielen dieser Jungtierlaute vom Tonband besonders bei führenden Muttertieren anhaltende Aufmerksamkeit in Richtung der Schallquelle auslösen.

Die Intensität des Quärens schwankt über einen erheblichen Bereich, vornehmlich ist es jedoch von einer angesichts der geringen Körpergröße der Jungtiere erstaunlichen Lautstärke. Starke interne Intensitätsschwankungen sind nach dem bisher vorliegenden Tonbandmaterial in dieser Rufform nicht ausgebildet; sie setzt meist mit hoher Amplitude ein.

Die Ruflänge beträgt zwischen 0,25—0,7 sec, die Mehrzahl ist unter 0,4 sec lang; aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen konnten bisher nicht beobachtet werden. Das Quären wird häufig in Lautfolgen gereiht geäußert, dabei sind jedoch zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Abstände ausgebildet. Die Frequenzzusammensetzung dieser Rufform ist sehr variabel; es können Anteile im Bereich zwischen 0,3 — über 7 kHz ausgebildet sein; die meisten Rufe sind auf Frequenzen oberhalb 2,5 kHz beschränkt. Intensiv sind dabei diejenigen von 3 bis 6 kHz, die relative Amplitude noch höherer Anteile ist unterschiedlich. Das Intensitätsmaximum im Frequenzaufbau findet sich zwischen 4 und 5 kHz. Die Frequenzzusammensetzung der Rufe ist praktisch im gesamten Zeitverlauf gleichbleibend mit beinahe simultanem Einsetzen der Anteile im Rufbeginn und gleichartigem Abbrechen am Ende; durchgehende Lücken sind nicht regelmäßig ausgebildet. Die Frequenzverteilung im Quären ist während der ersten Lebensstage überwiegend geräuschhaft spektral, schon bald zeigen sich jedoch deutliche Ansätze zu einem mehr klangartigen Aufbau.

#### 4.1.2 Altersklasse II

Die Rufe der Jungtiere werden mit zunehmendem Alter fortschreitend klangartiger. Diese Entwicklung setzt schon am Ende der Altersklasse I ein; sie sind als Vogelrufe einzuordnen. Das Quären in seiner typischen Ausbildung wurde nicht über den ersten Lebensmonat hinaus beobachtet.

##### 4.1.2.1 Vogelruf (s. Abb. 175—181)

Die Vogelrufe sind in ihrer Mehrzahl klangartig, sehr hell und relativ kurz. Sie erinnern an hohe Pfeiftöne oder helle Vogellaute. Die Tiere werden mit zunehmender Mobilität ruffreudiger. Die jungen Pumas äußern diese Lautform in beliebiger Körperhaltung; eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den relativ intensiven Formen sichtbar; sehr unterschiedlich mit der wechselnden Lautstärke der Rufe ist auch die Maulöffnung bei ihrer Artikulation; sie wird weiter mit zunehmender Intensität. Als auslösende Reize für die Vogelrufe in diesem Alter lassen sich ebenfalls Hunger, Unterkühlung, längere Trennung vom Muttertier und/oder Wurfgeschwister(n) u. a. nennen. Hinzu kommen Vogelruf oder Mauzer des Muttertiers (oder auch anderer adulter Pumas) sowie die gleiche Lautform der Wurfgeschwister. Alle werden mit großer Regelmäßigkeit von den Jungtieren beantwortet. Die aus diesen Beobachtungen ableitbaren Funktionen des Vogelrufes



bestehen einmal wohl weiterhin darin, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, andererseits aber auch mit der zunehmenden Mobilität der Jungen den Zusammenhalt sowohl der Wurfgeschwister untereinander als auch mit der Mutter aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Vogelrufe ist über einen großen Bereich variabel, ein zunehmend geräuschhafter Charakter mit wachsender Lautstärke ist wahrscheinlich. Die Intensitätsverteilung im Zeitverlauf der Rufe ist ziemlich gleichmäßig. Die Rufdauer schwankt zwischen 0,25—0,5 sec. Die Vogelrufe werden häufig gereiht und können recht schnell aufeinander folgen, zwischen den Einzelrufen bestehen jedoch keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich dieser Lautform umfaßt im wesentlichen Anteil von 2 bis über 7 kHz; tiefere Frequenzen sind nur vereinzelt vorhanden, unterschiedlich ist auch der Grad der Ausbildung derjenigen oberhalb 5 kHz. Die Anteile großer Amplitude finden sich zwischen 3—5 kHz, teilweise auch noch darüber; das Intensitätsmaximum liegt vorwiegend zwischen 3—4 kHz, in einigen Rufen aber auch bis hinauf zu 4,6 kHz. Bis auf den meist durchgehend fehlenden basalen Bereich finden sich keine regelmäßigen Lücken in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufe. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf zeigt in den einzelnen Lauten einige Unterschiede. Ziemlich einheitlich setzen alle Anteile im Rufbeginn fast simultan ein; er ist reich an hohen Frequenzen. Das Rufende ist im wesentlichen auf den intensiven Bereich zwischen 2—4 kHz beschränkt und bricht nicht so abrupt ab. Manche Rufe lassen eine leichte Bogenform in der zeitlichen Anordnung ihrer Frequenzanteile erkennen. Die Frequenzverteilung ist in der Mehrzahl der Rufe klangartig, es liegen aber auch solche überwiegend spektraler Zusammensetzung vor. Der Formantverlauf zeigt trotz stellenweise spektraler Überlagerung deutlich eine Bogenform, die jedoch einigen Abwandlungen unterliegen kann. Der innerhalb derselben Formante im Rufverlauf überwundene Tonhöhenunterschied ist teilweise erheblich; in den meisten Lauten liegen Rufbeginn und -ende für dieselbe Formante ungefähr im gleichen Frequenzbereich; die Rufmitte enthält in der Bogenwölbung ihre relativ höchsten Anteile. Der Tonhöhenwechsel zwischen diesen Stellen dürfte höchstens 1:2:1 betragen, in der Mehrzahl der Rufe wohl weniger. Die Basalformante ist im Bereich zwischen 2—4 kHz ausgebildet und enthält meist die intensivsten Anteile in der Rufzusammensetzung; die nächsthöheren fallen in der Amplitude ihrer Frequenzanteile dagegen durchweg deutlich ab. Neben einer Formante, deren Anteile sich zu denen der Basalformante wie 2:1 verhalten — also die erste Harmonische —, sind zwischen diesen beiden manchmal noch Nebenformanten unterschiedlicher Anzahl und geringer Intensität ausgebildet. Daneben kommen auch Vogelrufe mit anderem Formantaufbau vor.

#### 4.1.3 Altersklasse III

Mit der fortschreitenden Entwicklung bleiben die Vogelrufe als einzige Rufform junger Pumas weiterhin erhalten.

##### 4.1.3.1 Vogelruf (s. Abb. 182—189)

Diese Laute bleiben überwiegend klangartig und sehr hell, einem hochfrequenten Pfeifen ähnlich. Sie nehmen in ihrer Häufigkeit noch zu. Oft rufen die Jungtiere jetzt auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur beim Rufen ist nur in den intensiven Formen schwach ausgebildet. Die Maulöffnung ist sehr unterschiedlich, von nur ganz leicht

angehobenen Oberlippen bei praktisch geschlossenen Kiefern bis zu voller Öffnung und zurückgezogenen Oberlippen, so daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge sichtbar sind. Dabei scheint eine zunehmende Maulöffnung mit steigender Lautstärke der Rufe gekoppelt zu sein, wahrscheinlich nehmen die intensiveren Rufe auch in ihrem klanghaften Charakter fortschreitend ab. Als wichtiger auslösender Reiz für die Artikulation des Vogelrufes ist bei jungen Pumas auch dieses Alters dieselbe Lautäußerung eines anderen Jungtieres zu nennen; gleiches gilt für den entsprechenden Laut adulter Tiere, ebenso deren Mauzer. Jungpumas dieses Alters beantworten nahezu jeden Vogelruf oder Mauzer eines Artgenossen, ebenso Imitationen des Vogelrufes seitens des Beobachters. Die Jungtiere rufen auch, wenn man sie vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern trennt, desgleichen äußern sie Vogelrufe, wenn sie nach der Trennung wieder zusammenkommen. Die Funktion dieser Lautform ist bei jungen Pumas dieser Altersstufe damit wohl primär darin zu sehen, daß sie dazu dient, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier aufrechtzuerhalten und dessen Fürsorgereaktionen auszulösen.

Die Intensität der Vogelrufe ist über einen großen Bereich variabel, insgesamt ist sie aber nicht mehr als mittel. Auch hier ist es wahrscheinlich, daß mit zunehmender Lautstärke der Rufe ihr klangartiger Aufbau zurückgeht. Intensive Formen können bisweilen geringfügig gedehnt sein.

Die Intensitätsverteilung im Zeitverlauf ist weitgehend gleichmäßig; im Rufbeginn ist sehr schnell eine hohe Amplitude erreicht; am Lautende ist der Intensitätsabfall nicht so abrupt. Im vorliegenden Tonbandmaterial schwankt die Dauer der Rufe zwischen 0,25—0,75 sec, die kürzeren sind eher klangartig in ihrem Aufbau. Sind mehrere Vogelrufe zu einer Lautfolge gereiht, so ist diese in ihrer Abfolge arhythmisch. Die Frequenzzusammensetzung der einzelnen Vogelrufe ist recht unterschiedlich, allgemein können Anteile im Bereich von 1—7 kHz ausgebildet sein. Besonders variabel ist das Vorhandensein basaler Frequenzen und solcher oberhalb 6 kHz. Auffällig ist die Änderung der Frequenzzusammensetzung der Rufe im Verlauf dieser Altersklasse, die Anteile mit großer Amplitude verlagern sich mit zunehmendem Alter in tiefere Frequenzbereiche. Während im dritten Lebensmonat die Frequenzen großer Intensität oberhalb 3 kHz mit einem Maximum zwischen 5,5 bis 6,5 kHz zu finden sind, ist die Mehrzahl der Vogelrufe im 6. Lebensmonat im wesentlichen aus Anteilen unterhalb 4 kHz aufgebaut. Die größte Amplitude ist dann um 3 kHz erreicht. Außer dem häufigen Fehlen der basalen Anteile unter 1,5 kHz sind in dieser Lautform keine weiteren Lücken im Frequenzaufbau vorhanden. Dieser weist meist im zeitlichen Verlauf des Rufes eine deutliche Änderung auf. Oft haben die Rufe eine Bogenform, Rufanfang und -ende setzen sich aus Anteilen im gleichen Frequenzbereich zusammen, die Rufmitte hat wesentlich höhere. Abwandlungen dieses Verlaufs sind häufig in der Form, daß einmal der ansteigende Anfangsbogen (s. Abb. 183) oder auch der wieder abfallende Bogenteil in der zweiten Ruhhälfte weitgehend reduziert sein kann (s. Abb. 185, 186). Die Frequenzverteilung zeigt ein gemischtes Bild, denn die am Rufaufbau beteiligten Formanten sind durch spektrale Überlagerung breit verwischt. Der Formantverlauf weist einige Varianz auf, läßt aber doch allgemein eine Bogenform erkennen. Der innerhalb einer Formante durchlaufene Tonhöhenunterschied ist teilweise erheblich und beträgt zwischen ihren relativ höchsten und tiefsten Anteilen in manchen Rufen bis zu 4:1; die relative Lage der Extremstellen im Rufverlauf wechselt mit der allgemeinen

Veränderung der Frequenzzusammensetzung. Ist ein voller Bogen ausgebildet, setzt die Rufmitte sich aus den höchsten Anteilen zusammen, Rufbeginn und -ende enthalten die tiefsten; je nachdem, ob der ansteigende oder der abfallende Bogenschmel reduziert ist, verändert sich die Lage der relativ tiefsten Frequenzanteile. In diesen Vogelrufen kann auch zwischen Rufbeginn und -ende ein erheblicher Tonhöhenunterschied bestehen, bis zu 3:1 bzw. 1:3, je nach der Art der Reduktion. Die Rufe sind meist nur aus einer oder zwei breit verwishten Formanten zusammengesetzt. Ihre Frequenzanteile stehen im Verhältnis wie 1:2.

#### 4.1.4 Altersklasse IV

Der Vogelruf bleibt auch bei jungen Pumas im zweiten Lebenshalbjahr die einzige bisher beobachtete Rufform. Obwohl sie ihr Intensitätsspektrum wohl erheblich erweitert, verändert sich ihr Lautcharakter nicht.

##### 4.1.4.1 Vogelruf (s. Abb. 190—194)

Diese Lautform ist weiterhin sehr hell und klangartig, meist auch ziemlich kurz; manchmal ist sie zweiteilig mit Anlaut ausgebildet. Im Lautverlauf ist durchweg ein Tonhöhenwechsel deutlich zu hören. Die Ruffreudigkeit der Jungpumas bleibt relativ hoch, vor allen Dingen, wenn mehrere Wurfgeschwister zusammen sind. Die Körperhaltung bei der Artikulation des Vogelrufes ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur bei relativ intensiven Rufen sichtbar. Bei diesen ist auch das Maul so weit geöffnet, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen; in leisen Formen sind die Oberlippen nur leicht angehoben.

Auslösende Reize für die Artikulation des Vogelrufes sind die gleiche Lautäußerung eines anderen Jungtieres oder eines erwachsenen Pumas, ebenso deren Mauzer. Vom Muttertier oder den Wurfgeschwistern getrennte junge Pumas äußern diesen Laut mit großer Regelmäßigkeit. Seine Funktion dürfte also im Dienste des Zusammenhalts des Verbandes der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier zu sehen sein.

Die Intensität der Vogelrufe ist über einen erheblichen Bereich variabel, kurze Formen sind eher leise. In den Vogelrufen mit Anlaut besteht eine Intensitätslücke zwischen den beiden Lautkomponenten. In Lautfolgen sind diese Rufe ohne regelmäßige Abstände gereiht. Die Lautdauer schwankt zwischen 0,15—0,55 sec. Bei der Ausbildung eines Anlautes (s. Abb. 194) ist dieser kaum länger als 0,1 sec, der Abstand zum Hauptteil des Lautes übersteigt 0,1 sec ebenfalls nicht. Vogelrufe können sich aus Frequenzen im Bereich von 0,3 — über 7 kHz zusammensetzen, sind in ihren Anteilen aber sehr variabel. Die mit großer Amplitude finden sich durchweg zwischen 2—5 kHz, jedoch ist der Grad der Ausbildung besonders der höheren Frequenzen sehr unterschiedlich. Die Lage der Frequenzanteile mit maximaler Intensität verändert sich vom Beginn dieser Altersklasse um 3,0 kHz nach ca. 2,5 kHz am Ende des zweiten Lebenshalbjahres, in einzelnen Lauten können sie sich aber wohl auch noch höher befinden. Der Anlaut setzt sich vorwiegend aus Anteilen unterhalb 2 kHz zusammen. Lücken im Aufbau dieser Rufform tauchen nur zwischen dem Anlaut und dem Hauptteil des Lautes auf, nicht jedoch regelmäßig in den einteiligen Formen. Es ist nicht auszuschließen, daß in den zweiteiligen Vogelrufen im Zwischenbereich Frequenzanteile sehr geringer Intensität vorhanden sind, die in Relation zu der der übrigen im Lautaufbau unterhalb der Erfassungsgrenze des Laut-

spektrographen bei der gewählten Aussteuerung liegen. Sehr deutlich ist die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Verlauf der Rufe, vorherrschend ist eine Bogenform mit den relativ tiefsten Anteilen im Anfang und Ende des Lautes und den höchsten um die Rufmitte. Die verschiedenen Reduktionen dieser Figur, die in der vorhergehenden Altersklasse besprochen sind, treten weiterhin auf (s. Abb. 193). Die Frequenzverteilung in den Vogelrufen ist überwiegend klingartig, wenngleich einige Formanten auch stellenweise spektral überlagert sein können. Die Formantform ist ein Bogen meist erheblicher Überhöhung, der in einigen Rufen Abwandlungen seines Verlaufs aufweisen kann. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist groß, je nach der unterschiedlichen Ausprägung der Rufe wechselt die Lage der relativ tiefsten Frequenzen, die höchsten sind durchgehend ungefähr um die Rufmitte ausgebildet. Zwischen den Extremstellen kann der Tonhöhenunterschied bis zu 4:1 und wohl noch mehr betragen, zwischen Rufbeginn und -ende 3:1 bzw. 1:3, je nach Art der strukturellen Reduktion. Die basale Formante setzt sich aus Frequenzanteilen im Bereich unterhalb 4 kHz zusammen und ist die relativ intensivste; oft ist nur noch eine weitere ausgebildet, deren Anteile zu denen der Basalformante im Verhältnis von 2:1 stehen. Manchmal sind es auch mehr Formanten, dann ergibt sich der Formantquotient mit 1:2:3: . . .

#### 4.1.5 Altersklasse V

Die Rufaktivität der Tiere läßt gegenüber dem ersten Lebensjahr nach; alle beobachteten Rufe sind dem Kontinuum Vogelruf/Mauzen zuzuordnen, die erste Ausbildung ist weiterhin vorherrschend. Die Angabe der Strukturmerkmale ist nicht möglich, weil bisher kein Tonbandmaterial mit Rufen aus dieser Altersklasse vorliegt.

#### 4.1.6 Weitere Lautelemente junger Pumas (s. Abb. 195)

Neben den im Zusammenhang dieser Untersuchung nicht berücksichtigten Lauten wie Fauchen, Spucken u. ä. — diese besitzen die Jungtiere schon in den ersten Lebensstagen in typischer Ausbildung — wurden zwei weitere Lautelemente der adulten Pumas auch bei den Jungtieren beobachtet.

Das Gurren äußerten zwei männliche Jungtiere im Alter von ungefähr sechs Monaten wiederholt dann, wenn man sie vom Muttertier und dem anderen Wurfgeschwister abgesperrt hatte, meist in Lautfolgen zusammen mit Vogelrufen. Nach dem Höreindruck war kein struktureller Unterschied zum entsprechenden Laut der adulten Tiere festzustellen. Auch bei den Jungtieren dürfte das Gurren die Funktion eines Lock- und eventuell auch Beschwichtigungslautes besitzen.

Als weiteres Lautelement wurde das Schnurren (s. Abb. 195) mehrfach bei einem etwa zehnmonatigen männlichen Jungtier beobachtet; es äußerte es wiederholt, während es neben seiner Mutter lag und sich mit dieser gegenseitig das Fell beleckte. Auch das Schnurren kommt also im gleichen Zusammenhang wie bei adulten Pumas vor. Nach dem Höreindruck entspricht das Schnurren der Jungtiere strukturell voll dem der erwachsenen Artgenossen. Dies bestätigt das lautspektrographische Bild, die vorliegende Aufnahme ist allerdings von geringer Qualität, so daß keine volle, exakte Analyse möglich ist.

#### 4.2 Nebelparder (*Neofelis nebulosa*)

Nebelparder sind bisher nur in wenigen zoologischen Gärten der Welt gezüchtet worden, daher gestaltete sich die Sammlung von Tonbandmaterial zur Stimment-

wicklung dieser Art schwierig. Einige lautmalende Beschreibungen der Rufe sehr junger Nebelparder geben FELLNER (1968) und HEMMER (1968). Die vorliegenden Tonbandaufnahmen gehen auf wenige Individuen zurück; einige waren von Menschen aufgezogen, womit sicherlich Einflüsse auf ihr Lautgebungsverhalten gegeben sind. Direkte Beobachtungen von Weibchen mit Jungtieren waren nicht möglich, so daß vor allen Dingen zur Auslösung und Funktion der in diesem Zusammenhang auftretenden Lautformen nur Vermutungen möglich sind.

#### 4.2.1 Altersklasse II

Die ausgewerteten Rufe stammen von zwei weiblichen Jungtieren im Alter von neun Wochen, sie wurden ohne Sichtmöglichkeit auf die rufenden Tiere aufgenommen. Die Rufe der Jungen lassen sich in zwei Gruppen unterteilen, die aber über einen Zwischenbereich von Misch- bzw. Übergangslautformen miteinander verbunden sind. Das Quärren ist relativ lautstark und überwiegend geräuschhaft „weinerlich“, das Mauzen ist dagegen meist leiser und sehr hell klingartig, fast pfeifend. Nur für das Quärren liegen Tonbandaufnahmen in für die Lautspektrographie ausreichender Qualität vor.

##### 4.2.1.1 Quärren (s. Abb. 196—198)

Wie beschrieben sind diese Rufe meist von relativ hoher Intensität und hell geräuschhaft. Allgemein äußern die Jungtiere diese Lautform wohl nicht häufig. Hinsichtlich Körperhaltung während der Rufartikulation, sichtbarer Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung und dem Grad der Maulöffnung dabei sind aus dem erwähnten Grund keine Aussagen möglich. Zu auslösenden Reizen dieser Lautäußerung läßt sich nur soviel festhalten, daß die Jungtiere wohl rufen, wenn sie von der Mutter und/oder den Wurfgeschwistern getrennt sind, dabei antworten sie sich vielleicht gegenseitig und eventuell auch dem Muttertier auf dessen Mauzer hin. Die Funktion des Quärrens dürfte damit darin zu sehen sein, daß es einmal Fürsorgereaktionen der Mutter auslöst und zum anderen den Zusammenhalt der Jungtiere mit ihr und im Verband der Wurfgeschwister gewährleistet.

Die Intensität des Quärrens ist angesichts der geringen Körpergröße der Jungen erheblich, leise Formen kommen aber auch vor. Die Intensitätsverteilung im Zeitverlauf dieser Laute ist meist ziemlich gleichmäßig, einige weisen jedoch auch deutliche interne Veränderungen ihrer Lautstärke auf, indem sie z. B. nach leisem Beginn zu voller Intensität anschwellen oder umgekehrt nach sehr lautstarkem Beginn leise ausklingen. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen schwellen mehrfach in ihrer Intensität an und wieder ab. Im vorliegenden Tonbandmaterial beträgt die Dauer dieser Lautform zwischen 0,3—1,5 sec. Meist sind mehrere zu einer Lautfolge gereiht, die Pausen zwischen den einzelnen Rufen darin sind unregelmäßig. Der Frequenzbereich des Quärrens umfaßt Anteile von 0,4—4,5 kHz, höhere sind wahrscheinlich aufgrund der Aufnahmebedingungen nicht erfaßt. Die große Amplitude finden sich zwischen 1,5—4,0 kHz, das Intensitätsmaximum ist in wechselnder Lage im Bereich von 2—3 kHz erreicht. Im Frequenzspektrum dieser Rufe lassen sich keine signifikanten Lücken feststellen. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf zeigt meist ein Vorherrschen etwas tieferer Anteile im Rufbeginn und -ende, um die Lautmitte sind die höchsten ausgebildet. In den aus mehreren Einzelrufen gekoppelten Formen wiederholt sich dieser Aufbau mehrfach. Das Einsetzen der wesentlichen Frequenzanteile am Anfang des Lautes und ihr Abbre-

chen am Ende erfolgen oft jeweils ziemlich simultan. Die Frequenzverteilung im Quären läßt trotz teilweise starker spektraler Überlagerung den Verlauf einzelner Formanten erkennen; ihre Form ist ein unterschiedlich überhöhter Bogen, der einige Abwandlungen durch seine weitgehende Reduktion auf ansteigenden oder abfallenden Schenkel aufweisen kann. Damit variiert auch der in einer Formante durchlaufene Tonhöhenwechsel. Er kann — bei voller Ausbildung des Bogens — zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Anfang und Ende des Rufes bis zu 3:1 und vielleicht mehr betragen, ist meist jedoch geringer. Zudem sind die basalen Anteile von nur sehr geringer relativer Amplitude; im intensiven Teil einer Formante ist ein Tonhöhenunterschied von kaum mehr als ungefähr 3:2 überwunden. Die Lage und relative Intensität der Basalformante zeigt einige Varianz; sie kann Frequenzanteile aus dem Bereich zwischen 0,4—1,6 kHz enthalten. Die Zahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist unterschiedlich — in einigen Lauten ist es neben der Basalformante nur noch eine weitere —; die Zwischenformantbereiche enthalten Frequenzanteile spektraler Verteilung; in einigen Rufen sind hier auch Nebenformanten ausgebildet. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . . , sind Nebenformanten vorhanden, so kann er auch z. B. 1:4/3:5/3:2: . . . lauten.

#### 4.2.2 Altersklasse III

Das Material in dieser Altersklasse geht auf Beobachtungen und Tonbandaufnahmen von zwei weiblichen Jungtieren im Alter von ca. 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Monaten zurück, die von Menschen aufgezogen waren. Ihre Rufe sind alle als Mauzer einzuordnen, überwiegend von großer Tonhöhe und klangartig in ihrem Charakter.

##### 4.2.2.1 Mauzen (s. Abb. 199—205)

Die Mauzer der jungen Nebelparder in diesem Alter sind unterschiedlich laute Rufe mit meist deutlichem internen Tonhöhenwechsel; sie sind vorwiegend tonal und klingen hell pfeifend, mit steigender Intensität werden sie durchweg geräuschhafter. Die beiden beobachteten Jungtiere riefen recht häufig, meist wohl spontan. Die Lautgebung erfolgt in beliebiger Körperhaltung, nur in den intensiven Formen ist eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung sichtbar. Die Maulöffnung variiert mit der unterschiedlichen Lautqualität; die intensivsten Mauzer äußern die Jungen mit weit geöffnetem Maul, so daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen, leise meist mit nur leicht geöffnetem Maul und etwas angehobenen Oberlippen. Auch hier ergeben sich aber Unterschiede je nach der Tonhöhe der Mauzer. Auslösung und Funktion dieser Lautform, soweit sie aus den Beobachtungen ersichtlich waren, sind sicherlich auch beeinflusst durch das Aufwachsen dieser Tiere im ständigen Kontakt mit dem Menschen. Neben der schon erwähnten relativ hohen Rate der Spontanartikulation besonders der leisen Mauzer waren Rufe dann regelmäßig zu hören, wenn die beiden Jungtiere voneinander getrennt wurden oder sich nach der Trennung wieder begegneten, gleiches galt für ein solches Vorgehen mit den Tieren vertrauten Personen. Ebenso löste der Aufenthalt in einer unbekanntem Umgebung wiederholt Mauzen aus. Die Funktion dieses Lautelements dürfte wohl darin liegen, den Kontakt der Wurfgeschwister untereinander — bei größerer Distanz mit steigender Intensität der Rufe — und mit dem Muttertier aufrechtzuerhalten.

Die Lautstärke der Mauzer ist unterschiedlich, die intensivsten Formen können

angesichts der Körpergröße der Jungtiere recht laut sein. Die interne zeitliche Intensitätsverteilung ist variabel, aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen (s. Abb. 205) zeigen eine wiederholte Veränderung der Lautstärke in ihrem Verlauf. Manche Mauzer sind zweisilbig mit einem leiseren kurzen Anlaut oder auch Endlaut (s. Abb. 204) und einem intensiven Hauptteil aufgebaut, bisweilen sind beide Bestandteile des Rufes ganz getrennt. Die Dauer dieser Rufform beträgt zwischen 0,15 bis ungefähr 1 sec, die Mehrzahl der intensiveren ist länger als 0,3 sec. Häufig sind Mauzer zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen aber keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich dieser Lautform junger Nebelparder kann Anteile zwischen 0,25—7 kHz umfassen, ist jedoch sehr unterschiedlich im Grad der Ausbildung basaler Frequenzen unter 1 kHz und höherer oberhalb 5 kHz. Von hoher Intensität sind durchgehend die Anteile von ca. 1,8 bis 4 kHz, manchmal auch noch etwas darüber; die größte Amplitude findet sich in der Mehrzahl der Rufe um 2,8 kHz. Es liegen jedoch auch einige Mauzer mit dem Intensitätsmaximum bis hinauf zu 3,9 kHz vor, seine relative zeitliche Lage im Rufverlauf läßt keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Die Frequenzzusammensetzung der Mauzer weist keine regelmäßigen Lücken auf. Ihre Änderung als Funktion der Zeit innerhalb des Lautes ist unterschiedlich ausgebildet. In der Regel enthält die Rufmitte relativ höhere Frequenzanteile als Anfang und Ende. Im Hauptfrequenzbereich erfolgen Einsetzen im Rufbeginn und Abbrechen am Ende jeweils ziemlich gleichzeitig für alle Anteile. Die Frequenzverteilung in den Mauzern junger Nebelparder dieser Altersstufe ist überwiegend klangartig, auch bei stellenweise spektraler Überlagerung ist der Formantenaufbau noch deutlich zu erkennen. Der Formantverlauf weist eine gewisse Variabilität auf, die Grundform ist jedoch ein deutlich überhöhter Bogen. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf ist erheblich und kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Anfang und Ende des Lautes bis zu 2:1 betragen. In Formen, deren Formantenaufbau im wesentlichen auf den ansteigenden oder abfallenden Schenkel des Bogens reduziert ist, kann dieser Tonhöhenunterschied noch größer sein und ist dann auch zwischen Beginn und Ende des Mauzers beträchtlich. Die Basalformante ist in allen vorliegenden Rufen von relativ geringer Intensität und findet sich in unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich von 0,25—1,5 kHz. Die Anzahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist gering, insgesamt sind es meist nicht mehr als 6. Von größerer Amplitude sind zwischen 1 und 3 im Frequenzbereich von 1,8 bis 4 kHz. Dazwischen finden sich stellenweise noch Anteile geringerer Intensität und spektraler Verteilung. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

#### 4.2.3 Altersklasse IV

Das bearbeitete Tonbandmaterial geht auf eines der weiblichen Jungtiere zurück, das schon in der vorhergehenden Altersklasse beobachtet werden konnte, sowie auf ein weiteres junges Weibchen im Alter von ungefähr 8 Monaten. Alle Rufe sind eindeutig als Mauzer einzuordnen.

##### 4.2.3.1 Mauzen (s. Abb. 206—209)

Die Mauzer sind weiterhin unterschiedlich in ihrer Intensität und auch etwas variabel in ihrer Tonhöhe, überwiegend allerdings ziemlich hell klangartig und mit deutlichem internen Tonhöhenwechsel. Beide Tiere äußerten diese Lautform recht häufig. Die Körperhaltung bei der Artikulation der Mauzer ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den relativ intensiven

Formen schwach sichtbar. Die Maulöffnung dabei ist je nach der Lautstärke und Tonhöhe der Rufe recht unterschiedlich. Mit steigender Intensität geht eine weitere Öffnung des Maules einher, bei relativ sehr hoher sind die Oberlippen so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind. Die wesentlichen auslösenden Reize für die Artikulation dieser Rufform sind nach den vorliegenden Beobachtungen weiterhin die Trennung von den Wurfgeschwistern oder die Wiederbegegnung mit ihnen nach der Trennung. Entsprechendes gilt für den Tieren vertraute Personen. Auch einige Zeit nach dem Umsetzen in eine neue Umgebung rufen die Jungtiere. Soweit hiernach auf die Funktion der Mauzer Schlüsse möglich sind, stehen sie wohl im Dienste des Zusammenhalts des Wurfgeschwisterverbandes untereinander und mit dem Muttertier.

Die Intensität dieser Rufform ist unterschiedlich, übersteigt eine mittlere Lautstärke aber kaum. Die zeitliche Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist ziemlich homogen, einzelne Rufe sind jedoch auch zweisilbig mit leisem, kurzen Anlaut und wesentlich intensiverem anschließenden Hauptteil aufgebaut (s. Abb. 206), beide können auch bis zu 0,05 sec auseinanderliegen. In aus mehreren Einzellauten gekoppelten Formen schwillt die Lautstärke im Rufverlauf wiederholt an und ab. Die Dauer der Mauzer beträgt im vorhandenen Tonbandmaterial zwischen 0,2—0,75 sec, die Mehrzahl der Rufe ist länger als 0,35 sec. Häufig sind die Mauzer arhythmisch zu Lautfolgen gereiht. Die Frequenzbestandteile in den Rufen junger Nebelparder dieser Altersstufe sind recht unterschiedlich, grundsätzlich können Anteile zwischen 0,2 — über 7 kHz vorkommen, besonders die Frequenzen unterhalb 0,5 kHz und über 5 kHz variieren aber in ihrer relativen Ausbildung. Variabel ist auch der Bereich mit Frequenzen großer Amplitude in den einzelnen Lauten; alle haben solche zwischen 1—3 kHz. Das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung erreichen die Anteile zwischen 1,6—2,7 kHz, in der Mehrzahl der ausgewerteten Rufe findet es sich über 2,3 kHz. Der Frequenzaufbau der Mauzer weist keine regelmäßigen Lücken auf, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist in den einzelnen Lauten unterschiedlich, meist zeigen jedoch Rufanfang und -ende ein ziemlich gleichzeitiges Einsetzen bzw. Abbrechen der wesentlichen am Aufbau beteiligten Frequenzen, und in der Rufmitte finden sich die relativ höchsten Anteile, so daß sich ein bogenförmiger Verlauf ergibt. Bei zweisilbiger/-teiliger Artikulation des Mauzers mit leisem Anlaut enthält dieser erste Teil des Lautes nur die relativ basaleren Anteile unterhalb 3 kHz. Die Frequenzverteilung ist trotz des teilweise recht geräuschhaften Höreindrucks von dieser Lautform — besonders in den intensiveren Formen — vorwiegend klangartig, läßt allerdings in einigen Rufen Bereiche spektraler Überlagerung erkennen. Der Formantaufbau ist deutlich und zeigt einen Bogenverlauf einiger Varianz, je nach dem Grad der Reduktion des ansteigenden oder abfallenden Schenkels. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes bis zu 2:1 betragen, ist in der Mehrzahl der Mauzer aber geringer. Die Basalformante ist in fast allen dieser Rufe von relativ geringerer Intensität und setzt sich etwas variierend vorwiegend aus Frequenzen unter 1 kHz zusammen. Die Anzahl der im Bereich bis 3 kHz ausgebildeten Formanten ist unterschiedlich und schwankt zwischen 3—8, da teilweise weniger intensive Nebenformanten zwischen den Hauptformanten vorhanden sind. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , bei Ausbildung von Nebenformanten mit 1:3/2:2:5/2 :3: . . .



#### 4.2.4 Altersklasse V

In dieser Altersstufe war nur ein weibliches Jungtier für Beobachtungen und Tonaufnahmen zugänglich. Es handelt sich um dasselbe Individuum, dessen Stimmentwicklung schon in den beiden vorhergehenden Altersklassen ausgewertet ist. Alle Rufe sind als Mauzer einzustufen, die bei erheblicher Varianz in Tonhöhe und Intensität zunehmend dunkleren Klangcharakter aufweisen.

##### 4.2.4.1 Mauzen (s. Abb. 210, 211)

Angesichts der Körpergröße der subadulten Nebelparder sind die Mauzer noch recht hell und weiterhin überwiegend klanghaft, mit gesteigerter Intensität erscheinen sie vom Gehöreindruck zunehmend geräuschhaft. Der interne Tonhöhenwechsel ist mit der wechselnden Tonhöhe der einzelnen Rufe unterschiedlich, meist aber noch gut wahrnehmbar. Die allgemeine Rufaktivität nahm bei dem einen beobachteten Tier gegenüber den vorhergehenden Altersstufen ab, dennoch waren Mauzer von ihm ziemlich regelmäßig zu vernehmen. Die Körperhaltung, in der diese Rufform erzeugt wird, ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nur in den intensiven Formen sichtbar. Das Maul ist in diesen auch weit geöffnet und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen, ansonsten ist die Maulöffnung sehr variabel. Dieses eine vom Menschen aufgezogene Weibchen mauzte besonders im Kontakt mit ihm vertrauten Personen, wenn diese sich ihm näherten oder nach einiger Zeit der Beschäftigung mit ihm sich wieder entfernten. Ebenso beantwortete es oft Mauzer oder Hauptrufe eines in einem Nachbarkäfig gehaltenen adulten Nebelparder-Männchens. Aus diesen Beobachtungen läßt sich wohl ableiten, daß die Mauzer im Dienste des Zusammenhalts einer Gruppe von Tieren stehen. Ob die Jungtiere in diesem Alter im Freiland noch im Verband der Wurfgeschwister oder auch weiterhin mit dem Muttertier zusammenbleiben, ist nicht bekannt.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, deutliche Änderungen der Intensitätsverteilung im Zeitverlauf der Laute sind im vorliegenden Material nicht festzustellen. Aus mehreren Einzellaute gekoppelte Formen mit an- und abschwelliger Lautstärke wurden beobachtet, konnten aber nicht aufgezeichnet werden. Die Ruflänge bewegt sich dementsprechend in einem relativ engen Bereich zwischen 0,3 bis 0,6 sec. Häufig sind die Mauzer zu Lautfolgen gereiht, darin sind die Abstände zwischen den einzelnen Rufen nicht regelmäßig. Der Frequenzbereich dieser Lautform umfaßt Anteile von 0,2—6 kHz, die unterhalb 1 kHz und über 4 kHz sind jedoch meist nur stellenweise im Rufverlauf ausgebildet. Die Frequenzen großer Amplitude sind die zwischen 1,5—3 kHz, die größte ist vorwiegend um 1,9 kHz erreicht, in manchen Rufen auch hinauf bis zu 2,4 kHz. Die Frequenzzusammensetzung der Mauzer weist keine regelmäßigen Lücken auf, ihre zeitliche Änderung im Rufverlauf zeigt ein leichtes Vorherrschen relativ höherer Frequenzanteile in der zweiten Ruhhälfte, in der aber ebenso auch eher die basalen unterhalb 1 kHz ausgebildet sein können, die am Anfang oft fehlen. Ein gering überhöhter Bogenverlauf des gesamten Frequenzaufbaus ist noch sichtbar, indem Rufbeginn und besonders -ende sich aus relativ tieferen Anteilen zusammensetzen als der mittlere Teil; hierbei ist das ansteigende Anfangsstück durchweg kürzer als der Abfall in der zweiten Lauthälfte. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist überwiegend bis nahezu rein klangartig, weist aber doch ziemlich regelmäßig begrenzte Bereiche spektraler Überlagerung auf. Die Formanten zeigen deutlich einen Bogenverlauf,

der in den verschiedenen Rufen leicht abgewandelt sein kann. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Anfang und vorwiegend am Rufende bis zu 5:3 betragen, ist durchweg aber geringer. Die Basalformante ist in allen ausgewerteten Mauzern von relativ geringer Intensität, im Bereich unterhalb 4 kHz sind durchschnittlich 6—7 Formanten ausgebildet. Oft sind nur 2 davon um 2 kHz von hoher Amplitude; in einigen Rufen sind auch partiell Nebenformanten geringer Intensität vorhanden. Der Formantquotient ist 1:2:3:4: . . . , bei Ausbildung von Nebenformanten 1:3/2:2:5/2:3: . . . ; dadurch, daß nicht zwischen allen Hauptformanten Nebenformanten liegen, kann sich auch ein anderer Quotient ergeben.

#### 4.2.5 Weitere Lautelemente junger Nebelparder

Von den Lautäußerungen adulter Nebelparder ließ sich das Prusten auch schon bei Jungtieren der Altersklasse II feststellen, liegt aber erst von älteren Jungen in für die Lautspektrographie ausreichender Aufnahmequalität vor.

##### 4.2.5.1 Prusten (s. Abb. 212—214)

Dieser dumpfe Laut ist weich geräuschhaft schnaubend und läßt einen deutlichen internen rhythmischen Intensitätswechsel erkennen; bisweilen erscheint der Lautcharakter auch eher kehlig. Prusten ist aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen aufgebaut, zwischen denen jeweils eine kurze Phase eines signifikanten Intensitätsabfalls besteht. Jungtiere äußern diese Lautform relativ häufig, besonders vom Menschen aufgezogene. Oft kommt das Prusten mit Mauzlauten in Lautfolgen vor, bisweilen sind beide Laute gekoppelt (s. Abb. 213, 214), meist an den Mauzer anschließend, selten auch davor. Die Lautäußerung erfolgt in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist kaum feststellbar. Das Maul bleibt dabei fast geschlossen, die Oberlippen werden nur leicht angehoben und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, die beiden Nasenöffnungen erweitern sich ein wenig. Es war an den beobachteten Tieren nicht möglich, den Anteil kehliger bzw. nasaler und oraler Erzeugung und Ausformung des Prustens zu überprüfen; es erscheint von seinem dumpfen Klang her mit erheblichem kehligen Anteil. Neben relativ häufiger spontaner Artikulation — wohl primär im Verband der Wurfgeschwister mit dem Muttertier — läßt sich das Prusten regelmäßig durch die Annäherung eines den Jungen vertrauten Menschen auslösen. Den gleichen Laut eines anderen jungen oder adulten Nebelparders beantworten die Tiere fast immer auch mit Prusten, besonders bei gegenseitiger Annäherung. Die Funktion des Prustens dürfte wohl die eines Beschwichtigungslautes sein, mit dessen Hilfe sowohl eventuell vorhandene aggressive Tendenzen des Partners beschwichtigt werden können als auch die „friedlichen eigenen Absichten“ kundgetan sind.

Die Intensität des Prustens ist gering, deutlich ist aber der interne rhythmische Intensitätswechsel. Die Zahl der zusammenhängenden Einzellautstöße beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 7 und 10, an Mauzen gekoppelt 4—8 (s. Abb. 213). Sie sind von unterschiedlicher Amplitude, die intensivsten finden sich vorwiegend in der zweiten Lauthälfte, meist sind die einleitenden und ausklingenden Impulse die schwächsten. Die Einzellautstöße dauern von 0,02—0,04 sec, die dazwischenliegenden Phasen des Intensitätsabfalls sind 0,02—0,03 sec lang und können zum Lautende hin bis 0,05 sec gedehnt sein. In vielen Lauten findet sich am

Beginn ein sehr kurzer Lautstoß unterschiedlicher relativer Intensität von 0,01 bis 0,02 sec Dauer, der vom folgenden nur durch eine Zwischenphase von ungefähr 0,01 sec getrennt ist. Die einzelnen Lautstöße sind in einen basalen, intensiveren Impuls und einen eher hochfrequenten, spektral verwischten gegliedert, die zeitlich etwas gegeneinander versetzt sind. Der erste, sehr kurze Impuls ist nicht gegliedert. Diese Lautform setzt sich aus Frequenzanteilen von 0,1 — über 7 kHz zusammen. Größere Unterschiede ergeben sich hinsichtlich der Anteile im oberen Frequenzbereich; dies dürfte aber angesichts der geringen Intensität des Prustens primär durch unterschiedliche Aufzeichnungsqualität bedingt sein. Größere Amplitude erreichen die Anteile unterhalb 3 kHz mit dem Hauptgewicht unter 1 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich ungefähr bei 0,4—0,5 kHz. Ziemlich durchgehend fehlen im Aufbau des Prustens Frequenzen um 1,5 kHz oder fallen zumindest deutlich in ihrer Amplitude gegenüber den benachbarten Anteilen ab. Die zeitliche Änderung der Frequenzzusammensetzung ergibt sich aus der Gliederung dieses Lautes in Einzelimpulse, in den Zwischenphasen mit deutlichem Intensitätsabfall sind im Lautspektrum im wesentlichen nur Frequenzen bis 1 kHz nachweisbar. Die Einzellaustöße haben Anteile im gesamten am Aufbau dieser Lautform beteiligten Frequenzbereich, allerdings mit unterschiedlicher Zusammensetzung der beiden Impulse, die zeitlich etwas gegeneinander versetzt einen Einzellautstoß aufbauen.

Die Dauer des Prustens beträgt ziemlich einheitlich 0,5—0,7 sec, an Mauzen gekoppelt 0,3—0,5 sec. Ist es homotyp oder auch heterotyp zusammen mit Mauzern zu Lautfolgen gereiht, so bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Abstände, ebenso ist die Abfolge der beiden verschiedenen Lautformen beliebig. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein spektral. Eine Tonhöhenveränderung ist im Bereich der oberen intensiveren Frequenzen um 3 kHz zu beobachten. Hier steigen die relativen Hauptintensitäten vom ersten Einzellautstoß fortlaufend an und fallen dann in der zweiten Lauthälfte zum Ende hin wieder sukzessive ab; die relativ höchsten Anteile hierbei sind im intensivsten Einzelimpuls des Lautes erreicht. Dieser Tonhöhenwechsel ist wegen der spektralen Frequenzverteilung nicht exakt meßbar, bewegt sich aber ungefähr von 2,7 kHz am Lautanfang über 3,4 kHz bis wieder zu 2,8 kHz am Ende.

Nach dem bisher vorliegenden Tonbandmaterial verändert das Prusten des Nebelparders im Verlauf der Jugendentwicklung seinen Aufbau kaum.

#### 4.3 Schneeleopard, Irbis (*Uncia uncia*)

Die erfolgreiche Zucht von Schneeleoparden ist in zoologischen Gärten immer noch recht selten, das vorliegende Tonbandmaterial zur Stimmentwicklung dieser Art ist dementsprechend begrenzt. Alle Aufnahmen entstanden während eines zweiwöchigen Aufenthalts im Sommer 1974 im Zoo Helsinki; zu diesem Zeitpunkt befanden sich alle in dem Jahr geborenen Jungtiere in der Altersklasse III.

Eine kurze Bemerkung zu Lautäußerungen junger Irbisse findet sich bei MARMA and YUNCHIS (1968).

##### 4.3.1 Altersklasse III

Die Jungtiere in dieser Altersstufe besitzen zwei verschiedene Rufformen, die untereinander durch Übergänge verbunden sind (s. Abb. 218). Das Quären ist meist von relativ hoher Intensität und geräuschhaft in seinem Lautcharakter, das Mauzen ist vorwiegend leise, sehr hell pfeifend und eher klangartig.

#### 4.3.1.1 Quären (s. Abb. 215—217)

Diese durchweg recht lauten Rufe sind ziemlich hell und geräuschhaft, von weierlichem Charakter; sie sind recht selten zu beobachten. Die Jungen äußern sie in beliebiger Körperhaltung, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiveren Formen sichtbar. In diesen ist auch das Maul weit geöffnet, so daß die oberen Caninen in voller Länge sichtbar sind, bei leiseren Rufen kann es auch mehr geschlossen sein. Spontan äußerten die jungen Schneeleoparden im Beobachtungszeitraum das Quären nie, immer nur, wenn sie vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern über einige Zeit getrennt waren. Die Funktion dieses Lautelements dürfte also darin liegen, den Kontakt zwischen den Wurfgeschwistern und dem Muttertier aufrechtzuerhalten, sowie dessen Fürsorgereaktionen auszulösen.

Die Intensität des Quärens ist angesichts der geringen Körpergröße der Tiere erheblich, es kommt allerdings auch in leisen Ausprägungen vor. Die Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist variabel. Neben Rufen, die ziemlich abrupt mit hoher Amplitude einsetzen und ebenso nach nahezu gleichbleibend intensivem Verlauf wieder abbrechen, kommen auch Formen mit einem kurzen Anlaut und solche mit deutlichen internen Intensitätsschwankungen vor. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Laute weisen ein wiederholtes An- und Abswellen ihrer Lautstärke auf. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4 und 1,2 sec, die Mehrzahl der Einzelrufe ist allerdings kürzer als 0,8 sec. Meist sind Quärrlaute zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich dieser Lautform kann Anteile zwischen 0,5 bis über 7 kHz umfassen, diejenigen unterhalb 1 kHz fehlen häufig oder sind nur in einem Teil des Rufverlaufs ausgebildet. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich von 1,5—6 kHz, teilweise auch nur bis 5 kHz. Das Intensitätsmaximum zeigt in seiner Lage einige Varianz im Bereich von 2—4 kHz, liegt jedoch meist oberhalb 3 kHz. In diesen Merkmalen bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen alten Tieren in dieser Altersklasse. Die Frequenzzusammensetzung dieser Laute ist weitgehend gleichbleibend in ihrem zeitlichen Ablauf und bis auf den basalen Bereich ohne regelmäßige Lücken. Im Beginn des Rufes setzen alle am Aufbau beteiligten Frequenzen ziemlich simultan ein, für das Lautende ist darin keine exakte Aussage möglich, weil alle Tonbandaufnahmen in Gebäuden entstanden sind. Die basalen Anteile unterhalb 2 kHz sind vorzugsweise in der zweiten Ruhhälfte ausgebildet. Ist ein Anlaut vorhanden, so ist dieser in seiner Frequenzzusammensetzung auf den Bereich unter 4 kHz beschränkt — ist also wohl als Ansatz eines Mauzers aufzufassen —, der Hauptteil setzt anschließend in der vorher beschriebenen Weise ein. Ein Tonhöhenwechsel im Verlauf der Rufe ergibt sich durch die Verlagerung der Hauptintensitäten von anfangs relativ höheren Anteilen zu tieferen in der zweiten Lauthälfte. Die Frequenzverteilung in den Quärrlauten ist rein geräuschhaft spektral, der Anlaut zeigt eher klangartigen Aufbau (s. Abb. 218).

#### 4.3.1.2 Mauzen (s. Abb. 219, 220)

Dieses Lautelement ist durchweg kurz und von geringer Intensität, es ist klangartig und erinnert an ein sehr helles Pfeifen. Die beobachteten Jungtiere mauzten recht selten, bisweilen aber auch wohl spontan. Sie erzeugen diesen Laut in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar. Das Maul ist nur wenig bis mittelweit geöffnet, die Oberlippen werden etwas hoch-

gezogen. Mauzer treten vornehmlich dann auf, wenn man ein Jungtier von der Mutter und/oder den Wurfgeschwistern trennt. Die Tiere beginnen zuerst, einige leise Mauzer zu äußern, mit fortdauernder Trennung tritt dann immer mehr das intensivere Quären an ihre Stelle. Beide Laute können in einer zusammenhängenden Lautfolge ausgebildet sein, ebenso können darin Misch- und Übergangsformen zwischen beiden auftreten (s. Abb. 218). Andere Jungtiere oder die Mutter antworten auf diese Lautäußerung hin nicht in signifikanter Weise mit dem gleichen Laut. Die Funktion dieser Rufform ist wohl darin zu sehen, daß sie den Zusammenhalt des Verbandes der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechterhalten hilft.

Die Intensität der Mauzer ist durchweg gering, ihre interne Intensitätsverteilung ist unterschiedlich, vorwiegend aber ziemlich gleichmäßig mit einem leichten Übergewicht der ersten Lauthälfte. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen können mehrfach in ihrer Lautstärke an- und abschwellen. Die Dauer der Mauzer beträgt 0,3—0,8 sec, die Mehrzahl liegt im unteren Teil dieses Bereichs. In Lautfolgen sind diese Rufe arhythmisch gereiht.

Am Aufbau der Mauzer können Frequenzanteile von 0,5 bis über 7 kHz beteiligt sein, regelmäßige Lücken sind dabei nicht ausgebildet, jedoch fehlen den meisten Lauten Anteile unterhalb 2 kHz. Mit der unterschiedlichen Tonhöhe der Mauzer ändert sich auch der Bereich der Frequenzen großer Amplitude und damit auch die Lage des Intensitätsmaximums. Vorwiegend sind die Anteile von 3—5 kHz intensiv, dann findet sich das Maximum meist um 3,3 kHz, tieferklingende haben nur wenige Anteile hoher Amplitude oberhalb 3 kHz, in diesen liegt das Intensitätsmaximum überwiegend bei 2,8 kHz. Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf zeigt meist ein Einsetzen mit relativ hohen Frequenzen, es folgt ein weiterer Anstieg bis ungefähr zur Rufmitte, danach erfolgt ein allmählicher Abfall zum Rufende hin, das sich aus tieferen Anteilen als der Anfang zusammensetzt. Der Aufbau entspricht also einer Bogenform mit partiell reduziertem aufsteigenden Schenkel. Die Frequenzverteilung zeigt ein gemischtes Bild, die einzelnen Formanten sind durch spektrale Anteile in Abschnitten ihres Verlaufs breit verwischt. Sie weisen eine Bogenform mit einem kurzen ansteigenden Schenkel und langem, tieferen Abfall in der zweiten Ruhälfte auf. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist in den einzelnen Rufen unterschiedlich; er kann zwischen ihren relativ höchsten Frequenzanteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Ende bis zu 2:1 und mehr betragen. Der Tonhöhenunterschied zwischen Beginn und Ende des Rufes in derselben Formante ist oft kaum geringer. Die Basalformante findet sich mit unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,5—5 kHz, meist ist nur noch eine weitere, weniger intensive Formante ausgebildet, deren Frequenzanteile sich zu denen der basalen wie 2:1 verhalten. Zwischen den Formanten sind stellenweise Anteile geringerer Amplitude und spektraler Verteilung ausgebildet.

#### 4.3.2 Altersklasse V

Während des Aufenthalts im Zoo Helsinki war es ebenfalls möglich, die Lautäußerungen dreier weiblicher Schneeleoparden zu beobachten und aufzuzeichnen, die 1973 geboren worden waren; sie waren alle wenig über ein Jahr alt und gehören somit der Altersklasse V an. Alle ihre Rufe waren eindeutig in das Kontinuum Mauzer/Hauptruf einzuordnen und relativ hell in ihrem Klang. Es kam wieder-

holt vor, daß innerhalb der Rufe, besonders der Hauptrufe, große Tonhöhen sprünge auftraten; man konnte den Eindruck gewinnen, die Tiere seien im Stimmbruch.

#### 4.3.2.1 Mauzen (s. Abb. 221, 222)

Die Mauzer sind vornehmlich kurze Laute geringer Intensität, sehr unterschiedlicher Tonhöhe und Klanghaftigkeit. Die Tiere äußern Mauzer relativ häufig, vorwiegend in Lautfolgen zusammen mit Hauptrufen. Schneeleoparden erzeugen diese Lautform in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht sichtbar. Das Maul ist während der Artikulation der Mauzer sehr unterschiedlich weit geöffnet — wechselnd auch mit ihrer Tonhöhe —, meist jedoch nur gering bis mittelweit, die oberen Caninen sind nicht oder nur partiell sichtbar. Die Irbisse mauzen vorwiegend spontan, bisweilen antworten sie auch auf Rufe von Artgenossen mit Lautfolgen, in denen neben Hauptrufen Mauzer ausgebildet sind. Eine Funktion der Mauzer ist wohl darin zu sehen, im Nahbereich den Kontakt zwischen miteinander vertrauten Tieren aufrechtzuerhalten.

Die Intensität dieser Laute ist gering bis mittel, die zeitliche Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist durchweg gleichmäßig, es kommen aber auch Formen mit internen Intensitätsschwankungen vor. In aus mehreren Einzellaute gekoppelten Mauzern schwilt die Lautstärke wiederholt an und ab. Eine Trennung von Mauzen und Hauptruf ist in einem Bereich mittlerer Intensität nicht möglich, beide Lautformen gehören einem Kontinuum an. Die Länge der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3 und 0,8 sec; ihre Reihung in Lautfolgen, meist gemeinsam mit Hauptrufen, erfolgt arhythmisch. Der Frequenzbereich der am Aufbau dieser Rufform beteiligten Anteile kann von 0,2 bis über 7 kHz reichen, ist jedoch besonders in den hohen Frequenzen mit der unterschiedlichen Tonhöhe der einzelnen Laute sehr wechselnd, damit ändert sich auch die Lage der Frequenzen großer Amplitude. Sie variiert bei den meisten Rufen im Bereich zwischen 0,3—3,0 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich entsprechend von 0,6—2,2 kHz. Die Frequenzverteilung ist in der Mehrzahl der Mauzer eher klangartig, läßt aber bei vielen auch unterschiedlich große Bereiche spektraler Überlagerung erkennen. Die Formanten weisen einen Bogenverlauf auf, mit ansteigendem Schenkel im Lautanfang, die höchste Stelle wird um die Rufmitte erreicht, der Abfall ist dann bis zum Lautende meist etwas länger als die erste Ruhhälfte und endet in relativ tieferen Frequenzanteilen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und vornehmlich Ende des Rufes ist nicht groß und beträgt selten mehr als ungefähr 7:5. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich von 0,2 bis 0,5 kHz ausgebildet, sie ist meist von geringer bis mittlerer relativer Amplitude. Die Lage der Formanten großer Intensität wechselt im Bereich unterhalb 2,5 kHz mit der Klangfarbe der Laute. Unterhalb 3 kHz finden sich zwischen 6 und 8 Formanten, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

#### 4.3.2.2 Hauptruf (s. Abb. 223—228)

Diese Lautform stellt einen lauten, mauzartigen Ruf sehr unterschiedlicher Tonhöhe und wechselnder Klanghaftigkeit dar, meist ist die zweite Lauthälfte eher klangartig als der Anfangsteil. Kennzeichnend ist der deutliche Tonhöhenwechsel im Verlauf des Hauptrufes von einem helleren Beginn zum tiefen Ende. Einige sehr kurze Hauptrufe sind im wesentlichen auf die erste heller klingende Ruhhälfte be-

beschränkt, auch in diesen Formen ist ein Tonhöhenunterschied im zeitlichen Ablauf des Rufes zu hören. Besonders eines der drei beobachteten Weibchen war recht ruffreudig, vornehmlich in den frühen Abendstunden; die beiden anderen wesentlich weniger. Die Tiere äußern die Hauptrufe in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist angedeutet. Das Maul ist im Anfangsteil dieser Rufform weit aufgerissen, so daß oft die oberen Caninen in ihrer vollen Länge freistehen, in der zweiten tieferklingenden Lauthälfte ist es wieder mehr geschlossen. Insgesamt variiert aber die Maulöffnung mit der wechselnden Intensität und Tonhöhe der Hauptrufe. Das sehr ruffreudige junge Schneeleopardenweibchen rief nach den Beobachtungen meist spontan, antwortete aber auch regelmäßig auf die Hauptruffolgen adulter Weibchen, die in der Nähe riefen, bzw. fiel in deren Lautfolgen mit ihnen ein. Ebenso antwortete dieses eine Tier auch bisweilen auf Imitationen des Hauptrufes durch den Beobachter. Eine Funktion der Hauptrufe liegt wohl darin, den Kontakt zwischen Tieren über größere Distanz aufrechtzuerhalten bzw. herzustellen. Ob Tiere dieses Alters im Freiland noch im Verband der Wurfgeschwister, eventuell auch zusammen mit dem Muttertier, leben, ist meines Wissens nicht bekannt, so daß auch nicht zu entscheiden ist, ob den Hauptrufen in diesem Zusammenhang eine Funktion zukommt.

Ihre Intensität ist mittel bis groß, sie bilden mit den weniger lautstarken Mauzern ein Kontinuum. Die interne Intensitätsverteilung ist recht variabel, durchweg aber eher gleichmäßig. Bisweilen kommen Formen mit kurzem, schwachen Anlaut vor, in aus mehreren Einzelrufen gekoppelten schwillt die Lautstärke an und ab. Die Dauer der Hauptrufe beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4 bis 1,5 sec, die Mehrzahl ist um 1 sec. Sie treten vornehmlich in Lautfolgen auf — hier oft gemeinsam mit Mauzern —, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufem keine regelmäßigen Abstände. Der Frequenzbereich im Aufbau der Hauptrufe ist besonders in seinen hohen Anteilen wechselnd mit der Klangfarbe der Rufe, grundsätzlich können Anteile zwischen 0,2 bis über 7 kHz vorhanden sein. Diejenigen großer Amplitude sind durchgehend unterhalb 3,5 kHz ausgebildet; dabei schwankt die relative Intensität der Frequenzen unter 0,5 kHz in den verschiedenen Rufem. Die höchste Amplitude erreichen vorwiegend Frequenzen zwischen 0,7—1,0 kHz, in einigen Lauten aber auch bis hinauf zu 1,9 kHz; die Lage des Intensitätsmaximums zeigt keine Regelmäßigkeit hinsichtlich seiner relativen zeitlichen Ausprägung im Rufverlauf. Nahezu durchgehend fehlen in allen Rufem für 0,2—0,3 sec nach Rufbeginn die Frequenzanteile unterhalb 1 kHz, nur wenige haben in diesem Bereich vor dem Hauptteil des Rufes einen kurzen, leisen Anlaut ausgebildet. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung der Hauptrufe im zeitlichen Verlauf zeigt folgende Merkmale: bis auf die Anteile unterhalb 1 kHz setzen alle wesentlichen im Bereich unter 4 kHz im Rufbeginn weitgehend simultan ein und bleiben in der ersten Lauthälfte am Aufbau beteiligt. In der zweiten Hälfte entfallen dann zum Rufende hin die hohen Frequenzen sukzessive, schließlich sind meist nur noch Anteile unterhalb 2 kHz vorhanden; einige Rufe erreichen aber auch zumindest anfangs der zweiten Lauthälfte ihre höchsten Anteile (s. Abb. 224). In der Mehrzahl der Hauptrufe ist der Anfangsteil deutlich reicher und intensiver an hohen Frequenzanteilen als die zweite Hälfte, die ihre hohe Amplitude im wesentlichen im basalen Bereich erreicht. In kurzen Hauptrufformen kann die zweite, tieferfrequente Ruhälfte weitgehend reduziert sein (s. Abb. 225, 226). Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist sehr unterschiedlich von nahezu rein klangerartiger Ausbildung

(s. Abb. 224) bis zu stark geräuschhaft spektraler (s. Abb. 223), meist ist die zweite tieferklingende Ruffhälfte eher klangartig als der hellere Anfangsteil. Die Formanten lassen trotz teilweise spektraler Überlagerung und einiger Varianz durchweg einen Bogenverlauf erkennen, mit unterschiedlich langgezogenem, abfallendem Schenkel in der zweiten Lauthälfte. Der ansteigende Anfangsbogen im Rufbeginn ist in einigen Hauptrufen ebenfalls reduziert. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante im Rufverlauf kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte des ersten Rufteils und den tiefsten im Rufende bis zu 2:1 und manchmal auch mehr betragen, ebenso zwischen Rufbeginn und -ende maximal ungefähr 2:1. Der im menschlichen Höreindruck sehr ausgeprägte Tonhöhenwechsel in dieser Rufform wird auch mit dadurch hervorgerufen, daß anfangs die intensiven Anteile zwischen 1 bis über 3 kHz zu finden sind, während im Lautende im wesentlichen die unterhalb 1 kHz große Amplitude haben. Die Basalformante ist mit in den einzelnen Rufen unterschiedlicher Frequenzzusammensetzung im Bereich von 0,2—1,5 kHz und bis auf den Anfangsteil meist mit relativ großer Intensität ausgebildet. In den mehr klangartigen Hauptrufen sind unterhalb 3 kHz 3—5 Formanten vorwiegend großer Amplitude vorhanden, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . .

#### 4.3.3 Weitere Lautelemente junger Schneeleoparden

Bei zwei ungefähr 3½monatigen Jungtieren wurde wiederholt das Prusten beobachtet. Nach dem Höreindruck klang es wenig heller als der entsprechende Laut der adulten Tiere, war jedoch ebenso rein geräuschhaft und wies eine deutliche Gliederung in Einzellautstöße auf. Die Tiere äußerten diesen Laut jeweils in Folgen von Mauzen und/oder Quärren, als sie einzeln von den Wurfgeschwistern und dem Muttertier abgesperrt worden waren. Bei den subadulten Irbissen in der AK V trat das Prusten regelmäßig im Zusammenhang der Lautfolgen aus Mauzern und Hauptrufen auf, ebenso häufig, wenn die Tiere sich spielerisch gegenseitig jagten. Es entsprach lautlich vom Höreindruck her voll dem Prusten adulter Tiere.

#### 4.4 Tiger (*Panthera tigris*)

Einige Angaben zur Lautäußerung junger Tiger enthält SCHALLER (1967), eine tabellarische Zusammenstellung nach einer unveröffentlichten Untersuchung von WOLTER und LINKE (1967) gibt TEMBROCK (1970). Das dieser Untersuchung zugrundeliegende Tonbandmaterial umfaßt alle Altersklassen, ebenso sind die Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten junger Tiger relativ zahlreich.

##### 4.4.1 Altersklasse I

Junge Tiger haben während der ersten Lebensstage im wesentlichen nur eine Rufform, das rein geräuschhafte Quärren, das allerdings durch Überlagerung mit anderen Lautformen erheblich abgewandelt sein kann.

##### 4.4.1.1 Quärren (s. Abb. 229—233)

Diese „weinerlichen“ Rufe unterschiedlicher Intensität und geräuschhaften Charakters sind ziemlich hell und von variabler Dauer. Normalerweise äußern die Jungtiere sie recht selten, die einzelnen Individuen sind aber sehr unterschiedlich ruffreudig. Bei intensiver Artikulation dieser Rufform ist ein deutliches Zusammenziehen der Körpermuskulatur zu sehen, das Maul ist weit aufgerissen; wegen der noch unterentwickelten Motorik der Jungen rufen sie meist im Liegen oder beim



Umherkrabbeln. Als auslösende Reize für das Quären sind zu nennen: Hunger, Unterkühlung, andauernder Verlust des Körperkontaktes mit dem Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern, ebenso rufen die Jungen, wenn die Mutter sich z. B. so gelegt hat, daß sie sich nicht mehr bewegen können. Wohl selten äußern die Jungen das Quären spontan und dann mit nur geringer Intensität. Bei Fortbestehen des auslösenden Reizes (z. B. Hunger) rufen die Jungtiere mit sich steigender Lautstärke und über einen langen Zeitraum hin. Die Funktion des Quärens ist sicherlich darin zu sehen, daß durch diese Rufe die Fürsorge des Muttertieres ausgelöst werden soll.

Ihre Intensität ist über einen erheblichen Bereich variabel, die Lautstärke kann angesichts der geringen Körpergröße der jungen Tiger beträchtlich sein. In ihrem zeitlichen Verlauf sind kürzere Rufe vorwiegend von nahezu gleichbleibender interner Intensitätsverteilung. Im Beginn setzen fast alle Frequenzanteile praktisch simultan gleich mit hoher Amplitude ein, der Abfall am Rufende ist im Lautspektrum nicht so abrupt; hier ist jedoch zu bedenken, daß der Halleffekt die Ausprägung dieses Merkmals überdeckt. Gedehte Rufe und aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen zeigen Veränderungen der Intensität in ihrem Verlauf. In einigen Rufen ist auch ein leiser, kurzer Anlaut ausgebildet, erst darauf folgt dann mit hoher Intensität und ziemlich abrupt einsetzend der Hauptteil des Lautes. Die Länge des Quärens beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4—1,8 sec, je nachdem, ob ein einzelner Laut stark gezerrt wird oder auch mehrere gekoppelt sind; nicht gedehnte Einzelrufe sind in der Regel kürzer als 1 sec. Sie treten vorwiegend in arhythmischen Lautfolgen auf. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile im Bereich von 0,25 bis über 7 kHz, unterhalb 1 kHz sind in vielen Rufen nur stellenweise oder gar keine Frequenzen ausgebildet. Ansonsten sind sie im übrigen Bereich ziemlich gleichmäßig und ohne regelmäßig auftretende Lücken verteilt. Große Amplitude haben die Anteile zwischen 2—6 kHz, die größte findet sich bei 2,5—3 kHz. In den meisten Rufen ändert sich der Frequenzaufbau im Zeitverlauf nur wenig. Der Rufbeginn ist weitgehend gleichzeitig im Einsetzen aller Anteile, für das Rufende läßt sich hierzu wegen des Halleffektes keine genaue Aussage machen. Frequenzanteile unterhalb 1 kHz sind vorwiegend in der zweiten Ruhhälfte ausgebildet. In den Rufen mit Anlaut setzt sich dieser im wesentlichen nur aus Anteilen unter 3 kHz zusammen, der anschließende Hauptteil ist wie die besprochene einteilige Rufform aufgebaut. Die Frequenzverteilung im Quären junger Tiger ist ganz überwiegend spektral, läßt jedoch stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

Nach den bisherigen Beobachtungen wird das Quären ungefähr gegen Ende der zweiten Lebenswoche deutlich heller und etwas weniger geräuschhaft in seinem Charakter; hierzu müssen jedoch noch weitere Auswertungen anhand von zusätzlichem Tonbandmaterial erfolgen.

#### 4.4.2 Altersklasse II

Neben das Quären, das mit nur wenig verändertem Lautcharakter erhalten bleibt, tritt als weitere Rufform bei jungen Tigern dieser Altersstufe das vorwiegend leise Mauzen; es ist nahezu rein klanghaft und hell mit meist deutlichem internen Tonhöhenwechsel. Beide Rufformen bilden eine große Vielfalt von Misch- und Übergangsformen miteinander (s. Abb. 236).

#### 4.4.2.1 Quären (s. Abb. 234, 235)

Dieses Lautelement ist jetzt vorwiegend intensiv. Es klingt hell und überwiegend geräuschhaft, „weinerlich“ rau, die Rufe sind von unterschiedlicher Dauer. Sie sind wie im bisherigen Verlauf der Entwicklung relativ selten zu hören, obwohl zwischen einzelnen Individuen erhebliche Unterschiede in der Ruhhäufigkeit bestehen. Die Jungtiere erzeugen das Quären in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist sichtbar. Beim Rufen ist in den intensiven Formen das Maul weit geöffnet, und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die ungefähr gegen Ende des ersten Lebensmonats durchbrechenden oberen Caninen (SCHNEIDER 1959) in ihrer vollen Länge freiliegen. Die auslösenden Reize für diese Rufform sind Hunger, Unterkühlung, Trennung von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier, bisweilen antworten die Jungen auch auf das Quären anderer Jungtiere mit der gleichen Lautäußerung. Die Funktion dieser Rufform dürfte also einmal darin liegen, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, andererseits aber wohl auch bei der zunehmenden Mobilität der Jungen den Zusammenhalt der Wurfgeschwister miteinander und mit dem Muttertier aufrechtzuerhalten.

Die Intensität des Quärens ist bei jungen Tigern dieser Altersstufe vorwiegend relativ hoch, leise Formen sind selten. Interne Veränderungen der Intensität im Zeitverlauf der Rufe sind kaum oder nur gering ausgebildet. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Laute oder stark gedehnte Rufe weisen aber interne Schwankungen ihrer Lautstärke auf. Entsprechend variabel ist die Rufdauer, sie beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3—1,8 sec, dabei ist auch die Mehrzahl der einzelnen und nicht gedehnten Rufe länger als 0,6 sec. Meist erfolgt die Artikulation des Quärens in Lautfolgen, in diesen bestehen zwischen den Einzelrufen keine regelmäßigen Pausen. Die Laute enthalten Frequenzanteile zwischen 0,25 bis über 7 kHz, mit dem zweiten Lebensmonat nimmt die relative Amplitude der Anteile oberhalb 5 kHz deutlich ab. Die Frequenzen großer Intensität finden sich von 2—5 kHz. Die Lage der intensivsten verändert sich im Verlauf dieser Altersklasse; bis in den zweiten Lebensmonat hinein sind sie zwischen 3—4 kHz ausgebildet, gegen Ende des dritten tiefer zwischen 2—3 kHz. In fast allen Rufen fehlen in Teilen ihres Verlaufs oder über ihre gesamte Dauer Frequenzanteile unterhalb 1 kHz. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus innerhalb des Quärens zeigt im Beginn ein ziemlich simultanes Einsetzen der Anteile im Hauptbereich bis ca. 4 kHz, allerdings nicht für alle gleich mit hoher Amplitude, ihr Abbrechen am Lautende ist weniger abrupt. Eine exakte Auswertung ist hier aber wegen des Halleffekts nicht möglich. Insgesamt ist die erste Ruffälfte reicher an relativ höheren Frequenzen als der zweite Teil, ansonsten weist das Quären aber eine weitgehend im Rufverlauf gleichbleibende Frequenzzusammensetzung auf. Die Frequenzverteilung in dieser Rufform ist überwiegend geräuschhaft spektral, läßt aber stellenweise auch die Ausbildung einzelner Formanten erkennen.

#### 4.4.2.2 Mauzen (s. Abb. 237)

Das Mauzen ist ein heller, klangartiger Laut meist relativ geringer Intensität, in dessen Verlauf ein interner Tonhöhenwechsel ausgebildet ist. Insgesamt äußern die jungen Tiger diese Rufform nicht häufig, bisweilen aber wohl auch spontan. Die Tiere mauzen in jeder Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht oder kaum sichtbar, das Maul ist bei der Lautäußerung sehr unterschiedlich weit geöffnet, durchweg jedoch zumindest mittelweit. Neben der

teilweise spontanen Artikulation des Mauzens lassen sich einige auslösende Reize für dieses Lautelement nennen. Nach der Trennung von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier beginnen die Jungtiere zuerst, die klaren, hellen und weniger lautstarken Mauzer zu rufen, gehen dann aber bei Fortdauer der Situation zu dem intensiven Quärren über; dabei können beide Ruftypen auch in Mischformen mit variierendem relativen Anteil auftreten (s. Abb. 236). Aus den vorliegenden Beobachtungen ist es wahrscheinlich, daß die Funktion der Mauzer darin liegt, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Die Intensität der Mauzer ist relativ gering, kurze Formen sind durchweg von gleichbleibender Lautstärke, gedehnte oder aus mehreren Einzelrufen gekoppelte weisen deutliche interne Intensitätsschwankungen auf. Ihre Dauer ist unterschiedlich, einzelne Mauzer mit variabler Dehnung sind zwischen 0,35—0,6 sec lang, gekoppelte Formen im ausgewerteten Tonbandmaterial bis zu 1,5 sec. Sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Die Frequenzzusammensetzung dieser Rufform kann Anteile im Bereich von 0,25 bis über 7 kHz umfassen, in vielen Rufen fehlen aber die im basalen Bereich unterhalb 1 kHz und die im oberen über 5 kHz. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich im wesentlichen zwischen 1,5—5 kHz, in einigen Rufen allerdings auch nur hinauf bis zu 3 kHz, das Intensitätsmaximum ist durchweg zwischen 2—3 kHz erreicht. Der Frequenzaufbau der Mauzer zeigt eine deutliche Änderung im zeitlichen Ablauf. Um die Rufmitte sind die höchsten Anteile ausgebildet, Rufbeginn und -ende setzen sich aus tieferen Frequenzen zusammen; es ergibt sich damit eine Bogenform. Die Frequenzverteilung ist nahezu rein klangartig, mit teilweise geringer spektraler Überlagerung der Formanten. Diese sind deutlich ausgebildet und haben einen Bogenverlauf, ihr interner Tonhöhenwechsel kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten vornehmlich am Ende bis zu 3:2 betragen, ist meist jedoch kleiner. Die Basalformante findet sich mit geringer bis mittlerer Amplitude im Bereich zwischen 1—1,5 kHz in variabler Frequenzzusammensetzung, tiefere Frequenzanteile sind spektral verteilt. Unterhalb 4 kHz sind je nach der Tonhöhe des Mauzers und dem Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante 3—5 Formanten ausgebildet; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

#### 4.4.3 Altersklasse III

In dieser Alterstufe lassen sich bei jungen Tigern drei Rufformen unterscheiden, die untereinander in vielfältiger Weise durch Übergangsformen verbunden sind. Neben die weiter fortbestehenden Ruftypen Quärren und Mauzen tritt — erstmals gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres beobachtet — eine intensive Rufform mit mauzartigem Charakter, der Hauptruf, mit deutlicher Zweigliederung in eine helle erste Ruhälfte und einen tieferklingenden zweiten, gedehnten Teil. Die schon in den vorhergehenden Altersklassen vorhandenen Rufformen Quärren und Mauzen werden zunehmend dunkler in ihrem Lautcharakter, obwohl Mauzer auch noch erstaunlich hell angesichts der Körpergröße der Tiere sein können. Zwischenformen beider Lautelemente sind aufgezeichnet (s. Abb. 240).

##### 4.4.3.1 Quärren (s. Abb. 238, 239)

Das Quärren ist weiterhin überwiegend geräuschhaft rauh und „weinerlich“, durchweg von großer Lautstärke. Es tritt bei jungen Tigern dieser Alterstufe nur

noch recht selten auf und verschwindet wohl als eigenständige Rufform mit typischer Struktur gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres. Die Tiere können das Quären in beliebiger Körperhaltung äußern, rufen jedoch vorwiegend in Bewegung oder im Stehen, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar. Das Maul ist dabei weit geöffnet und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen ganz freiliegen. Als auslösender Reiz für die Artikulation dieser Rufform ist im wesentlichen die Trennung eines Jungen von seinen Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier zu nennen. Junge antworten mit Quären oder andersartigen Rufen bisweilen auf die gleiche Lautäußerung eines anderen Tieres. Die Funktion dieser Rufform dürfte weiterhin darin liegen, die Fürsorge des Muttertieres auszulösen und den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit der Mutter auch über relativ größere Distanz aufrechtzuerhalten. Führende Weibchen beantworten das Quären ihrer Jungen ziemlich regelmäßig mit Mauzern, Hauptrufen oder auch Hauptrufen mit Nachstoßelement, innerhalb solcher Lautfolgen ist dann häufig ebenfalls das Prusten ausgebildet.

Die Intensität des Quärens ist meist relativ hoch, mit der zunehmenden Körpergröße der Jungtiere steigt auch die absolute Lautstärke der Rufe. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist durchweg gleichmäßig. Die Dauer der Rufe beträgt zwischen 0,3—1,5 sec, die Mehrzahl ist länger als 0,5 sec. In Lautfolgen sind Quärrlaute arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile von 0,25 bis über 7 kHz; in einigen Rufen fehlen solche unterhalb 1,0 kHz und oberhalb 6 kHz stellenweise. Große Amplitude haben die Frequenzen zwischen 1 bis 4 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich von 1,0—1,5 kHz. Der Frequenzaufbau ist im Rufverlauf weitgehend gleichbleibend im simultanem Einsetzen der Anteile im Beginn und ebensolchem Abbrechen am Lautende. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend spektral, nur im basalen Bereich sind einzelne Formanten stellenweise in ihrem Verlauf angedeutet.

#### 4.4.3.2 Mauzen (s. Abb. 241, 242)

Die klanghaften, hellen Mauzlaute erweitern in dieser Altersklasse ihr Spektrum wesentlich auch zu tieferklingenden Formen hin, ein interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf ist weiterhin meist deutlich. Die jungen Tiger äußern diese Laute recht häufig, manchmal wohl auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist kaum oder gar nicht bemerkbar, das Maul ist sehr unterschiedlich weit geöffnet. Neben der spontanen Lautartikulation lassen sich auch auslösende Reize für diese Rufform anführen. Nach der Trennung von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier beginnen die Jungen meist zu mauzen, bei Fortdauer dieser Situation treten dann intensivere Lautelemente an die Stelle der Mauzer; ebenso antworten sich Jungtiere häufig gegenseitig auf ihre Mauzer mit der gleichen Lautform. Deren Funktion dürfte wohl darin bestehen, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister miteinander und mit dem Muttertier im Nahbereich zu gewährleisten.

Die Intensität der Mauzer ist relativ gering, einfache Laute haben vorwiegend eine weitgehend gleichbleibende Intensitätsverteilung in ihrem Zeitverlauf, manche zeigen auch einen zweisilbigen/-teiligen Aufbau mit leisem Anlaut und anschließendem Hauptteil des Lautes. In Formen, in denen mehrere Einzellaute zu einem zusammenhängenden Mauzer gekoppelt sind, schwankt die Lautstärke deutlich im Rufverlauf. Die Dauer der Mauzer beträgt zwischen 0,25—2,2 sec, die einfachen

Laute sind durchweg kürzer als 1,0 sec. In Folgen aus Mauzern bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung wechselt erheblich mit ihrer unterschiedlichen Tonhöhe, grundsätzlich können Anteile aus dem Bereich zwischen 0,2—7 kHz ausgebildet sein. Entsprechend der variablen Klangqualität der Mauzer ändert sich besonders auch der Grad der Intensität höherer Frequenzen. Große Amplitude erreichen im wesentlichen die Anteile unterhalb 2 kHz, in manchen Rufen allerdings auch bis hinauf zu 3,5 kHz; die größte findet sich durchweg bei 0,9—1,1 kHz. Der Frequenzaufbau dieser Rufform weist keine regelmäßigen Lücken auf, seine zeitliche Veränderung zeigt meist ein leichtes Vorherrschen der relativ tieferen Anteile im Rufbeginn und -ende, um die Rufmitte sind höhere ausgebildet; damit ergibt sich eine Bogenform. Die Frequenzverteilung ist überwiegend bis nahezu rein klangartig, läßt jedoch teilweise auch Bereiche spektraler Überlagerung erkennen. Die Formanten haben einen Bogenverlauf von in den einzelnen Lauten unterschiedlicher Überhöhung. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante beträgt zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten am Anfang und Ende des Mauzers um 7:5, bisweilen wohl auch mehr, in anderen Lauten weniger. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet und von relativ geringer Intensität, die Formanten hoher Amplitude finden sich um 1 kHz. Unterhalb 1 kHz sind vorwiegend 5 Formanten zu finden, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4:5: . . . ; dazwischen sind manchmal stellenweise spektral verteilte Anteile geringer Intensität vorhanden. Die hellen Mauzformen (s. Abb. 242) setzen sich aus wesentlich weniger Formanten (2 oder 3) zusammen, der Formantquotient ergibt sich damit entsprechend. Auch hier ist die intensivste um 1 kHz ausgebildet.

#### 4.4.3.3 Hauptruf (s. Abb. 243—245)

Der Hauptruf ist ein längerer, mauzartiger Ruf durchweg großer Lautstärke, er weist einen deutlichen internen Tonhöhenunterschied zwischen dem hellen, eher geräuschhaften Anfangsteil zum tiefen, mehr klangartigen Rufende auf. Diese Rufform wurde erstmals bei zwei fünfmonatigen männlichen Jungtieren beobachtet. Hauptrufe sind recht selten zu hören, sie treten mit fortschreitender Entwicklung wohl zunehmend an die Stelle des Quärens. Die Körperhaltung beim Rufen ist nicht fixiert, meist rufen die Jungtiere jedoch im Gehen oder Stehen, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiven Formen deutlich. Das Maul ist in der ersten Ruhhälfte weit geöffnet und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer vollen Länge sichtbar sind; in dem zweiten Lautabschnitt ist es wieder mehr geschlossen, die Oberlippen bedecken die Caninen weitgehend oder ganz. In den beobachteten Fällen waren die auslösenden Reize für die Artikulation des Hauptrufes Trennung vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern. Dabei antworteten die Jungen sich oft gegenseitig, wie auch der Mutter, wenn diese Hauptrufe, Mauzer oder Hauptrufe mit Nachstoßelement auf ihre Rufe hin äußerte. Die Funktion der Hauptrufe dürfte darin liegen, die Fürsorge der Mutter auszulösen, ebenso auch den Kontakt in der Gruppe der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier über größere Entfernungen aufrechtzuerhalten.

Die Intensität dieser Rufform ist angesichts der Körpergröße der Jungtiere erheblich, sie weist eine ziemlich homogene interne Verteilung auf. In manchen ist ein leiser Anlaut vor dem intensiven Hauptteil des Rufes ausgebildet, beide Komponen-

ten können zusammenhängen (s. Abb. 243) oder auch bis zu 0,05 sec voneinander getrennt sein. Gekoppelte Formen haben deutliche interne Intensitätsschwankungen. Die Dauer der Hauptrufe beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,9 bis 1,6 sec, die Mehrzahl ist länger als 1,1 sec; aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen sind bis zu 2,0 sec. In Lautfolgen — auch zusammen mit anderen Rufformen — sind Hauptrufe ohne regelmäßige Pausen zwischen den Einzelrufen gereiht. Sie setzen sich aus Frequenzbestandteilen im Bereich von 0,2 bis über 7 kHz zusammen, sind jedoch in den einzelnen Lauten unterschiedlich im Grad der Ausbildung höherer Anteile oberhalb 5 kHz. Die Frequenzen großer Amplitude sind im wesentlichen die unter 3 kHz, das Intensitätsmaximum erreichen vorwiegend im Übergang von der helleren ersten zur tiefen zweiten Ruhhälfte Anteile zwischen 0,6—1,0 kHz. Der Frequenzaufbau der Hauptrufe weist keine regelmäßigen Lücken auf, aber eine deutliche Änderung im zeitlichen Verlauf. Die erste Ruhhälfte ist reicher und relativ intensiver in hohen Frequenzanteilen als der zweite Teil des Lautes, wo im wesentlichen Anteile unterhalb 1,5 kHz die Zusammensetzung bestimmen. Die erste, höherfrequente Ruhhälfte ist häufig ziemlich simultan im Einsetzen aller Anteile. In den Formen mit Anlaut enthält dieser nur wenig intensive Frequenzen unterhalb 3 kHz, so daß dann der Sprung zu dem hellen Beginn des Hauptteils des Rufes sehr deutlich ist. Trotz einiger Variabilität in der Frequenzverteilung ist doch allgemein die erste, hochfrequente Ruhhälfte eher spektral und die zweite, tiefe mehr klangartig aufgebaut, allerdings sind auch im Anfangsteil einzelne Formanten in ihrem Verlauf teilweise sichtbar. Sie haben eine Bogenform, die im zweiten Rufabschnitt in einem längeren, leicht abfallenden Schenkel ausläuft. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante im Rufverlauf beträgt zwischen ihren höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten am Ende des Lautes wohl kaum mehr als ungefähr 7:5. Der Höreindruck eines deutlichen Tonhöhenunterschieds innerhalb des Hauptrufes kommt dadurch zustande, daß anfangs die relativ intensivsten Frequenzanteile auf Formanten zwischen ca. 0,9 und 1,5 kHz liegen, gegen Ende des Lautes aber alle unterhalb 1 kHz bis hinab zu 0,2 kHz auf anderen Formanten. Es findet im Rufverlauf also eine Verlagerung der Hauptintensitäten zwischen einzelnen Formanten statt. Die Basalformante ist mit unterschiedlicher Zusammensetzung im Bereich von 0,2—0,25 kHz ausgebildet, sie hat im Rufbeginn nur geringe Intensität, ist in der zweiten Hälfte des Lautes aber von großer Amplitude. Unterhalb von 2 kHz sind 9—10 Formanten vorhanden, im ersten Rufteil können es bei Ausbildung von Nebenformanten geringerer Intensität auch mehr sein. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , mit Nebenformanten verändert sich die Reihe.

#### 4.4.4 Altersklasse IV

Mit zunehmendem Alter ergeben sich weitere Veränderungen im Lautrepertoire junger Tiger. Die relativ häufigste Lautäußerung stellt weiterhin eine große Vielfalt von Mauzern dar; das Quärren ließ sich im zweiten Lebenshalbjahr nicht mehr feststellen. Erstmals bei ungefähr zehnmönatigen Jungtieren trat eine neue Rufform, der Hauptruf mit Nachstoßelement, auf; dieser ist durch eine helle, mehr klangartige erste Ruhhälfte und ein tiefes, geräuschhaft rau nachgestoßenes Ende gekennzeichnet. Alle Rufformen sind zunehmend dunkler in ihrem Charakter. Für den Hauptruf liegen in dieser Altersklasse keine Beobachtungen und Tonbandaufzeichnungen vor.

#### 4.4.4.1 Mauzen (s. Abb. 246—248)

Die Mauzlaute sind von sehr unterschiedlichem Klangcharakter und variabler Tonhöhe, jedoch mit fortschreitender Entwicklung zunehmend tiefer, es kommen allerdings daneben auch relativ helle Formen vor. Ein interner Tonhöhenwechsel ist in den meisten Mauzern nur noch schwach ausgebildet. Die Tiere äußern die Mauzer vorwiegend wohl spontan, sie stellen die vorherrschende Rufform in dieser Altersklasse dar. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist nicht wahrnehmbar, die Maulöffnung variabel. Beobachtungen und Versuche, die auf die für die Artikulation dieser Rufform auslösenden Reize und ihre Funktion Schlüsse zuließen, waren nicht möglich; es ist aber anzunehmen, daß die Funktion der Mauzer weiterhin im Dienste des Zusammenhalts des Verbandes der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich liegt.

Die Intensität dieser Laute ist durchweg gering und im zeitlichen Verlauf ziemlich gleichbleibend. Aus mehreren Einzelrufen gekoppelte Formen weisen mehrfache interne Veränderungen ihrer Lautstärke auf, ebenso können in gedehnten Mauzern Intensitätsschwankungen auftreten. Ihre Dauer ist entsprechend variabel und beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4—3,0 sec, einfache Laute sind meist nicht länger als 0,8 sec. Innerhalb von Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt je nach ihrer Klangfarbe sehr unterschiedliche Anteile, grundsätzlich können Frequenzen zwischen 0,2—7 kHz am Aufbau beteiligt sein. Mit zunehmendem Alter geht allerdings der relative Grad der Ausbildung höherer Frequenzen zurück. Bei jüngeren Tieren wenig über sechs Monate alt können Mauzer Anteile größerer Amplitude bis über 5 kHz enthalten, bei älteren kaum über 3 kHz. Auch die Lage der intensivsten Frequenzen verändert sich im Verlauf dieser Altersklasse von wenig oberhalb 1 kHz bis ungefähr 0,7 kHz gegen Ende des ersten Lebensjahres. Der Frequenzaufbau weist keine regelmäßigen Lücken auf, im zeitlichen Rufverlauf ist er weitgehend gleichbleibend mit nahezu simultanem Einsetzen der Hauptfrequenzanteile im Rufbeginn; im Rufende sind die unter 1 kHz etwas gedehnt, die übrigen brechen fast gleichzeitig vorher ab. Die Frequenzverteilung in den Mauzern ist überwiegend klangerartig mit einzelnen Bereichen spektraler Überlagerung, der Formantverlauf läßt deutlich eine Bogenform erkennen — teilweise mit geringen, phasischen Tonhöhenänderungen —, diese ist in den gekoppelten Rufformen mehrfach wiederholt (s. Abb. 247). Der in den einzelnen Rufen innerhalb einer Formante durchlaufene Tonhöhenwechsel ist unterschiedlich groß und kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Anfang und Ende des Lautes bis 3:2 betragen, ist meist jedoch geringer, besonders in den tiefklingenden Mauzern. Die Basalformante findet sich mit wechselnder Zusammensetzung im Bereich zwischen 0,2—0,4 kHz und ist von unterschiedlicher Intensität, in den tiefklingenden Lauten aber durchweg von hoher Amplitude. Die Anzahl der unterhalb 3 kHz ausgebildeten Formanten ist variabel, bisweilen sind auch partiell Nebenformanten vorhanden; je nach Klangfarbe des Mauzers und internem Tonhöhenwechsel in einer Formante sind es ungefähr 4—14, einschließlich Nebenformanten. Der Formantquotient lautet 1:2:3:4: . . . , in Mauzern mit Nebenformanten ergibt er sich z. B. mit 1:3/2:2:5/2:3: . . .

#### 4.4.4.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 249, 250)

Der Hauptruf mit Nachstoßelement ist eine Rufform unterschiedlicher, jedoch

vorwiegend relativ großer Intensität, die in ihrem Verlauf von einem hellen Anfangsteil zu der tieferklingenden, geräuschhaft rauhen zweiten Ruffhälfte einen deutlichen Tonhöhenabfall aufweist. In dem zweiten Lautteil, dem Nachstoßelement, ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ausgebildet. Diese Rufform ist nicht häufig zu beobachten, sie wird meist im Gehen artikuliert, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur schwach sichtbar. Das Maul ist beim Rufen anfangs meist weit geöffnet, und die Oberlippen sind so weit zurückgezogen, daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen, im abschließenden Rufteil, dem Nachstoßelement, ist das Maul wieder weiter geschlossen, die oberen Caninen sind zum größten Teil oder ganz durch die Oberlippen bedeckt. Neben bisweilen spontaner Artikulation ist als ein auslösender Reiz für diese Rufform die Trennung eines Jungen von Wurfgeschwistern und/oder Muttertier zu nennen. Damit dürfte auch die Funktion des Hauptrufes mit Nachstoßelement in der Aufrechterhaltung des Zusammenhalts der Jungen miteinander und mit der Mutter über größere Distanz zu sehen sein.

Die Intensität dieser Rufform ist durchweg relativ hoch, allerdings kann auch in leiseren Formen ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Die zeitliche Intensitätsverteilung im gesamten Rufverlauf ist insgesamt ziemlich gleichmäßig, die größte Amplitude ist meist im Übergang vom ersten, helleren Rufteil zum Nachstoßelement erreicht. Der rhythmische Intensitätswechsel hier ist im Lautspektrogramm strukturell nur wenig deutlich, läßt jedoch teilweise die alternierenden Phasen größerer und geringerer Amplitude von je ca. 0,01 sec Dauer erkennen. Die Ruflänge beträgt in den ausgewerteten Tonbandaufnahmen zwischen 0,7—1,2 sec. Meist sind die Hauptrufe mit Nachstoßelement zu mehreren in Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile von 0,2—7 kHz, die oberhalb 4 kHz sind nur partiell ausgebildet. Große Amplitude haben vorwiegend die Frequenzen unterhalb 2 kHz, die größte erreichen die zwischen 0,4—0,8 kHz. Der Frequenzaufbau weist keine regelmäßigen Lücken auf, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf zeigt eine stärkere Ausbildung höherer Frequenzanteile im Nachstoßelement gegenüber der hellerklingenden ersten Ruffhälfte. Im Rufbeginn setzen die wesentlichen basalen Anteile unter 2 kHz ziemlich simultan ein, im Rufende sind diejenigen unter 1 kHz etwas gedehnt. Das lautspektrographische Bild der Frequenzverteilung bestätigt den menschlichen Höreindruck von dieser Lautform mit einem überwiegend klangartigen ersten Rufteil und vorherrschend geräuschhaft spektraler Zusammensetzung des Nachstoßelements. Die Formanten zeigen in der ersten Ruffhälfte einen flachen Bogenverlauf, im Nachstoßelement sind sie durch spektrale Anteile weitgehend überlagert. Daher ist der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante über den gesamten Rufverlauf auch nicht genau zu messen, er dürfte aber zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Mitte der ersten Lauthälfte und den tiefsten vornehmlich am Rufende kaum größer als ungefähr 6:5 sein. Der deutlich hörbare Tonhöhenabfall vom ersten zum zweiten Rufteil kommt dadurch zustande, daß sich anfangs die relativ intensivsten Anteile zwischen 0,6—1,3 kHz finden, im Nachstoßelement dann aber tiefer bei 0,2—0,7 kHz. Die Basalformante ist im Bereich von 0,2—0,25 kHz ausgebildet und hat in der ersten Ruffhälfte relativ geringe Amplitude, im Nachstoßelement ist sie aufgrund der spektralen Frequenzverteilung nicht ausgebildet. Im klangartigen Rufbeginn finden sich unterhalb 1 kHz 4—5 Formanten, nur die drei oberen davon sind intensiv; der Formantquotient beträgt 1:2:3:4:5.



#### 4.4.5 Altersklasse V

Von heranwachsenden Jungtigern dieser Alterstufe liegt relativ wenig Material zur Auswertung vor. Alle Rufformen sind weiter zunehmend dunkler in ihrem Klangcharakter, die absolute Intensität der lauten nimmt offensichtlich mit der Körpergröße auch fortschreitend zu. Häufigste Lautäußerung bleiben Mauzer in großer Vielfalt, nur diese konnten aufgezeichnet werden; ferner beobachtet wurden Hauptrufe und Hauptrufe mit Nachstoßelement.

##### 4.4.5.1 Mauzen (s. Abb. 251, 252)

Innerhalb der jetzt meist dunklen Mauzer ist kaum noch ein Tonhöhenwechsel wahrzunehmen; sie bleiben durchweg klangartig in ihrem Aufbau, zeigen in diesem Merkmal jedoch auch zunehmende Varianz. Subadulte Tiger mauzen relativ oft spontan. Zu Auslösung und Funktion dieses Lautelements lassen sich aus den Zusammenhängen, in denen es bei Tieren dieser Altersklasse beobachtet wurde, kaum Schlüsse ziehen. Die Mauzer werden in beliebiger Körperhaltung artikuliert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht sichtbar, die Maulöffnung dabei ist variabel.

Ihre Intensität ist gering bis mittel, die zeitliche Intensitätsverteilung ist in kurzen Lauten durchweg ziemlich gleichbleibend, in langgedehnten kann sie Veränderungen im Rufverlauf aufweisen. Aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen schwellen in ihrer Lautstärke wiederholt an und ab. Über einen großen Bereich schwankt entsprechend die Rufdauer, einfache Mauzer sind 0,7—1,2 sec lang, aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte bis zu 5,5 sec. Sind mehrere Rufe zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen ihnen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung wechselt mit ihrer Klangfarbe im Bereich der höheren Anteile; allgemein können Frequenzen zwischen 0,2—6 kHz am Aufbau beteiligt sein, die meisten Laute sind jedoch auf den Bereich unterhalb 3 kHz beschränkt. Alle Anteile großer Amplitude finden sich unter 2 kHz, die größte erreichen diejenigen von 0,5—0,7 kHz. Der Frequenzaufbau dieser Rufform weist keine regelmäßigen Lücken auf und ist im Zeitverlauf weitgehend gleichbleibend; das Einsetzen der Frequenzanteile unter 2 kHz im Beginn erfolgt fast simultan, am Ende sind diejenigen unterhalb 1 kHz etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend klangartig mit nur kleinen Bereichen teilweise spektraler Überlagerung. Der Formantverlauf läßt eine flache Bogenform erkennen; der innerhalb einer Formante zwischen ihren relativ höchsten Anteilen ungefähr in der Lautmitte und ihren tiefsten am Anfang und vornehmlich am Ende des Mauzers überwundene Tonhöhenunterschied ist durchweg kleiner als 3:2. Die Basalformante im Bereich um 0,2 kHz ist je nach der Klangfarbe des Lautes von unterschiedlicher relativer Intensität. Unterhalb von 1 kHz sind noch 3—4 weitere Formanten überwiegend großer Amplitude vorhanden; der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

#### 4.4.6 Weitere Lautformen junger Tiger

Von den Lautäußerungen adulter Tiger, die in dieser Untersuchung erfaßt sind, wurde bei Jungtieren das Prusten ebenfalls beobachtet. Es tritt wohl schon mit der zweiten Lebenswoche erstmals auf. Wegen seiner relativ geringen Intensität ist es dann aber nur aus kürzester Distanz zu hören. Bei heranwachsenden Tigern ist es dann später oft und deutlich wahrzunehmen und bleibt während der gesamten Jugendentwicklung eine häufige Lautäußerung.

#### 4.4.6.1 Prusten (s. Abb. 253, 254)

Dieses Lautelement ist auch bei den Jungen kurz und rein geräuschhaft, es erinnert an ein dumpfes Schnauben. Erkennbar ist ein interner rhythmischer Intensitätswechsel ausgebildet. Der Laut setzt sich aus mehreren intensiven Einzellautstößen zusammen, die jeweils durch eine kurze Zwischenphase geringerer Amplitude getrennt sind. Das Prusten ist im Verband der Jungtiere mit der Mutter regelmäßig zu beobachten. Obwohl SCHALLER (1967) hierzu keine näheren Angaben macht — seiner Aufmerksamkeit könnte aufgrund der großen Beobachtungsdistanz dieser Laut entgangen sein —, ist es wahrscheinlich, daß die hohe Artikulationsrate des Prustens bei jungen Tigern nicht durch die Haltungsbedingungen in zoologischen Gärten bedingt ist, sie dürfte ursprünglich sein. Die Jungtiere äußern diesen Laut in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist manchmal in einem schwachen Zusammenziehen der Bauchmuskulatur angedeutet. Die Jungen prusten mit nahezu geschlossenem Maul, nur die Oberlippen sind ganz leicht hochgezogen und weichen unterhalb des Rhinariums etwas auseinander, ebenso erweitern die Nasenöffnungen sich geringfügig; meist heben die Tiere bei der Lautgebung den Kopf kurz an. Bisher war es nicht möglich zu überprüfen, wieweit das Prusten junger Tiere in Erzeugung und Lautausformung kehlige und/oder nasale Anteile hat; nach dem Höreindruck zu urteilen, ist es im wesentlichen kehlig gebildet, ein Luftstrom durch die Nase ist aber auch beteiligt. Mit großer Sicherheit löst die gleiche Lautäußerung eines anderen Tigers oder auch die Imitation des Lautes durch einen Menschen das Prusten bei Jungtieren aus. Regelmäßig prusten sie auch bei gegenseitiger Annäherung mit Wurfgeschwistern oder dem Muttertier; ebenfalls gegen Artgenossen oder bisweilen auch andere große Feliden in angrenzenden Gehegen, wenn diese sich auf geringe Distanz nähern. Dieses Lautelement hat wahrscheinlich Beschwichtigungsfunktion zwischen den Wurfgeschwistern und gegen adulte Tiere, wobei es sowohl aggressive Tendenzen des Gegenüber hemmen als auch die „friedlichen eigenen Absichten“ kundtun soll. Wieweit diese Zusammenhänge auch in der Lautäußerung gegen das Muttertier gelten und ob hier eventuell weitere Funktionsinhalte hinzutreten können, muß vorläufig noch offen bleiben.

Die Intensität des Prustens ist gering, der interne Intensitätswechsel, der sich aus dem Aufbau aus einzelnen, zusammenhängenden Lautstößen ergibt, ist hingegen deutlich. Die Anzahl der Impulse beträgt 4—7, die in der zweiten Lauthälfte sind durchweg intensiver, im Beginn sind bei sehr jungen Tieren 1—2 kurze, schwache ausgebildet. Insgesamt ergeben sich in diesem Aufbau im Verlauf der Entwicklung einige Veränderungen. Während bei Jungtieren ungefähr ab dem zweiten Lebenshalbjahr die letzten Einzellautstöße ziemlich verschmolzen sind, lassen sie sich in früherem Alter noch deutlich wie auch die anfänglichen voneinander trennen. Die ersten Impulse sind auch durchweg kürzer als die abschließenden. Bei jüngeren Tieren ist der Aufbau der Einzellautstöße aus einem basalen, kompakten und intensiven Impuls und einem etwas dagegen versetzten, höherfrequenten, der in seinen Frequenzanteilen stärker verwischt ist, deutlich zu erkennen (s. Abb. 253, 254). Bei diesen sind am Lautbeginn nur die kompakten vorhanden, hier auch mit höheren Anteilen und weiter auseinander (s. Abb. 253). Die genaue Klärung der strukturellen Merkmale des Prustens sehr junger Tiger bedarf noch weiterer Materialsammlung. Mit zunehmendem Alter scheint die relative Intensität der basalen Pulse zurückzugehen, die höherfrequenten bestimmen unter fortschreitender Verschmelzung den Aufbau des Lautes. Einzelne Prustlaute weisen aber auch bei subadulten und

adulten Tieren basale Pulse gleich hoher Amplitude auf, wie sie in den höherfrequenten Einzellaustößen auftritt. Die Dauer des Prustens beträgt zwischen 0,3 bis 0,8 sec, sind mehrere Laute gereiht, so ist ihre Abfolge arhythmisch.

Bisweilen ist dieser Laut direkt an Mauzen gekoppelt, davon liegen jedoch keine Aufnahmen in für die Analyse ausreichender Qualität vor. Der Frequenzaufbau dieser Lautform umfaßt Anteile von 0,2 bis über 7 kHz in ziemlich gleichmäßiger Verteilung. Die Frequenzen großer Intensität finden sich zwischen 0,2—1 kHz und von 2—6 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums verändert sich im Verlauf der Entwicklung; bei Jungtieren bis zu ungefähr vier Monaten findet es sich wohl vorwiegend um 0,3 kHz, Anteile um 2,2 und 3,5 kHz sind dabei von kaum geringerer Amplitude. Bei älteren Tieren sind dann in der Regel diese oberen Anteile etwas intensiver als die basalen. Bis zum 6. Lebensmonat sinkt das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung auf ungefähr 3,1 kHz ab. Der genaue Ablauf der Ontogenese des Prustens im Hinblick auf den relativen Anteil der basalen und der höherfrequenten Einzellaustöße ist erst nach weiterer Materialsammlung endgültig zu klären.

Die Änderung des Frequenzaufbaus im zeitlichen Verlauf dieses Lautes ist durch den Aufbau aus zusammenhängenden Einzellaustößen bedingt. Wo diese, wie bei den jüngeren Tieren besonders im Beginn des Lautes, weiter auseinander liegen, sind zwischen den Impulsen die Lücken mit Frequenzanteilen nur unterhalb 1 kHz deutlich. Bei älteren Tieren mit den weitgehend verschmolzenen Pulsen ist dies auch im Lautbeginn nicht mehr so signifikant. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein spektral.

#### 4.5 J a g u a r (*Panthera onca*)

Zur Entwicklung der Lautformen junger Jaguare finden sich in der Literatur bisher keine Angaben. Das zur Auswertung vorliegende Tonbandmaterial ist nicht umfangreich und beschränkt sich auf relativ wenige Individuen; ebenso sind die Beobachtungen nicht zahlreich, sie fehlen besonders für Jungtiere im zweiten Lebenshalbjahr.

##### 4.5.1 Altersklasse I

In den ersten Lebenstagen äußern junge Jaguare nur eine überwiegend geräuschhafte Rufform, das Quären, es ist vorwiegend intensiv.

##### 4.5.1.1 Quären (s. Abb. 255, 256)

Dieses Lautelement ist hell geräuschhaft und klingt „weinerlich“, die Rufe sind unterschiedlich lang und laut. Allgemein rufen die Tiere selten, die einzelnen Individuen sind aber ungleich ruffreudig. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist deutlich im Zusammenziehen des Rumpfes bei intensiveren Formen, in denen auch das Maul weit aufgerissen ist. Die Körperhaltung beim Quären ist nicht fixiert, aufgrund der noch unterentwickelten Motorik rufen die Jungen vorwiegend im Liegen oder während des Umherkrabbelns. Als auslösende Reize für die Artikulation des Quärens lassen sich anführen: Hunger, Unterkühlung, längere Zeit unterbrochener Körperkontakt zu Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Desgleichen rufen die Jungen, wenn ein Weibchen sich z. B. so hingelegt hat, daß sie dadurch eingeklemmt sind. Die Funktion des Quärens ist darin zu sehen, daß durch diese Rufe Fürsorgereaktionen der Mutter ausgelöst werden sollen.

Die Intensität dieser Laufform ist angesichts der geringen Körpergröße der Jungtiere teilweise erheblich, leisere Formen kommen aber auch vor. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Rufverlauf ist ziemlich gleichbleibend, bisweilen treten jedoch auch interne Lautstärkenschwankungen auf; diese sind in gekoppelten Formen die Regel. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3 bis 1,0 sec, in der Mehrzahl der Laute über 0,5 sec. Gekoppelte Formen konnten nur beobachtet, nicht auf Tonband aufgezeichnet werden. Meist sind Quärrlaute zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihr Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,3 bis über 7 kHz umfassen, diejenigen unter 2 kHz und oberhalb 6 kHz sind aber nur partiell vorhanden. Große Intensität haben Frequenzen zwischen 2—5 kHz, bisweilen auch bis hinauf zu 6 kHz, die höchste Amplitude erreichen diejenigen von 2,5—3,2 kHz. Regelmäßige Lücken finden sich in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform nicht, sie ist in den meisten Rufen auch in ihrem Zeitverlauf ziemlich gleichbleibend. Bis auf die basalsten Anteile setzen alle anderen im Rufbeginn nahezu simultan, im Rufende brechen sie allerdings weniger gleichzeitig ab. Tiefe Frequenzanteile sind vorwiegend um die intensive Rufmitte ausgebildet.

Die Frequenzverteilung ist gemischt und läßt neben erheblichen Bereichen spektraler Überlagerung einen Formantenaufbau meist noch gut erkennen; der Verlauf der Formanten entspricht einem Bogen unterschiedlicher Überhöhung. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante kann zwischen ihren höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Lautbeginn und besonders -ende bis zu 4:3 betragen, ist meist jedoch geringer. Die Basalformante ist nur manchmal und stellenweise, je nach dem Grad der Ausbildung der basalen Frequenzanteile unterhalb 2 kHz, um 0,3 kHz vorhanden. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , bei partiell ausgebildeten Nebenformanten mit 1:3/2:2:5/2:3: . . .

#### 4.5.2 Altersklasse II

Für Jungtiere dieser Altersstufe ist bisher nur das Quärrn durch Beobachtungen und Tonbandaufnahmen belegt. Es ist ziemlich variabel in seinem Charakter und fällt nach dem ersten Lebensmonat in seiner Tonhöhe ab.

##### 4.5.2.1 Quärrn (s. Abb. 257, 258)

Diese Rufe bleiben weiterhin geräuschhaft „weinerlich“ und sind nun überwiegend laut, ihre Dauer ist unterschiedlich. Nach wie vor hört man sie normalerweise recht selten, bei deutlichen Unterschieden in der Ruffreudigkeit der einzelnen Individuen. Die Jungen erzeugen das Quärrn in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei ist in den intensiven Formen sichtbar. Bei diesen ist auch das Maul weit aufgerissen und die Oberlippen sind hochgezogen, so daß die nun durchbrechenden oberen Caninen in voller Länge sichtbar sind. Ausgelöst werden diese Rufe durch andauernde Trennung von den Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier, Hunger, Unterkühlung u. ä. Die Funktion des Quärrns ist somit weiterhin darin zu sehen, daß Fürsorgereaktionen des Muttertieres ausgelöst werden sollen, andererseits dient es wohl auch bei der zunehmenden Beweglichkeit der Jungen der Aufrechterhaltung des Kontaktes zwischen den Wurfgeschwistern und mit der Mutter.

Die Intensität des Quärrns ist variabel, vorwiegend jedoch relativ hoch. Im zeitlichen Verlauf haben kürzere Formen eine ziemlich gleichbleibende Intensitätsver-

teilung, gedehnte und aus mehreren Einzellaute gekoppelte Rufe weisen deutliche interne Veränderungen ihrer Lautstärke auf. Die Länge der Laute ist entsprechend unterschiedlich, einzelne Rufe dauern im vorliegenden Tonbandmaterial 0,6 bis 0,9 sec, aus mehreren gekoppelte bis zu 2,4 sec. Häufig tritt das Quärren gereiht in Lautfolgen auf, dabei bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Pausen. Seine Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,25—7 kHz umfassen, diejenigen oberhalb von 4 kHz und unter 1 kHz sind meist nur partiell ausgebildet. Große Amplitude erreichen die Frequenzen zwischen 1—3 kHz, das Intensitätsmaximum findet sich von 1,6—2,5 kHz, in der Mehrzahl der Rufe um 2 kHz, eher noch darüber. Regelmäßige Lücken treten im Frequenzaufbau der Rufe nicht auf, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist variabel, zeigt aber insgesamt eine Bogenform mit relativem Vorherrschen etwas tieferer Frequenzen im Anfang und Ende des Lautes gegenüber seinem Mittelteil. Im Rufbeginn setzen die wesentlichen Frequenzanteile ziemlich simultan ein, zum Schluß sind die basalen etwas gedehnt. Die Frequenzverteilung ist überwiegend spektral mit Bereichen deutlichen, klangartigen Formantenaufbaus, auch hier ist ihr bogenförmiger Verlauf erkennbar. Allerdings ist wegen der teilweise spektralen Überlagerung ihr interner Tonhöhenwechsel nicht meßbar, gleiches gilt für die Zusammensetzung der Basalformante und damit den Formantquotienten.

#### 4.5.3 Altersklasse III

In dieser Altersklasse wurde neben dem noch vorhandenen Quärren mit seinem geräuschhaften Charakter eine weitere Rufform, das Mauzen, festgestellt. Es ist sehr hell klanghaft, meist relativ leise und erinnert an einen Pfiff; beide Lautformen bilden Mischformen miteinander (s. Abb. 260—262). Wegen der spärlichen Beobachtungsmöglichkeiten ist es nicht möglich zu entscheiden, ab wann das Mauzen als eigenständige Lautform im Verlauf der Stimmentwicklung des Jaguars ausgebildet ist — wahrscheinlich tritt es aber schon mit dem Beginn der Altersklasse II auf.

##### 4.5.3.1 Quärren (s. Abb. 259)

Das Quärren ändert seinen Lautcharakter kaum und bleibt ziemlich hell geräuschhaft „weinerlich“ und durchweg von hoher Lautstärke, die Rufe sind unterschiedlich lang. Ihre allgemeine Häufigkeit nimmt wohl ab; die Tiere äußern sie in beliebiger Körperhaltung, vorwiegend jedoch im Gehen oder Stehen. Die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist sichtbar, das Maul ist meist weit aufgerissen und die Oberlippen sind hochgezogen, so daß die oberen Caninen in ihrer ganzen Länge freistehen. Die Trennung von Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier ist wohl der hauptsächliche auslösende Reiz für die Artikulation des Quärrens. Seine Funktion besteht damit einerseits darin, Fürsorgehandlungen des Muttertieres auszulösen, andererseits den Zusammenhalt der Jungen untereinander und mit der Mutter auch über relativ größere Distanz zu gewährleisten.

Die Intensität ist überwiegend groß, leise Formen kommen kaum noch vor. Die interne zeitliche Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist variabel, neben Rufen mit ziemlich gleichbleibender Lautstärke treten auch solche mit deutlichen Intensitätsschwankungen auf. In aus mehreren Einzellaute gekoppelten Rufen verändert sich die Lautstärke ebenso. Die Rufdauer beträgt im ausgewerteten Tonbandmaterial für einfache Laute 0,4—0,8 sec, gekoppelte sind bis 2,1 sec lang. In Ruffolgen sind Quärrlaute arhythmisch gereiht. Ihr Frequenzaufbau umfaßt Anteile zwischen 0,2

bis 7 kHz, diejenigen unter 1 kHz und oberhalb 6 kHz sind nur partiell ausgebildet. Große Amplitude haben durchweg Frequenzen von 1,5—4 kHz, in einigen Rufen auch bis 5 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums zeigt erhebliche Schwankungen; in den Rufen eines über fünf Monate alten weiblichen Jungtieres findet es sich zwischen 2,0—3,5 kHz, in denen eines jungen Männchens von nur wenig mehr als drei Monaten im Bereich von 1,6—2,0 kHz. Lücken in der Frequenzzusammensetzung dieser Rufform sind nicht regelmäßig vorhanden, ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf ist variabel, zeigt aber überwiegend ein fast simultanes Einsetzen der Hauptfrequenzanteile im Rufbeginn und ein ebensolches Abbrechen am Ende. Fast alle Rufe des erwähnten Weibchens weisen am Anfang einen kurzen Anlaut mit Anteilen zwischen 2—4 kHz auf, der wohl als Ansatz eines Mauzers aufzufassen ist (s. Abb. 260—262); danach setzt dann der Hauptteil des Lautes voll über den gesamten am Aufbau beteiligten Frequenzbereich ein, es handelt sich also dann um Zwischenformen von Mauzern und Quären. Die Frequenzverteilung ist vorherrschend geräuschhaft spektral, läßt allerdings in einigen Rufen stellenweise auch den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

#### 4.5.3.2 Mauzen (s. Abb. 263, 264)

Diese Laute durchweg geringer Intensität sind sehr hell und klangartig, sie erinnern an einen unterschiedlich lang gedehnten Pfiff. Allgemein äußern junge Jaguare in dieser Altersklasse das Mauzen nicht häufig, bisweilen aber wohl auch spontan. Die Körperhaltung während des Rufes ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist nicht festzustellen, die Maulöffnung ist je nach relativer Intensität und Tonhöhe variabel. Neben der spontanen Artikulation tritt es in bestimmten Situationen ziemlich regelmäßig auf, besonders nach der Trennung eines Jungtiers von den Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Die Jungen rufen dann einige Zeit leise Mauzer, bei Fortdauer der Trennung dann jedoch zunehmend die intensiveren Quärrlaute. Eine Funktion des Mauzens dürfte darin liegen, den Zusammenhalt der Jungtiergruppe untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich zu gewährleisten.

Seine Intensität ist gering bis mittel, kurze Laute sind eher homogen in ihrer internen Intensitätsverteilung, gedehnte oder aus mehreren Einzelmauzern gekoppelte Formen weisen dagegen deutliche Schwankungen ihrer Lautstärke im Rufverlauf auf. Die Dauer der Einzellaute beträgt je nach ihrer Dehnung zwischen 0,3 bis 0,9 sec, gekoppelte im vorhandenen Tonbandmaterial sind bis zu 1,6 sec lang. Sind mehrere Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, so bestehen zwischen ihnen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung umfaßt im wesentlichen Anteile zwischen 1—5 kHz, einige Laute sind allerdings nur auf einen Teil dieses Bereiches in ihrem Aufbau beschränkt. Die Frequenzen großer Amplitude finden sich zwischen 1,0—3,5 kHz, bisweilen aber auch nur zwischen 2 und 3 kHz. Die Lage des Intensitätsmaximums zeigt einige Unterschiede mit um 1,5 kHz bei einem jüngeren männlichen und zwischen 2,3—2,8 kHz bei einem älteren weiblichen Jungtier. Im Frequenzaufbau finden sich keine regelmäßigen Lücken, seine zeitliche Veränderung im Rufverlauf folgt einer Bogenform mit Vorherrschen relativ tieferer Anteile im Lautbeginn und am -ende, um die Mitte sind höhere ausgebildet. Der Höreindruck deutet auf eine eher klangartige Frequenzverteilung, im Lautspektrogramm ist jedoch deutlich, daß die Formanten ganz oder auch nur stellenweise durch spektrale Überlagerung breit verwischt sind. Sie verlaufen in einem Bogen, der in ge-

koppelten Formen (s. Abb. 264) mehrfach wiederholt ausgebildet ist. Innerhalb einer Formante beträgt der Tonhöhenunterschied zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Lautes maximal ca. 4:3, in der Mehrzahl der Rufe ist er geringer.

Die Basalformante findet sich in den Rufen des jungen Männchens zwischen 1 und 2 kHz, bei dem weiblichen Jungtier zwischen 2 und 3 kHz und ist jeweils diejenige mit der größten Amplitude. Wenige weitere Formanten sind am Rufaufbau beteiligt, bisweilen neben der Basalformante nur noch eine weitere, die 1. Harmonische. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2: . . . Die deutlichen Unterschiede in der Lage der Frequenzanteile maximaler Intensität in den Rufen der beiden unterschiedlich alten Individuen in dieser Altersklasse — das ältere Weibchen liegt hierin erheblich höher als das männliche Jungtier — sind anhand des bisher vorhandenen Materials nicht zu deuten, ein geschlechtsspezifischer Unterschied auch über diesen Altersabstand hinweg ist in dieser Deutlichkeit wenig wahrscheinlich.

#### 4.5.4 Altersklasse V

Das Rufrepertoire heranwachsender junger Jaguare in diesem Alter enthält weiterhin das ziemlich helle, klangartige Mauzen. Daneben ist als vorwiegend intensive Rufform der Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet, beide sind durch vielfältige Misch- und Übergangsformen verbunden (s. Abb. 267). Ein weiteres Lautelement in dieser Altersstufe ist der separate Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement. Alle Rufformen werden fortschreitend dunkler in ihrem Klang.

##### 4.5.4.1 Mauzen (s. Abb. 265, 266)

Das Mauzen ist angesichts der Körpergröße der subadulten Tiere Anfang des zweiten Lebensjahres noch erstaunlich hell, wenngleich es mit zunehmendem Alter der Tiere fortschreitend dunkler wird. Es ist überwiegend klangartig und kurze Formen herrschen vor; allgemein ist das Mauzen nicht häufig, bisweilen äußern die Jungtiere es aber wohl auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur kaum zu bemerken, die Maulöffnung dabei ist variabel. Diese Lautform läßt sich mit ziemlicher Sicherheit auslösen, wenn man Wurfgeschwister voneinander trennt; dazu, wie junge Jaguare in diesem Alter sich auf die Trennung vom Muttertier hin verhalten, waren keine Beobachtungen möglich. Die Funktion der Mauzer dürfte darin bestehen, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und vielleicht auch mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechtzuerhalten.

Ihre Intensität ist gering bis mittel, die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist ziemlich homogen. Einige Formen besitzen allerdings einen leisen Anlaut. Die Dauer der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial 0,3—0,6 sec; gekoppelte Formen konnten bisher noch nicht aufgezeichnet werden, kommen aber wahrscheinlich vor. Sind mehrere Mauzer zu einer Laufolge gereiht, so bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung erstreckt sich über den Bereich von 0,25—6 kHz, meist sind jedoch nur Anteile von 1—4 kHz ausgebildet, ohne daß bestimmte Lücken regelmäßig auftreten. Große Amplitude haben die Frequenzen zwischen 1—3,5 kHz, die größte erreichen durchweg diejenigen um 1,5 kHz, die um 3 kHz sind von kaum geringerer. Der Frequenzaufbau ist im zeitlichen Rufverlauf einigermaßen gleichbleibend, im

Rufbeginn setzen die Hauptanteile um 1,5 und 3 kHz meist etwas früher ein als die übrigen am Aufbau beteiligten Frequenzen, die dann aber anschließend alle zusammen simultan folgen. Die Frequenzverteilung ist überwiegend klangartig, die Formanten sind allerdings stellenweise durch spektrale Überlagerung breit verwischt, sie verlaufen in einer Bogenform. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten im Beginn und Ende des Rufes ca. 6:5 betragen, ist aber meist wohl noch kleiner. Die Basalformante im Bereich um 1,5 kHz ist die intensivste, nahezu gleich hohe Amplitude hat die 1. Harmonische um 3 kHz. Häufig sind nur noch zwei oder drei weitere ausgebildet, der Formantquotient beträgt 1:2:3:4: . . . Unterhalb der Basalformante und in den Zwischenformantbereichen sind stellenweise spektrale Anteile geringer Intensität vorhanden.

#### 4.5.4.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 268—271)

Diese Rufform ist charakterisiert durch einen hellen, eher klangartigen Anfangsteil und ein tieferes, geräuschhaft rau nachgestoßenes Ende, das Nachstoßelement; in dessen Verlauf ist manchmal ein interner rhythmischer Intensitätswechsel wahrnehmbar. Die Hauptrufe mit Nachstoßelement sind von unterschiedlicher, vorwiegend aber großer Intensität und treten meist gemeinsam mit Mauzern in arhythmischen Lautfolgen auf. Ihre Häufigkeit wird mit zunehmendem Alter der Tiere größer; sie sind als eigenständige Rufform wahrscheinlich schon gegen Ende des ersten Lebensjahres ausgebildet. Eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den intensiven Formen schwach sichtbar, die Ruhhaltung ist nicht fixiert, meist rufen die Tiere aber im Stehen oder Gehen. Das Maul ist in der ersten Lauthälfte durchweg weit aufgerissen, die oberen Caninen stehen in ihrer vollen Länge frei, im zweiten Teil des Rufes, dem Nachstoßelement, ist es wieder ziemlich geschlossen. In leiseren Hauptrufen mit Nachstoßelement ist die Maulöffnung im Anfang des Lautes variabel. Bisweilen äußern die Tiere sie spontan, vorwiegend aber dann, wenn man sie von vertrauten Artgenossen trennt. Mit Fortdauer dieser Situation treten zunehmend an die Stelle der meist anfänglich gerufenen Mauzlaute geringer Lautstärke die intensiveren Hauptrufe mit Nachstoßelement. Ihre Funktion dürfte darin liegen, auch über größere Distanz den Zusammenhalt einer Gruppe von Tieren aufrechtzuerhalten. Aus dem Freiland ist nicht bekannt, wie lange junge Jaguare im Verband der Wurfgeschwister verbleiben und bis zu welchem Alter die Mutter noch mit den Jungen zusammen ist; damit ist es nicht möglich zu entscheiden, ob und welche Funktion Hauptrufe mit Nachstoßelement in diesem Zusammenhang haben.

Die Intensität dieser Rufform ist unterschiedlich, vorwiegend mittel bis hoch, auch in leisen Formen kann aber ein Nachstoßelement ausgebildet sein. Die Intensitätsverteilung im zeitlichen Rufablauf ist variabel, neben Formen gleichbleibender Lautstärke treten solche mit deutlichen internen Intensitätsschwankungen auf. Das Intensitätsmaximum ist durchweg im Übergang zwischen dem klangartigen ersten Rufteil und dem Nachstoßelement ausgebildet. Der rhythmische Intensitätswechsel hierin ist strukturell im Lautspektrogramm nicht nachweisbar, ist aber teilweise gut zu hören. Die Rufdauer beträgt im ausgewerteten Tonbandmaterial zwischen 0,6 bis 1,4 sec, dabei ist der relative Anteil der beiden unterschiedlich strukturierten Rufbestandteile am Aufbau variabel. In Lautfolgen — oft gemeinsam mit Mauzern — sind Hauptrufe mit Nachstoßelement arhythmisch gereiht. Ihre Frequenz-



zusammensetzung umfaßt Anteile von 0,2—7 kHz, ist jedoch variabel im Grad der Ausbildung der Frequenzen unterhalb 0,5 kHz und über 4 kHz, regelmäßige Lücken treten aber nicht auf. Je nach dem Aufbau wechselt auch die Lage der Frequenzen großer Amplitude, besonders im oberen Bereich. Alle Rufe enthalten intensive Anteile bis zu 3 kHz, manche aber auch bis hinauf zu 6 kHz, im basalen Bereich sind alle Frequenzen oberhalb 0,5 kHz intensiv; die größte Amplitude erreichen die zwischen 0,7—1,0 kHz. Die zeitliche Veränderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf ist in den einzelnen Lauten etwas unterschiedlich; teilweise setzen alle Anteile im Beginn ziemlich simultan ein, in anderen Rufen auch wieder nur in den Hauptformantbereichen. Am Ende sind die Frequenzen unterhalb 1 kHz etwas gedehnt. Insgesamt ist das Nachstoßelement reicher und intensiver im oberen Frequenzbereich als die erste Ruhhälfte. Die Frequenzverteilung zeigt durchweg eine Gliederung in eine eher klangartige erste Ruhhälfte — mit teilweise allerdings auch erheblicher spektraler Überlagerung — und einen zweiten, vorherrschend geräuschhaft spektralen Teil, das Nachstoßelement. Die Formanten weisen einen Bogenverlauf auf, der abfallende Schenkel in der zweiten Lauthälfte ist langgestreckt. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante sinkt mit zunehmendem Alter der Tiere ab, er kann im Beginn des zweiten Lebensjahres zwischen ihren relativ höchsten Frequenzanteilen um die Mitte der ersten Ruhhälfte und den tiefsten vornehmlich am Rufende bis zu 2:1 betragen; später geht er in den meisten Rufen unter 3:2 zurück. Der hörbare Tonhöhenabfall zum Nachstoßelement wird noch dadurch verstärkt, daß anfangs Anteile unterhalb 0,5 kHz weitgehend fehlen können oder von geringer Amplitude sind, im Nachstoßelement dann aber von großer. In manchen Hauptrufen mit Nachstoßelement treten erhebliche Tonhöhen sprünge auf, man hat den Eindruck, die Tiere befinden sich im Stimmbruch. Die Basalformante ist zwischen 0,2—0,3 kHz ausgebildet und in der ersten Lauthälfte oft nur von geringer Amplitude. Die Anzahl der am Rufaufbau beteiligten Formanten ist besonders im Anfangsteil sehr unterschiedlich, damit ergeben sich auch für den Formantquotient bei teilweiser Ausbildung von Nebenformanten variierende Reihen.

#### 4.5.4.3 Nachstoßer (s. Abb. 271)

Diese kurze Rufform ist leise und dunkel geräuschhaft rau. Sie weist einen internen rhythmischen Intensitätswechsel auf und ist relativ selten in reiner Ausprägung zu beobachten. Sie tritt eher in Übergangsformen zu Hauptrufen mit Nachstoßelemente auf, mit denen zusammen sie in arhythmischen Lautfolgen ausgebildet sein kann, und bisweilen einzeln im Anschluß an einen solchen Ruf. Die Tiere äußern die Nachstoßer in beliebiger Körperhaltung, bevorzugt jedoch im Stehen oder im Gehen, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist kaum sichtbar. Das Maul ist dabei nur wenig geöffnet, die Oberlippen bedecken die oberen Caninen ganz oder weitgehend. Auslösende Reize für die Artikulation dieser Rufe und eine spezifische Funktion waren aus den Beobachtungen nicht ersichtlich.

Die Intensität der separaten Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement ist gering. Der interne rhythmische Intensitätswechsel ist strukturell im Lautspektrogramm sichtbar — allerdings unterschiedlich deutlich im Rufverlauf. Die alternierenden Phasen größerer und geringerer Amplitude sind jeweils ungefähr 0,01 sec lang, die Anzahl der intensiven Impulse beträgt 10 und wohl auch mehr. Die Dauer des einen auf Tonband aufgezeichneten Nachstoßers beträgt 0,35 sec. Bei heranwachsenden Jaguaren dieser Altersklasse liegen keine Beobach-

tungen über eine regelmäßige Reihung dieser Rufe oder feste Zeitabstände, mit denen sie auf Hauptrufe mit Nachstoßelement folgen, vor. Die Auswertung der Frequenzparameter ist dadurch beeinträchtigt, daß die Tonbandaufzeichnung des Nachstoßers in einer Lautfolge mit den wesentlich intensiveren Hauptrufen mit Nachstoßelement erfolgte. So sind im Lautspektrogramm nur Frequenzanteile zwischen 0,2—4 kHz nachweisbar, sie setzen weitgehend simultan ein und brechen ebenso wieder ab. Die Laute sind also von in ihrem Verlauf gleichbleibender Frequenzzusammensetzung. Das Intensitätsmaximum findet sich um 0,4 kHz. Die Frequenzverteilung ist rein geräuschhaft spektral.

#### 4.5.5 Weitere Lautelemente junger Jaguare

Bei einem ungefähr 14monatigen, subadulten männlichen Jaguar konnte wiederholt das Prusten beobachtet werden; Tonbandaufnahmen in für die Lautspektrographie ausreichender Qualität sind davon nicht vorhanden. Der Laut entsprach vom Höreindruck dem der adulten Tiere, strukturelle Unterschiede waren nicht zu erkennen. Er läßt sich als dumpfes, weiches Schnauben beschreiben und zeigt deutlich den Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen. Das eine Tier äußerte das Prusten ziemlich regelmäßig in Folgen von Mauzlauten, nachdem es von dem gleichaltrigen, mit ihm zusammenlebenden Weibchen getrennt worden war, vornehmlich gegen den Schieber, hinter dem es sich befand und ebenso mauzte. Soweit man aus diesen Beobachtungen auf eine Funktion schließen kann, stellt das Prusten wohl einen Lock- und/oder Beschwichtigungslaut dar.

### 4.6 Leopard (*Panthera pardus*)

Eine Zusammenstellung der Lautformen junger Leoparden während der ersten vier Lebensmonate gibt TEMBROCK (1970). Das in dieser Untersuchung ausgewertete Tonbandmaterial ist in den einzelnen Altersklassen unterschiedlich umfangreich, von Jungtieren im zweiten Lebenshalbjahr fehlen Beobachtungen und Aufnahmen.

#### 4.6.1 Altersklasse I

In den ersten Tagen nach ihrer Geburt bilden die jungen Leoparden nur eine Rufform, das Quärren, aus. Ab der dritten Lebenswoche sind Übergänge zu einer weiteren zu beobachten.

##### 4.6.1.1 Quärren (s. Abb. 272—274)

Diese Rufe sind von variabler Intensität und Dauer, geräuschhaft hell und klingen „weinerlich“. Allgemein sind sie nicht häufig zu hören, die einzelnen Individuen sind aber unterschiedlich ruffreudig. Die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist deutlich sichtbar, das Maul ist dabei weit geöffnet, wegen der noch unterentwickelten Motorik rufen die Jungen im Liegen oder Umherkrabbeln. Die wichtigsten auslösenden Reize für die Artikulation sind Hunger, Unterkühlung, längere Zeit anhaltender Verlust des Körperkontaktes mit Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Die Funktion dieser Lautäußerung ist darin zu sehen, Fürsorgehandlungen der Mutter auszulösen.

Die Intensität des Quärrens ist variabel, vorwiegend jedoch in Anbetracht der Körpergröße der Jungtiere erheblich. Die interne Intensitätsverteilung im zeitlichen Lautverlauf ist meist ziemlich gleichbleibend, in gedehnten Formen eher schwan-

kend, in gekoppelten ist dies die Regel; einige Rufe haben auch einen kurzen Anlaut geringer Intensität, nach dem der Hauptteil dann mit voller Lautstärke einsetzt. Die Rufdauer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial 0,4—0,7 sec; meist tritt das Quären in Lautfolgen auf, darin bestehen zwischen den Einzelnrufen keine regelmäßigen Abstände. Sein Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,3 bis über 7 kHz enthalten, die unterhalb 1 kHz und über 6 kHz sind aber nur partiell ausgebildet, durchgehende Lücken in der Frequenzzusammensetzung kommen jedoch nicht allgemein vor. Die Anteile großer Amplitude finden sich von 2—6 kHz, diejenigen mit der höchsten zwischen 3 und 4 kHz. Im Rufverlauf ist der Frequenzaufbau fast gleichbleibend, am Anfang setzen die Hauptanteile weitgehend simultan ein und brechen ähnlich am Lautende ab; dieses Merkmal ist im Lautspektrogramm durch den Halleffekt etwas überlagert. In Formen mit Ausbildung eines Anlautes setzt sich dieser für ungefähr 0,1 sec aus Frequenzen im Bereich unterhalb 3 kHz zusammen, danach setzt der Hauptteil des Lautes mit allen weiteren Anteilen ziemlich gleichzeitig ein. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend geräuschhaft spektral, läßt aber in der Mehrzahl der Rufe zumindest im basalen Bereich unter 2 kHz stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

#### 4.6.2 Altersklasse II

Das Quären bleibt als vorwiegend intensive, geräuschhafte Rufform bestehen. Hinzu tritt jetzt als weitere das Mauzen, eine sehr helle, klangartige Lautform meist geringer Lautstärke; es dürfte sich in der dritten Lebenswoche entwickeln. Beide sind durch eine große Vielfalt von Zwischen- und Mischformen verbunden (s. Abb. 280, 281).

##### 4.6.2.1 Quären (s. Abb. 279)

Das Quären verändert seinen Lautcharakter kaum, es ist weiterhin ziemlich hell und geräuschhaft „weinerlich“, von unterschiedlicher Dauer und recht selten zu hören. Die verschiedenen Individuen haben aber eine sehr unterschiedliche Ruffreudigkeit. Die Körperhaltung bei der Lautartikulation ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiven Formen deutlich; das Maul ist meist weit aufgerissen. Hunger und Unterkühlung bleiben auslösende Reize für das Quären, ebenso die andauernde Trennung von Wurfgeschwistern und/oder dem Muttertier. Die Funktionen dieser Rufform dürften also einmal darin liegen, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, zum anderen aber wohl auch mit der zunehmenden Mobilität der Jungtiere den Zusammenhalt im Wurfgeschwisterverband und mit dem Muttertier über größere Distanz aufrechtzuerhalten.

Die Intensität des Quärens ist durchweg relativ hoch, leise Formen werden seltener. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist variabel, teilweise ziemlich gleichbleibend, in anderen Formen ist ein leiser Anlaut ausgebildet, erst danach setzt der Hauptteil des Rufes mit voller Intensität ein. Stark gedehnte oder aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen weisen Schwankungen der Lautstärke in ihrem Verlauf auf. Die Rufdauer beträgt in dem vorliegenden Material zwischen 0,4 bis 2,0 sec; in Lautfolgen sind Quärrlaute arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,25—7 kHz umfassen, ist jedoch sehr unterschiedlich im Grad der Ausbildung von Frequenzen unterhalb 2 kHz und über 6 kHz, regelmäßige Lücken im Aufbau treten allerdings nicht auf. Große Amplitude erreichen

die Anteile zwischen 2—4 kHz, das Intensitätsmaximum liegt im Bereich von 2 bis 3 kHz. Im Rufbeginn setzen fast alle Frequenzanteile ziemlich gleichzeitig ein, in Formen mit einem Anlaut ist dieser in seinen Bestandteilen vorwiegend auf den Bereich unter 3 kHz beschränkt, danach setzt dann der Hauptteil des Rufes in der vorher für die einteiligen Laute beschriebenen Weise ein. Im Rufende sind die basalen Frequenzen etwas gedehnt, insgesamt ist die erste Ruhhälfte reicher an hohen Anteilen als die zweite. Die Frequenzverteilung ist nahezu rein geräuschhaft spektral, nur stellenweise sind einige Formanten in ihrem Verlauf angedeutet. Ein interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf kommt dadurch zustande, daß in dem ersten Teil des Quärräns relativ höhere Frequenzanteile von größerer Amplitude sind als im zweiten.

#### 4.6.2.2 Mauzen (s. Abb. 282)

Das Mauzen ist sehr hell und rein in seiner Klangfarbe und von geringer Intensität. Es ist häufig mit Quärräns gekoppelt oder überlagert (s. Abb. 280, 281), so daß es in reiner Ausprägung relativ selten zu beobachten ist. Die Körperhaltung beim Mauzen ist beliebig, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung kaum sichtbar, die Maulöffnung dabei ist ziemlich variabel. Neben manchmal spontaner Artikulation sind als auslösende Reize für diese Lautform vor allen Dingen die Trennung eines Jungtieres vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern zu nennen. Bei Fortdauer dieser Situation treten zunehmend die intensiveren Quärränslaute an die Stelle der Mauzer, ebenso kommen dann auch vielfältige Mischformen beider Lautelemente miteinander vor. Damit dürfte die Funktion des Mauzens darin zu sehen sein, daß diese Lautäußerung den Zusammenhalt zwischen den Jungen untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich aufrechterhalten hilft.

Ihre Lautstärke ist recht gering, oft erscheinen Anfang und Ende etwas leiser als der Mittelteil des Rufes, ansonsten ist die Intensität im zeitlichen Verlauf ziemlich gleichbleibend. Sind mehrere Einzellaute zu einem zusammenhängenden gekoppelt, so weist dieser wiederholte interne Veränderungen seiner Lautstärke auf. In Formen mit Anlaut besteht einmal der Intensitätsunterschied zwischen diesem und dem Hauptteil des Rufes, zusätzlich sind beide Komponenten durch einen deutlichen Amplitudenabfall bis zu 0,1 sec Dauer getrennt. Die Einzellaute sind mit 0,2 bis 0,4 sec relativ kurz, gekoppelte sind im vorliegenden Tonbandmaterial bis zu 1,2 sec lang. Sind Mauzer zu Lautfolgen gereiht — meist mit anderen Rufformen zusammen —, so bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine regelmäßigen Abstände. Ihr Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,25 bis über 7 kHz umfassen, läßt aber deutliche Unterschiede im Grad der Ausbildung hoher Frequenzen erkennen. Die Anteile großer Amplitude finden sich zwischen 2—5 kHz, nahezu im gleichen Bereich schwankt auch die Lage des Intensitätsmaximums von 2,6—4,8 kHz, je nach der Klangfarbe der Mauzer. In den Lauten mit relativ höherfrequentem Intensitätsmaximum ist auch insgesamt der Anteil hoher Frequenzen größer. In vielen Rufen sind Frequenzen unterhalb 1,5 kHz nur partiell vorhanden, regelmäßige Lücken finden sich in der Frequenzzusammensetzung dieses Lautes aber nicht. Ihre zeitliche Veränderung im Rufverlauf zeigt eine Bogenform mit Vorherrschen tieferer Anteile am Anfang und besonders am Ende des Lautes, der Mittelteil enthält höhere. Abwandlungen hiervon sind in der Form häufig, daß vor allen Dingen der Rufbeginn, seltener das Ende, sich im relativ oberen Frequenzbereich zusammensetzen; damit ist dann die Bogenform weitgehend auf den absteigenden oder anstei-

genden Ast reduziert. Die Frequenzverteilung ist ganz überwiegend klangartig, nur stellenweise sind geringe spektrale Überlagerungen vorhanden. Die Formanten verlaufen in einem deutlichen überhöhten Bogen, ihr interner Tonhöhenunterschied ist in den einzelnen Rufen allerdings recht variabel. Er kann — bei vollständiger Ausbildung des Bogenverlaufs — zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und den tiefsten am Beginn und Ende des Lautes bis zu 3:1 und darüber betragen, ist aber in den meisten Rufen nicht größer als 2:1 oder noch darunter. In den Formen, wo die Formanten weitgehend auf den ansteigenden oder abfallenden Schenkel reduziert sind, ist dann der Tonhöhenwechsel zwischen Lautbeginn und -ende nahezu gleich erheblich, z. B. ungefähr 1:2 bei Ausbildung nur des ansteigenden Teils und 2:1 bei seiner Reduktion und nur vorhandenem abfallenden Teil. Die Lage der Basalformante wechselt mit der unterschiedlichen Frequenzzusammensetzung der einzelnen Mauzer im basalen Bereich, sie kann Anteile bis hinauf zu 4 kHz enthalten. In fast allen Lauten ist sie aus den Frequenzen mit der größten Amplitude aufgebaut. Meist ist auch nur noch eine weitere Formante vorhanden, deren Frequenzanteile zu denen der Basalformante im Verhältnis von 2:1 stehen.

#### 4.6.3 Altersklasse III

Das Tonbandmaterial mit Rufen junger Leoparden dieser Altersstufe ist ziemlich beschränkt. Belegt ist einmal ein helles Mauzen (s. Abb. 287); eine weitere Rufform ist wohl auch als Mauzen einzuordnen, dieses ist aber wesentlich tiefer in seinem Klang, durchweg etwas lauter und mit bisweilen erheblich geräuschhaftem Charakter (s. Abb. 283—286). Eine genaue Klassifizierung dieses Lautelementes wird erst an Hand weiterer Tonbandaufzeichnungen möglich sein.

##### 4.6.3.1 Mauzen (s. Abb. 283—287)

Zuerst sei das schon von jüngeren Leoparden bekannte helle, klanghafte Mauzen geringer Lautstärke besprochen (s. Abb. 287). Die Tiere äußern diese Laute bisweilen spontan, die einzelnen Individuen aber sehr unterschiedlich häufig. Zur laut-spektrographischen Auswertung liegen nur wenige Aufnahmen vor. Die Körperhaltung bei der Lauterzeugung ist nicht fixiert, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur dabei nicht bemerkbar. Die Maulöffnung ist variabel, meist ist es ziemlich geschlossen und nur die Oberlippen sind leicht angehoben. In den beobachteten Fällen waren auslösende Reize für die Artikulation der Mauzer nicht ersichtlich, die Lautgebung erfolgt wohl vorwiegend spontan. Eine Funktion hat diese Rufform eventuell in der Aufrechterhaltung des Kontaktes der Jungen untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich.

Ihre Intensität ist ziemlich gering, die interne Intensitätsverteilung im zeitlichen Ablauf der Laute meist gleichmäßig. Ihre Dauer beträgt zwischen 0,25—0,6 sec, sind mehrere in einer Lautfolge gereiht, so bestehen darin zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Abstände. Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile zwischen 2—7 kHz, hohe sind manchmal nur partiell ausgebildet. Große Amplitude erreichen die Frequenzen von 2—4 kHz, das Intensitätsmaximum liegt um 3,5 kHz. Außer im basalen Bereich kommen Lücken im Frequenzaufbau nicht vor. Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf entspricht einer Bogenform, relativ höhere Anteile um die Lautmitte verbinden Rufbeginn und -ende, deren Bestandteile sich im ungefähr gleichen tiefen Bereich finden. Sehr häufig ist diese Figur jedoch weitgehend entweder auf den ansteigenden oder den

wieder abfallenden Ast reduziert, womit Anfang und Ende des Mauzers dann unterschiedliche Frequenzzusammensetzung aufweisen. Die Frequenzverteilung ist trotz des rein klangartigen Höreindrucks zu einem erheblichen Grad geräuschhaft, die Formanten sind in ihrem Verlauf breit durch spektrale Überlagerung verwischt. Sie haben eine Bogenform, in der ansteigender oder abfallender Schenkel oft stark zurückgebildet sind. Bei komplettem Bogenverlauf kann der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Lautmitte und den tiefsten am Anfang und Ende ungefähr 2:1 betragen, ist meist aber wohl kleiner; eine genaue Messung ist wegen der spektralen Überlagerung nicht möglich. In den Formen mit auf den abfallenden Teil reduziertem Formantverlauf kann der Tonhöhenwechsel zwischen Rufbeginn und -ende nahezu ebensogroß sein. Ist nur der ansteigende Formantschenkel ausgebildet, ergibt sich der umgekehrte Quotient, also der Tonhöhenunterschied beträgt ungefähr 1:2. In beiden Fällen ist die Messung wegen des großen Anteils spektraler Überlagerung nur angenähert. Die Basalformante setzt sich aus den Frequenzen mit der größten Amplitude im Bereich von 2—4 kHz zusammen, meist ist nur noch eine weitere vorhanden, deren Frequenzanteile zu denen der Basalformante im Verhältnis von 2:1 stehen.

Die zweite Mauzform (s. Abb. 283—286) ist im Klang dunkler mit manchmal auch leicht geräuschhaftem Charakter. Sie ist von unterschiedlicher Dauer und ziemlich oft ist vor dem Hauptteil des Lautes ein kurzer Anlaut ausgebildet (s. Abb. 285, 286). Allgemein sind diese Rufe recht selten, die Jungtiere äußern sie in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist nur in den relativ intensiven Formen schwach bemerkbar. Die Maulöffnung bei der Lautgebung ist variabel. Auslösende Reize für die Artikulation der Mauzer waren bei der Beobachtung nicht zu bestimmen, ihre Funktion ist im Dienste des Zusammenhalts der Jungtiere untereinander und mit dem Muttertier zu vermuten.

Die Intensität ist unterschiedlich, manche Rufe sind recht laut. Die kurzen Einzellaute sind von durchweg gleichbleibender Lautstärke im Rufverlauf, gedehnte und aus mehreren Einzellauten gekoppelte Formen können deutliche interne Intensitätsschwankungen aufweisen. In den weisilbigen/-teiligen Ausbildungen mit Anlaut ist der Intensitätsunterschied zwischen den beiden Komponenten des Lautes signifikant, zudem besteht zwischen beiden noch ein deutlicher kurzer Amplitudenabfall. Die Rufdauer beträgt zwischen 0,3—2,4 sec, einzelne Laute sind kaum länger als 0,6 sec; in Lautfolgen sind die Mauzer arhythmisch gereiht. Die Frequenzzusammensetzung kann Anteile von 0,2—7 kHz umfassen, ist im wesentlichen aber auf den Bereich von 1—5 kHz beschränkt, die Anteile des Anlautes finden sich mit wechselnder Lage ebenfalls in diesem Bereich. Große Amplitude erreichen die Frequenzen zwischen 1 und 3 kHz, selten auch hinauf bis 4 kHz. Das Intensitätsmaximum ist in den einzelnen Rufen unterschiedlich ausgebildet und variiert in seiner Lage einmal zwischen 1,2—1,5 kHz, dann auch wieder zwischen 2—3 kHz. Der Frequenzaufbau weist keine regelmäßigen Lücken auf, er ist im zeitlichen Verlauf der Mauzformen ohne Anlaut ziemlich gleichbleibend, oft ist jedoch am Beginn und Ende des Lautes ein Vorherrschen relativ tieferer Frequenzanteile gegenüber höheren um die Rufmitte zu beobachten. Die Anlaute haben nur eine begrenzte Zusammensetzung im erwähnten Frequenzbereich, anschließend setzt dann der Hauptteil mit allen Anteilen ein. Die Frequenzverteilung zeigt ein gemischtes Bild mit teilweisem Formantaufbau, aber ebenso stellenweise deutlich spektraler Überlagerung, die Formanten haben einen Bogenverlauf einiger Variabilität. Auch hier sind Reduktio-

nen auf nur abfallenden oder ansteigenden Schenkel des Bogens häufig. Der interne Tonhöhenwechsel einer Formante ist meist nur gering, ein Tonhöhenunterschied im Rufverlauf ergibt sich durch Intensitätsverlagerung zwischen Formanten und unterschiedliche Zusammensetzung von Anlaut und Hauptteil. Die Basalformante ist nur stellenweise um 0,25 kHz schwach ausgebildet, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . .

#### 4.6.4 Altersklasse V

Das Tonbandmaterial und die Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten heranwachsender Leoparden von über einem Jahr sind sehr begrenzt, sie beschränken sich auf ein weibliches Tier von ungefähr 16 Monaten. Alle aufgezeichneten Rufe sind als Mauzer einzustufen.

##### 4.6.4.1 Mauzen (s. Abb. 288)

Diese Laute sind relativ kurz, von geringer Intensität und angesichts der Körpergröße des Tieres ungewöhnlich hell. Sie sind in ihrem Charakter überwiegend klangartig, bisweilen ist ein leiser Anlaut ausgebildet. Das eine beobachtete Tier mauzte in dem Überwachungszeitraum von drei Tagen nur wenige Male, die Körperhaltung dabei war nicht fixiert, ebenso war eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung nicht sichtbar. Das Maul blieb bei der Lautäußerung weitgehend geschlossen, nur die Oberlippen waren leicht angehoben. Auslösende Reize für die Artikulation waren nicht ersichtlich, eine Funktion dieser Laute dürfte darin liegen, den Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich zu gewährleisten. Wie SCHALLER (1972) erwähnt, bleiben junge Leoparden auch noch im zweiten Lebensjahr im Kontakt mit dem Muttertier.

Die Mauzer sind von schwacher Intensität, ihre interne Intensitätsverteilung ist ziemlich gleichbleibend. In den Formen mit Anlaut besteht ein deutlicher Unterschied in der Lautstärke zwischen diesem und dem Hauptteil des Lautes, zwischen beiden Komponenten ist noch zusätzlich ein sehr kurzfristiger Intensitätsabfall vorhanden. Die Rufdauer beträgt 0,4—0,6 sec, in Lautfolgen sind Mauzer arhythmisch gereiht. Die Auswertung der Frequenzzusammensetzung ist wahrscheinlich durch die geringe Intensität der Mauzer etwas beeinträchtigt. Im Lautspektrogramm lassen sich Anteile zwischen 0,5—4,5 kHz nachweisen, die größerer Amplitude liegen alle unterhalb 3 kHz. Die höchste Intensität erreichen die Frequenzen um 2,8 kHz, kaum weniger intensiv sind diejenigen bei 1,4 kHz. Über das Auftreten von regelmäßigen Lücken im Frequenzaufbau dieser Rufform sind angesichts des beschränkten Materials keine Aussagen möglich. Die zeitliche Veränderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf läßt ein Vorherrschen relativ tieferer Anteile im Lautbeginn und -ende gegenüber einer höherfrequenten Rufmitte erkennen. Die Frequenzverteilung ist überwiegend klangartig, die Formanten verlaufen in einem deutlich überhöhten Bogen. Der Tonhöhenunterschied innerhalb einer Formante kann zwischen ihren relativ höchsten Anteilen um die Rufmitte und ihren tiefsten am Anfang und Ende des Lautes bis zu 2:1 betragen, dürfte aber in der Mehrzahl der Rufe geringer sein. Die Basalformante im Bereich zwischen 0,5—1,4 kHz in etwas unterschiedlicher Zusammensetzung ist relativ intensiv, die Frequenzanteile mit der höchsten Amplitude finden sich in der nächsthöheren Formante, der 1. Harmonischen. Insgesamt sind nur wenige am Rufaufbau beteiligt (3—4), der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . .

#### 4.6.5 Weitere Lautelemente junger Leoparden

Bei mehreren Jungtieren im Alter zwischen 3 und 5 Monaten konnte ich wiederholt den Nieslaut beobachten, ihn jedoch nicht in für die Lautspektrographie ausreichender Qualität aufzeichnen. Der Laut entsprach vom Höreindruck dem der adulten Tiere, war nur etwas weicher und nicht so explosiv hervorgestoßen. Meist äußerten die Jungen dieses kurze, geräuschhafte Lautelement einzeln oder zu wenigen schnell nacheinander gereiht gegen das Muttertier, oft als Antwort auf dessen Nieslaute, bisweilen aber auch auf ihre bloße Annäherung hin. Seine Funktion dürfte bei den Jungtieren im wesentlichen wohl die eines Beschwichtigungslautes sein.

#### 4.7 L ö w e (*Panthera leo*)

Einige Beschreibungen der Lautformen junger Löwen gibt SCHALLER (1972), die schon mehrfach erwähnte tabellarische Zusammenstellung von TEMBROCK (1970) enthält auch Angaben hierzu. Das zur Auswertung vorliegende Tonbandmaterial ist in den einzelnen Altersklassen unterschiedlich umfangreich, es fehlen Aufnahmen von Lautäußerungen der Jungtiere im 2. Lebensjahr. Die Rufe junger Löwen zeigen außer während der ersten Lebenswochen sehr häufig einen zweisilbigen Aufbau aus leisem Anlaut und dann explosiv einsetzendem, intensiveren Hauptteil des Lautes. Oft sind beide Komponenten auch völlig getrennt, dann ergibt sich ein zweiteiliger Ruf. Selten sind beide Teile von gleicher Intensität.

##### 4.7.1 Altersklasse I

Während der ersten Tage nach der Geburt besitzen die Jungen nur eine Rufform von unterschiedlicher Intensität, das Quärren.

##### 4.7.1.1 Quärren (s. Abb. 289—292)

Diese vorwiegend lauten Rufe sind geräuschhaft und klingen hell „weinerlich“. Normalerweise ist das Quärren nicht häufig zu hören, einzelne Individuen können aber recht unterschiedlich ruffreudig sein. Die Tiere äußern das Quärren in Anbetracht ihrer noch unterentwickelten Motorik vorwiegend im Liegen oder beim Umherkrabbeln, die Mitarbeit der Körpermuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiveren Formen deutlich, das Maul ist bei der Lautgebung weit aufgerissen. Hunger, Unterkühlung, andauernder Verlust des Körperkontaktes mit dem Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern sind auslösende Reize für die Artikulation dieser Rufform. Ihre Funktion dürfte im wesentlichen darin bestehen, Fürsorgehandlungen der Mutter auszulösen.

Die Intensität ist variabel, allerdings vorwiegend relativ hoch; die Lautstärke ist angesichts der geringen Körpergröße der Jungen erheblich. Die interne Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist in den einzelnen Lauten ziemlich unterschiedlich, häufig gleichbleibend. Einige haben einen kurzen, leisen Anlaut und gedehnte Formen schwanken in ihrer Lautstärke, ebenso aus mehreren Einzelnrufen gekoppelte. Entsprechend beträgt die Rufdauer im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,4 bis 2,0 sec, die Einzellaute sind durchweg kürzer als 1,0 sec. Meist sind sie zu Lautfolgen gereiht, darin bestehen zwischen den Rufen keine regelmäßigen Pausen. Die Frequenzzusammensetzung umfaßt Anteile im Bereich von 0,25 bis über 7 kHz, dabei sind diejenigen oberhalb 6 kHz und unterhalb 1 kHz meist nur schwach ausgebildet, Lücken treten aber nicht regelmäßig auf. Alle Anteile großer Amplitude finden sich zwischen 1,5—5 kHz, das Intensitätsmaximum ist in der Mehrzahl der Ru-



fe um 2,8 kHz erreicht, in einigen aber auch hinunter bis zu 1,9 kHz. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit im Rufverlauf ist in den einzelnen Rufen recht verschieden; teilweise setzen sie im Beginn mit fast allen Frequenzen nahezu simultan ein und brechen am Ende nach ziemlich gleichbleibendem Aufbau nicht ganz so abrupt ab. In den Formen mit Anlaut besteht dieser im wesentlichen nur aus Frequenzen im Bereich zwischen 2—4 kHz, erst anschließend setzt dann der Hauptteil des Rufes in der vorher für den einteiligen Laut beschriebenen Weise ein.

Die Frequenzverteilung ist überwiegend bis rein geräuschhaft spektral, läßt manchmal aber stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen; die Anlaute weisen einen eher klangartigen Charakter auf.

#### 4.7.2 Altersklasse II

Alle in diesem Entwicklungszeitraum aufgezeichneten Rufe stammen von zwei Wurfgeschwistern, die über eine längere Phase hin beobachtet werden konnten; die Laute lassen sich als Mauzer einordnen.

##### 4.7.2.1 Mauzen (s. Abb. 293—297)

Die Mauzer sind Rufe sehr unterschiedlichen Klangcharakters und sind in auffälliger Weise häufig zweisilbig oder aus zwei getrennten Komponenten zweiteilig aufgebaut. Sie sind in ihrer Tonhöhe sehr variabel und meist ziemlich kurz. Bemerkenswert ist das in den meisten Fällen explosive Einsetzen der Laute mit relativ hoher Intensität, in den Formen mit Anlaut trifft dieses Merkmal auf den Hauptteil zu. Bisweilen äußern die Jungen Mauzer spontan, die einzelnen Individuen unterschiedlich häufig, dabei ist die Körperhaltung nicht fixiert. Eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist meist gut sichtbar, das Maul ist durchweg weit aufgerissen — oft schon kurz vor der Lautartikulation. Neben der spontanen Äußerung der Mauzer sind als auslösende Reize für diese Rufform Hunger, Unterkühlung und die andauernde Trennung vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern zu nennen. Mit Fortdauer solcher Situationen werden die Mauzer intensiver. Ihre Funktion ist einmal darin zu sehen, Fürsorgereaktionen der Mutter auszulösen, dann aber wohl auch mit der zunehmenden Mobilität der Jungen den Zusammenhalt der Wurfgeschwister miteinander und mit der Mutter zu gewährleisten. Die Intensität dieser Rufform ist über einen großen Bereich variabel, von sehr leisen bis zu angesichts der Körpergröße der Jungen recht lauten Formen. Die zeitliche Änderung der Intensität im Rufverlauf ist durch den häufig zweiteiligen Aufbau mit einem leiseren Anlaut und dem intensiven Hauptteil des Mauzers gegeben. Der relative Unterschied in der Lautstärke zwischen beiden Komponenten schwankt in den einzelnen Rufen, ist meist aber erheblich. Zudem besteht zwischen beiden ein Amplitudenabfall von ca. 0,1 sec, in dem in den zweiteiligen Rufen gar keine Frequenzanteile vorhanden sind bzw. eventuell intensitätsmäßig unterhalb der Erfassungsgrenze bei dem gewählten Auswertungsverfahren liegen. Im Hauptteil des Lautes setzen im Beginn nahezu alle Frequenzanteile simultan mit hoher Amplitude ein, das Rufende ist weniger abrupt. Aus mehreren Einzellaute gekoppelte Formen weisen ebenfalls interne Lautstärkenveränderungen auf. Die Rufdauer beträgt im ausgewerteten Tonbandmaterial 0,2—0,6 sec, die Mehrzahl der Mauzer ist länger als 0,3 sec; gekoppelte Formen messen bis zu 1,2 sec. Sind mehrere Rufe zu einer Lautfolge gereiht, so ist diese arhythmisch. Die Frequenzzusammenset-

zung umfaßt Anteile zwischen 0,25 bis über 7 kHz, der Grad der Ausbildung der Frequenzen unter 1 kHz und oberhalb 5 kHz ist dabei ziemlich variabel. Regelmäßige Lücken im Aufbau treten nicht auf, vielen Rufen fehlen jedoch am Beginn des Hauptteils in den zweiteiligen Formen Anteile unter 1 kHz. Je nach der Klangfarbe der Mauzer schwankt die Lage der Frequenzen großer Amplitude im Bereich zwischen 1,5—5 kHz. Deutlich ist auch im Verlauf der Entwicklung innerhalb dieser Altersklasse eine Verlagerung des Intensitätsmaximums von anfangs zwischen 2 bis 3 kHz zu zwischen 1—2 kHz gegen Ende des dritten Lebensmonats. Die zeitliche Änderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf ist in den zweisilbigen/-teiligen Formen signifikant, der Anlaut setzt sich aus Anteilen zwischen 2—5 kHz zusammen, im Beginn des Hauptteils sind alle Frequenzen über den gesamten Bereich dann weitgehend simultan ausgebildet; ihr Abbrechen am Lautende ist weniger abrupt. Die Frequenzverteilung ist in allen analysierten Mauzern ganz überwiegend geräuschhaft spektral, nur der Anlaut und der Beginn des Hauptteiles lassen stellenweise einen Formantenaufbau erkennen, besonders im weniger intensiven basalen Bereich. Ein Tonhöhenwechsel im Verlauf der Mauzer ergibt sich durch den Intensitätsunterschied zwischen Anlaut und Hauptteil des Rufes, der auch noch zusätzlich wesentlich reicher an hohen Frequenzanteilen als ersterer ist, zudem in den einteiligen Formen und ebenso innerhalb des Hauptteiles dadurch, daß im Lautbeginn explosiv alle Frequenzen über den gesamten Bereich mit großer Amplitude einsetzen, während das Lautende von tieferen Anteilen geringer Intensität bestimmt ist. Die Basalformante findet sich mit im Lautverlauf unterschiedlicher relativer Intensität zwischen 0,25—0,3 kHz, der Formantquotient läßt sich wegen des hohen Grades spektraler Frequenzverteilung nicht ermitteln.

#### 4.7.3 Altersklasse III

Die Lautäußerungen junger Löwen in dieser Altersstufe sind von Klangcharakter und Aufbau her ungemein vielfältig, jedoch zunehmend dunkler in ihrer Tonhöhe und überwiegend geräuschhaft. Daneben kommen selten auch helle, klangartige Rufe vor. Alle Formen sind durch Übergänge miteinander verbunden und lassen sich einheitlich als Mauzer klassifizieren.

##### 4.7.3.1 Mauzen (s. Abb. 298—309)

Vorherrschend ist weiterhin die zweiteilige Ausbildung dieser Rufform mit leisem Anlaut und anschließendem Hauptteil größerer Lautstärke (s. Abb. 298, 304 bis 307). Bisweilen rufen die Jungen spontan, einzelne Individuen sind auch recht ruffreudig, allgemein sind die Mauzer jedoch nicht häufig zu beobachten. Die Tiere äußern sie in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lautzeugung ist nur in relativ intensiven Formen sichtbar. Die Maulöffnung bei der Lautgebung ist variabel, meist ist es ziemlich weit aufgerissen, aber wechselnd je nach Tonhöhe, Klangfarbe und Intensität der Rufe. Jungtiere antworten einander oft gegenseitig auf ihre Mauzer, ebenso auf Mauzlaute des Muttertieres. Sie beginnen mit großer Sicherheit zu rufen, wenn man sie von der Mutter oder den Wurfgeschwistern absperrt, mit zunehmender Dauer der Trennung mit steigender Intensität der Rufe. Deren Funktion ist also wohl im Dienste des Zusammenhalts des Wurfgeschwisterverbandes untereinander und mit dem Muttertier zu sehen.

Die Intensität dieser Lautform schwankt über einen erheblichen Bereich, übersteigt aber eine mittlere Lautstärke nicht. Die meisten Rufe besitzen in ihrem zwei-

silbigen/-teiligen Aufbau eine deutliche interne Intensitätsveränderung zwischen einem leiseren Anlaut und dem anschließenden Hauptteil größerer Amplitude. Dieser kann durch eine Pause bis zu 0,3 sec vom vorhergehenden Anlaut getrennt sein. Der Hauptteil setzt für fast alle Frequenzen in seinem Beginn mit gleicher, relativ hoher Amplitude weitgehend simultan ein, das Rufende klingt langsam in seiner Lautstärke ab; dieses Merkmal ist allerdings durch den Halleffekt im Lautspektrogramm noch verstärkt. Einteilige Mauzformen können von weitgehend gleichbleibender Intensität in ihrem Verlauf sein (s. Abb. 302, 303, 309), aus mehreren Einzellauten gekoppelte weisen interne Lautstärkenschwankungen auf. Die Dauer der einzelnen ein- und zweiseitigen Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,3—1,2 sec (Summe aus beiden Komponenten einschließlich der in zweiseitigen Formen vorhandenen Pause zwischen beiden), gekoppelte sind bis zu 3,0 sec lang. Zwischen zu einer Lautfolge gereihten Mauzern bestehen keine regelmäßigen Abstände. Ihre Frequenzzusammensetzung enthält Anteile von 0,2 bis über 7 kHz, zeigt allerdings erhebliche Unterschiede in der Ausbildung der Frequenzen oberhalb 4 kHz, die vor allen Dingen bei den relativ älteren Tieren gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres häufig auch weitgehend fehlen können, ohne daß durchgehende Lücken im Aufbau vorhanden sind. Ebenso verschiebt sich der Bereich der Frequenzen großer Amplitude mit fortschreitendem Alter nach unten, anfangs umfaßt er die Anteile zwischen 0,4—5 kHz, später nur noch von 0,2—3 kHz. Dementsprechend sinkt auch die Lage des Intensitätsmaximums von durchweg um 0,9 kHz — in sehr hellen Formen kann es auch bis hinauf zu 2,3 kHz ausgebildet sein — nach zwischen 0,5—0,8 kHz ab. Auch hier sind sehr hellklingende Mauzer mit der größten Amplitude bis hinauf zu 2,1 kHz noch vorhanden. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung als Funktion der Zeit im Rufverlauf ist signifikant in den zweiseitigen/-teiligen Formen, wo der Anlaut sich im wesentlichen auf den Bereich unterhalb 4 kHz beschränkt, der anschließende Hauptteil dann aber nahezu simultan über den gesamten Frequenzbereich einsetzt, zu seinem Ende hin fallen die hohen Anteile fortschreitend aus. Die Dehnung der tiefen Frequenzen am Schluß ist durch den Halleffekt noch verstärkt. Die einteiligen Mauzer entsprechen in ihrem Aufbau im wesentlichen dem Hauptteil (s. 303, 309) oder können auch abweichend ausgebildet sein, indem die Lautmitte sich aus höheren Frequenzanteilen als Anfang und Ende des Rufes zusammensetzt, sie verlaufen also in einer Bogenform (s. Abb. 301). Die Frequenzverteilung ist in den einzelnen Rufen sehr unterschiedlich, die zweiseitigen sind stark spektral, ebenso die einteiligen mit explosivem Einsetzen des Lautes. In hellen, einteiligen Mauzformen ist sie durchweg klangartig, die Formanten verlaufen in einem Bogen mit geringem internen Tonhöhenunterschied. Die Lage der Basalformante variiert je nach Tonhöhe des Rufes und Alter des Tieres im Bereich unterhalb 1,5 kHz und ist durchweg von großer Amplitude. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . . , helle Mauzformen bestehen oft nur aus wenigen Formanten.

#### 4.7.4 Altersklasse IV

Weiterhin sind Mauzer unterschiedlichen, zunehmend dunkleren Klangcharakters die vorherrschenden Lautäußerungen junger Löwen in ihrem zweiten Lebenshalbjahr. Ungefähr um dessen Mitte ließ sich erstmals eine weitere, vorwiegend intensive Rufform beobachten, die durch einen deutlichen Tonhöhenabfall von ihrem Anfangs- zum Schlußteil gekennzeichnet ist, die zweite Rufhälfte läßt einen inter-

nen rhythmischen Impulswechsel erkennen; es handelt sich um den Hauptruf mit Nachstoßelement.

#### 4.7.4.1 Mauzen (s. Abb. 310—313)

Diese Lautform wird nach wie vor überwiegend zweisilbig/-teilig geäußert, sie ist durchweg von geringer Lautstärke und jetzt meist dunkel im Klang. Die Jungtiere sind in diesem Alter nicht sehr ruffreudig, Mauzer rufen sie bisweilen allerdings auch spontan. Die Lautgebung erfolgt in beliebiger Körperhaltung, eine Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist kaum sichtbar, in den leiseren Formen gar nicht. Die Maulöffnung variiert erheblich. Neben der Spontanartikulation treten Mauzer in bestimmten Zusammenhängen ziemlich regelmäßig auf, so, wenn man die Jungtiere eines Wurfes voneinander oder vom Muttertier trennt, die Tiere antworten sich meist gegenseitig auf ihre Rufe. Manchmal fallen die Jungen mit Mauzern auch in das Chorgebrüll adulter Tiere ein. Mauzlaute dürften hauptsächlich im Dienste des Zusammenhalts des Wurfgeschwisterverbandes untereinander und mit dem Muttertier im Nahbereich stehen.

Die Intensität der Mauzer ist gering bis mittel, die Änderung der Lautstärke im zeitlichen Verlauf der Rufe ist besonders in den zweisilbigen/-teiligen Ausbildungen deutlich. Die weniger intensiven Anlaute können bis zu 0,2 sec vom Hauptteil abgesetzt sein. Dieser erreicht meist im Beginn fast simultan für alle Frequenzanteile gleich eine hohe Amplitude, das Rufende ist weniger abrupt. Einteilige Laute sind von ziemlich gleichbleibender Lautstärke, daneben kommen zweiteilige Formen mit nahezu gleichintensivem Anlaut und Hauptteil vor. Die Dauer der Mauzer beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial zwischen 0,5 und 1,2 sec. In Lautfolgen sind sie arhythmisch gereiht. Der Frequenzaufbau kann Anteile zwischen 0,2—6 kHz umfassen; regelmäßige Lücken treten darin nicht auf, die meisten Rufe gehen in ihrer Zusammensetzung aber kaum über 3 kHz hinaus. Alle Frequenzen großer Amplitude finden sich unterhalb 2 kHz, die Lage des Intensitätsmaximums schwankt im Bereich von 0,35—0,7 kHz, dabei sind keine deutlichen altersabhängigen Veränderungen festzustellen. Die Änderung der Frequenzzusammensetzung im zeitlichen Ablauf der Rufe ist wieder besonders deutlich in den zweisilbigen/-teiligen Formen; hier sind die Anlaute meist im wesentlichen auf die Anteile unterhalb 1 kHz beschränkt, die Hauptteile setzen danach über einen größeren Frequenzbereich ein. Zum Ende des Lautes hin fallen die hohen Frequenzen sukzessive aus, hierbei ist jedoch auch der Halleffekt zu bedenken. Die Frequenzverteilung in den Mauzern ist überwiegend geräuschhaft spektral, nur stellenweise ist der Verlauf einzelner Formanten zu erkennen.

#### 4.7.4.2 Hauptruf mit Nachstoßelement (s. Abb. 314—317)

Diese Rufform wurde im Verlauf der Stimmentwicklung des Löwen erstmals für ein ungefähr zehnmonatiges männliches Jungtier aufgezeichnet. Die Rufe vorwiegend hoher Intensität weisen eine deutliche Zweigliederung in eine eher klangartige, helle erste Ruffhälfte und ein tiefes, nachgestoßenes Rufende rauh geräuschhaften Charakters, das Nachstoßelement, auf. In dessen Verlauf ist teilweise ein interner rhythmischer Intensitätswechsel zu hören. Die Tiere äußern diese Rufe nicht häufig, bisweilen aber wohl auch spontan. Die Körperhaltung bei der Lautgebung ist beliebig, vornehmlich rufen sie jedoch im Stehen oder Gehen, die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur bei der Lauterzeugung ist in den intensiven Formen deutlich ausgebil-

det. Das Maul ist in der ersten Ruhhälfte weit geöffnet und die Oberlippen sind hochgezogen, die oberen Caninen liegen bisweilen in ihrer ganzen Länge frei, manchmal sind sie auch nur teilweise sichtbar. Im zweiten Teil des Rufes, dem Nachstoßelement, ist das Maul wieder mehr geschlossen und die Oberlippen bedecken die oberen Caninen meist ganz. Auslösende Reize für die Artikulation dieser Rufform sind im wesentlichen die Trennung vom Muttertier und/oder den Wurfgeschwistern, bisweilen fallen die Jungtiere mit diesen Rufen auch in das Chorgebrüll adulter Löwen ein. Direkt nach dem Absperren von der Mutter äußern die Jungen meist zuerst einige Mauzer, mit Fortdauer der Situation treten an ihre Stelle die intensiveren Hauptrufe mit Nachstoßelement. Deren Funktion ist wohl im Zusammenhalt der Wurfgeschwister untereinander und mit dem Muttertier auch über größere Distanz zu sehen.

Die Intensität der Rufe ist vorwiegend relativ hoch, leisere Formen mit Ausblüding eines Nachstoßelements kommen aber auch vor. Das Intensitätsmaximum ist meist im Übergang zwischen der ersten, helleren Ruhhälfte und dem Nachstoßelement erreicht. Der interne rhythmische Intensitätswechsel im Nachstoßelement zwischen kurzen Phasen größerer und geringerer Amplitude ist im Lautspektrogramm strukturell nicht nachweisbar, läßt sich aber mit dem Gehör wahrnehmen und ist bei halber Abspielgeschwindigkeit auf dem Tonbandgerät sehr deutlich. Die Dauer dieser Rufform beträgt im vorliegenden Tonbandmaterial 1,3—1,6 sec, eine aus zwei Einzelrufen gekoppelte Form ist 2,4 sec lang. Meist sind Hauptrufe mit Nachstoßelement zu Lautfolgen gereiht, in diesen bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Pausen. Die Frequenzzusammensetzung zeigt einige Varianz, Lücken sind jedoch nicht durchgehend vorhanden; es können Anteile zwischen 0,2 bis 6 kHz ausgebildet sein. Einige Rufe sind in ihrem Aufbau aber ganz auf den Bereich unterhalb 3 kHz beschränkt. Entsprechend unterschiedlich ist die Lage der Frequenzen großer Amplitude, alle Laute haben solche basal bis 1,5 kHz, in einigen reichen sie allerdings bis fast 4 kHz hinauf. Das Intensitätsmaximum findet sich durchgehend zwischen 0,25—0,45 kHz — eher zur oberen Grenze dieses Bereichs hin — im Übergang zwischen der ersten Lauthälfte und dem Nachstoßelement. In dem heller klingenden Anfangsteil sind Anteile um 0,65 kHz von kaum geringerer Amplitude. Die zeitliche Änderung der Frequenzzusammensetzung im Rufverlauf zeigt folgende einheitliche Merkmale: das Nachstoßelement ist durchweg reicher an hohen Frequenzanteilen als die erste Ruhhälfte, wo basale Anteile, die wiederum im Nachstoßelement deutlich ausgebildet sind, weitgehend fehlen können. Die Frequenzverteilung läßt in den beiden Ruhhälfen ein unterschiedliches Bild erkennen, das den menschlichen Höreindruck von dieser Rufform bestätigt. Der Anfangsteil ist überwiegend klangartig, die zweite Lauthälfte, das Nachstoßelement, nahezu rein geräuschhaft spektral in seinem Aufbau. Der Formantverlauf in der ersten heller klingenden Ruhhälfte entspricht einer gering überhöhten Bogenform, im Beginn ist noch ein kurzer Aufwärtsbogen ausgebildet. Der Tonhöhenwechsel innerhalb einer Formante ist wegen der spektralen Überlagerung im Nachstoßelement nicht meßbar. Der deutlich wahrnehmbare Tonhöhenunterschied im Rufverlauf ergibt sich dadurch, daß anfänglich alle intensiveren Anteile oberhalb 0,5 kHz liegen, im Nachstoßelement jedoch diejenigen bis hinab zu 0,2 kHz große Amplitude haben. Die Basalformante ist im hellen, klangartigen Anfangsteil mit geringer Intensität in wechselnder Lage zwischen 0,2—0,4 kHz ausgebildet, im Nachstoßelement ist sie wegen der spektralen Frequenzverteilung nicht vorhanden, die Anteile in diesem

Bereich sind dort aber von hoher Amplitude. In der ersten Ruhhälfte sind neben der Basalformante meist noch 4 vorwiegend intensive Formanten unterhalb 1,5 kHz am Rufaufbau beteiligt, der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3:4: . . .

#### 4.7.5 Weitere Lautelemente junger Löwen

SCHALLER (1972) beschreibt das Puffing bei einem von ihm aufgezogenen Jungtier, macht aber keine Angaben dazu, wann diese Lautform erstmals beobachtet wurde und wie lange sie im Verlauf der weiteren Entwicklung erhalten blieb. Im Rahmen dieser Untersuchung gelang es nicht, das Puffing bei jungen Löwen festzustellen. Wahrscheinlich ist bei der sehr geringen Intensität des Lautes eine Distanz von weniger als 0,5 Meter zum lautgebenden Tier notwendig, um ihn wahrzunehmen. Nach SCHALLERS (1972) Beschreibung ist das Puffing der Junglöwen in seinem Aufbau und Klangcharakter weitgehend dem gleichen Laut der adulten Tiere ähnlich, wesentliche strukturelle Unterschiede sind unwahrscheinlich. Die Funktion des Puffing dürfte bei den Jungtieren wohl die eines Beschwichtigungslautes sein.

### 4.8 Leopon

Von den in dieser Untersuchung erfaßten Hybriden liegt nur für den Leopon etwas Material zur Stimmentwicklung vor. Es umfaßt die Lautäußerungen eines männlichen und zweier weiblicher Jungtiere im Alter von ungefähr neun Monaten. Eigene Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten dieser Tiere waren nicht möglich.

#### 4.8.1 Altersklasse IV

Die aufgezeichneten Rufe lassen durchweg deutliche Unterschiede in der Tonhöhe zwischen den Lauten der beiden Weibchen einerseits und des Männchens andererseits erkennen, zudem äußern sie auch meist verschiedene Rufformen. Alle rufartigen Lautäußerungen sind als Mauzer und Hauptrufe einzuordnen.

##### 4.8.1.1 Mauzen (s. Abb. 318—320)

Diese Laute sind oft zweisilbig/-teilig aus kurzem, leisen Anlaut und dann explosiv mit relativ großer Intensität einsetzendem Hauptteil aufgebaut (s. Abb. 320); sie sind in ihrem Charakter ziemlich geräuschhaft. Wegen der fehlenden eigenen Beobachtungen sind keine Angaben zu folgenden Kriterien der Beschreibung möglich: Häufigkeit dieser Lautform, Motorik bei ihrer Artikulation, Auslösung und Funktion des Mauzens.

Seine Intensität ist gering bis mittel. Die interne zeitliche Veränderung der Intensitätsverteilung im Rufverlauf ist deutlich in den zweiteiligen/-silbigen Formen mit Anlaut und Hauptteil, beide Komponenten können zudem noch durch einen Amplitudenabfall bis zu 0,1 sec getrennt sein. Der Hauptteil erreicht durchweg nahezu simultan im Beginn für alle Anteile gleich hohe Intensität, das Rufende klingt allmählich aus, hier ist allerdings auch der Halleffekt zu berücksichtigen. Die Dauer beträgt zwischen 0,3—1,0 sec; meist sind Mauzer zu einer Lautfolge gereiht, dabei bestehen zwischen den einzelnen Rufen keine regelmäßigen Pausen. Die Frequenzzusammensetzung kann Anteile zwischen 0,2 bis über 7 kHz umfassen, die Frequenzen großer Amplitude sind in diesem Bereich unterschiedlich verteilt und können sich zwischen 0,5—6 kHz finden. Das Intensitätsmaximum schwankt in seiner Lage von 0,7—1,6 kHz, liegt vorwiegend jedoch um 1 kHz im Beginn des Lautes bzw. in den zweiteiligen Formen am Anfang des Hauptteils. Die Änderung des Frequenz-

aufbaus als Funktion der Zeit im Verlauf der Mauzer ist in den zweisilbigen/-teiligen Formen deutlich ausgeprägt, der Anlaut ist im wesentlichen auf Anteile unterhalb 2 kHz beschränkt, der anschließende Hauptteil setzt dann fast gleichzeitig in allen Anteilen über den gesamten Frequenzbereich ein. Am Rufende fallen die hohen Frequenzen sukzessive aus, dabei ist allerdings auch der Einfluß des Halleffekts auf die Ausprägung dieses Merkmals zu bedenken. Der gleiche Aufbau wie für den Hauptteil gilt für die einteiligen Mauzer (s. Abb. 318, 319). In den einteiligen Mauzformen fehlen am Beginn des Lautes weitgehend die Frequenzen unterhalb 1 kHz, die höheren setzen fast simultan ein, am Lautende herrschen die tiefen Anteile vor. Der deutliche interne Tonhöhenwechsel in zweiteiligen Mauzern wird durch die relativ basale Frequenzzusammensetzung des leisen Anlauts im Kontrast zu den intensiven hohen Anteilen im Beginn des Hauptteils des Lautes hervorgerufen, im letzteren zusätzlich noch zwischen dessen Anfang und Ende, ebenfalls aufgrund der unterschiedlichen Frequenzanteile. Die Frequenzverteilung ist überwiegend geräuschhaft spektral und läßt nur stellenweise den Verlauf einzelner Formanten erkennen.

#### 4.8.1.2 Hauptruf (s. Abb. 321, 322)

Diese Rufform stellt einen zu großer Intensität gesteigerten Mauzer dar, sie ist manchmal wie dieser auch zweiteilig ausgebildet. Hauptrufe sind vorwiegend klangartig und haben einen deutlichen internen Tonhöhenwechsel. Aus den angeführten Gründen fehlen folgende Kriterien der Beschreibung: Häufigkeit dieser Lautform, Motorik bei ihrer Artikulation, ihre Auslösung und Funktion.

Die Intensität der Hauptrufe ist durchweg relativ hoch, sie bilden mit den weniger lautstarken Mauzern ein Kontinuum. In den zweiteiligen Formen besteht ein deutlicher Intensitätsunterschied zwischen Anlaut und Hauptteil, der allerdings nicht sofort über den ganzen Bereich mit hoher Amplitude einsetzt; zwischen beiden Komponenten ist zusätzlich ein signifikanter Intensitätsabfall bis zu 0,1 sec Dauer ausgebildet. Die Rufe sind im vorhandenen Tonbandmaterial zwischen 0,7—1,3 sec lang; in Lautfolgen sind sie, häufig zusammen mit Mauzern, arhythmisch gereiht. Ihre Frequenzzusammensetzung kann Anteile zwischen 0,2—7 kHz umfassen, große Amplitude erreichen diejenigen von 0,2—4 kHz, die größte liegt zwischen 0,7 bis 1,5 kHz, vornehmlich im ersten Rufteil bzw. der ersten Hälfte des Hauptteils in den zweiteiligen Formen um 1,0 kHz. Die zeitliche Änderung des Frequenzaufbaus im Rufverlauf läßt in den einteiligen Rufen ein Vorherrschen hoher Anteile in der ersten Lauthälfte erkennen, das Einsetzen der Frequenzen am Anfang erfolgt nicht ganz gleichzeitig, hohe kommen etwas nach. Am Rufende enthalten die Laute im wesentlichen nur noch Frequenzen unterhalb 3 kHz. Der gleiche Aufbau gilt für den Hauptteil in den zweiteiligen Formen, hier setzt sich der Anlaut nur aus Anteilen im Bereich von 0,2—3 kHz zusammen. Die Frequenzverteilung im Hauptruf ist sehr variabel und schwankt in den verschiedenen Lauten zwischen nahezu rein spektralem bis überwiegend klangartigem Aufbau. Die Formanten haben eine Bogenform mit etwas längerem, auslaufendem Schenkel in der zweiten Ruhhälfte. Ihr interner Tonhöhenwechsel im Rufverlauf ist nicht exakt zu bestimmen, weil sie teilweise durch spektrale Überlagerung breit verwischt sind. Der hörbare Tonhöhenunterschied ergibt sich auch dadurch, daß anfangs wesentlich höhere Anteile am Rufaufbau beteiligt sind und erst oberhalb 0,5 kHz größere Amplitude erreichen, während gegen Ende die basalsten hohe Intensität haben. Die Basalformante findet sich mit

variierender Zusammensetzung im Bereich unterhalb 0,5 kHz und ist im zweiten Rufteil von relativ hoher Intensität. Der Formantquotient ergibt sich mit 1:2:3: . . .

#### 4.8.2 Weitere Lautelemente junger Leopards

Bei der Auswertung und Einordnung der Rufformen der Jungtiere ist es nach den vorhandenen Tonbandaufnahmen nicht eindeutig, ob der Anlaut vor einem Hauptruf eventuell inspirativ erzeugt ist, also einen Vorstoßer darstellt. In einigen Hauptrufen einteiligen Aufbaus könnte der Lautbeginn vielleicht auch in der einatmenden Phase artikuliert sein, im wesentlichen ist diese Rufform dann aber expirativ.

### 5. Vergleich der Lautrepertoires der untersuchten Arten

Der Vergleich der Lautrepertoires der einzelnen Arten erfolgt rein inventarisierend ohne funktionale Aspekte, auf strukturelle Gesichtspunkte ist nur vereinzelt eingegangen, sie sind Gegenstand späterer Ausführungen. Der übergreifende Vergleich umfaßt nur die im Rahmen dieser Untersuchung behandelten Lautelemente — also unter Ausschluß von allen Lautäußerungen im Zusammenhang agonistischen Verhaltens wie Fauchen, Spucken u. a., die wohl allen Feliden gemeinsam sind. Sofern in der Literatur für die einzelnen Arten Lautformen beschrieben sind, die im Zusammenhang dieser Untersuchung nicht beobachtet wurden oder abweichend von der bisherigen Auffassung eingeordnet sind, ist darauf Bezug genommen.

Einwände dahingehend, daß sich in der Einzelbesprechung nomenklatorisch im voraus eine Gleichsetzung der mit demselben Terminus bei verschiedenen Arten versehenen Lautäußerungen vollzogen ist — also damit auch den Repertoirevergleich bestimmt —, können auf ihre Berechtigung hin anhand der Strukturmerkmale der Laute überprüft werden. Zudem schließt sich noch eine spezielle Homologieuntersuchung an, die auf die strukturellen Beziehungen der einzelnen Lautelemente im intra- und interspezifischen Vergleich eingeht.

#### 5.1 Altersklasse VI

Bei den adulten Tieren ist ein Vergleich der Lautinventare der Arten am besten möglich, weil hier die Materialsammlung am umfangreichsten ist. Für einzelne Lautelemente wird aber eine genaue Einordnung auch jetzt noch nicht erfolgen können, dies ist im jeweiligen Falle dann erwähnt.

##### 5.1.1 Mauzen

Das Mauzen als vorwiegend leiser Laut unterschiedlicher Tonhöhe und Klanghaftigkeit ist allen untersuchten Arten gemeinsam, es stellt sehr wahrscheinlich das Grundelement aller rufartigen Lautformen der Feliden dar. Die einzelnen Arten weisen teilweise typische Abwandlungen dieser Rufform auf; hier ist weiteres Tonbandmaterial notwendig, um die gesamte Variationsbreite des Mauzens inner- und zwischenartlich zu klären. Relativ häufig sind bei einigen Arten zweiteilige Formen dieses Lautes. Der Vogelruf des Pumas ist als zum Lautkontinuum Mauzer gehörig anzusehen, er zeichnet sich durch seine Klangartigkeit, Tonhöhe und den erheblichen internen Tonhöhenwechsel aus, ist aber stufenlos aus dem Mauzer abzuleiten. Auch alle anderen Arten besitzen hellklingende Mauzformen, diese sind aber, im Gegensatz zum Vogelruf beim Puma, nicht so häufig und meist auch nicht so ein-



deutig strukturell gegenüber den übrigen Ausbildungen im Lautkontinuum Mauzen charakterisiert.

### 5.1.2 Hauptruf

Der Hauptruf als intensiver mauzartiger Ruf ist allen Arten dieser Untersuchung außer dem Löwen eigen. Der Hauptruf bildet mit dem Mauzer ein Lautkontinuum, beide sind in einem mittleren Intensitätsbereich nicht voneinander zu trennen, stellen also die Extrembereiche der Intensitätsskala eines zusammenhängenden Lautsystems dar. Die Beobachtungen zur Lautgebung des Löwen sind so zahlreich, daß die Aussage, daß diese Art den Hauptruf nicht ausbildet, als weitgehend gesichert anzusehen ist. Intensive Rufe des Löwen sind grundsätzlich von anderer Struktur. Ob ein Zusammenhang zwischen der sozialen Lebensweise des Löwen und dem Fehlen des Hauptrufes besteht, ist nicht zu entscheiden. Auf strukturelle Verschiebungen im Übergang vom Mauzer zum Hauptruf ist an anderer Stelle eingegangen.

### 5.1.3 Hauptruf mit Nachstoßelement

Außer beim Nebelparder, wo die Aussage über das Vorkommen dieser Rufform noch weiter abgesichert werden muß, ist sie vorwiegend intensiv bei Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe ausgebildet; sie bildet also bei (Nebelparder), Tiger, Jaguar und Leopard neben dem Hauptruf eine zweite, intensive Rufform, der Löwe besitzt nur diese. Bei allen Arten kann allerdings auch in leiseren Formen ein Nachstoßelement ausgebildet sein, beim Nebelparder ist dies noch fraglich.

### 5.1.4 Nachstoßer

Im wesentlichen als Element strukturierter Rufreihen findet sich diese Rufform bei Jaguar, Leopard und Löwe, alle drei Arten bilden sie aber auch einzeln im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement aus, Jaguar und Leopard vielleicht auch nach einem Hauptruf. Zwischen diesen beiden Nachstoßerformen bestehende strukturelle Unterschiede sind an anderer Stelle besprochen. Die Ausbildung des Nachstoßers als eigenständige Rufform ist als eine wichtige Voraussetzung zur Entstehung der strukturierten Rufserien bei diesen Arten anzusehen, diese bestehen ja im wesentlichen aus Nachstoßern; die Arten mit einer strukturierten Rufreihe bilden auch Nachstoßer aus und diejenigen Arten, die den Nachstoßer als eigenständige Rufform besitzen, sind ebenso auch die einzigen mit einer strukturierten Rufreihe.

Die mehrfach in der Literatur angeführte Beschreibung von Tigerrufen (БАЙКОВ 1925 zit. n. HEMMER 1966, BREHM 1915, MAZAK 1965) mit einem wiederholten Hervorstößen des Lautendes hat zu der Vermutung Anlaß gegeben, auch der Tiger besitze den Nachstoßer als eigenständiges Lautelement. Hier ist HEMMERS (1966) Erwägung zuzustimmen, daß alle diese Angaben wohl auf eine gemeinsame Quelle zurückzuführen sind (BLANFORD 1888—1891 zit. n. HEMMER 1966). Die Beschreibung in ihrer ursprünglichen Form könnte auch auf einen langgezogenen, aus mehreren Einzelrufen gekoppelten Hauptruf zutreffen, da durch den kurzfristigen Intensitätsabfall zwischen den Einzelrufelementen durchaus der Eindruck eines wiederholt hervorgestoßenen Lautes entstehen kann.

### 5.1.5 Vorstoßer

Vorstoßer sind als regelmäßig auftretendes Lautelement nur dem Leoparden eigen, bei dieser Art bilden sie neben den Nachstoßern die zweite wesentliche Laut-

form in der Rufreihenzusammensetzung. Je ein inspirativer Vorstoßer gehört zu dem anschließenden, intensiveren expirativen Nachstoßer, beide sind häufig direkt gekoppelt und werden in einer zusammenhängenden Ein- und Ausatmungsphase erzeugt, sind also als Laut-Einheit aufzufassen. Selten treten einzelne auch in den strukturierten Rufreihen des Löwen jeweils vor einem Nachstoßer auf, sind allerdings von sehr geringer Intensität. Einige wenige Individuen bilden Vorstoßer nahezu obligatorisch in ihren Rufreihen aus, hier sind sie dann auch intensiver. Noch seltener als beim Löwen findet sich diese Rufform vereinzelt kaum wahrnehmbar in strukturierten Rufreihen beim Jaguar, hier jedoch im Gegensatz zu der Anordnung bei den beiden anderen Arten direkt im Anschluß an einen Nachstoßer; diese Art atmet demnach lauthaft im Vorstoßer nach dem vorgehenden, intensiven expirativen Nachstoßer ein.

#### 5.1.6 Strukturierte Rufreihe

Diese in regelmäßiger Weise aus verschiedenen Einzelerfahrungen zusammengesetzte Lautform („Gestalt“) findet sich in jeweils arttypischer Ausprägung bei Jaguar, Leopard und Löwe. Die Unterschiede in der Rufreihenausbildung bei den einzelnen Arten und ihre eventuelle Aussage im Hinblick auf deren systematische Stellung zueinander sind Gegenstand anschließender Erörterungen. In allen strukturierten Rufreihen bilden Nachstoßer ein wesentliches Bauelement, ihre Ausprägung als eigenständige Rufform ist — wie schon einmal betont — als eine Voraussetzung für die Entstehung dieser Rufreihen anzusehen. Alle anderen Arten reihen ihre Rufe arhythmisch, d. h. in homo- und heterotypen Lautfolgen bestehen zwischen den einzelnen Lauten keine (arttypisch) regelmäßigen Abstände. Weitere arttypische Merkmale einer gesetzmäßigen Abfolge wie Dauer und/oder relative Intensität der Einzelerfahrungen innerhalb der Lautfolgen sind ebenso nicht vorhanden. Bisweilen treten wohl auch bei diesen Arten homotype Lautfolgen mit für einige Zeit nahezu gleichmäßiger Reihung und/oder Intensität bzw. Intensitätsveränderung der Einzelerfahrungen auf, dies jedoch weder regelmäßig noch bei mehreren Individuen einer Art in gleicher Form.

Auch Jaguar, Leopard und Löwe rufen manchmal arhythmische Lautfolgen unregelmäßiger Zusammensetzung, diese sind aber vorwiegend von geringer Intensität; bei voller Rufintensität artikulieren sie ihre jeweiligen artspezifischen strukturierten Rufreihen.

Neben sicherlich allgemein verbreiteten individualspezifischen Unterschieden in der Frequenzzusammensetzung einer Lautform und der relativen Intensitätsverteilung darin finden sich bei den Arten mit strukturierter Rufreihe in deren Einzelerfahrungen Zusammensetzung und Rhythmus wahrscheinlich zusätzliche individualkennzeichnende Merkmale.

#### 5.1.7 Spezifische Lautelemente im Zusammenhang mit der Kopula

Soweit hier fehlende Beobachtungen (Nebelparder, teilweise Irbis) und Lautanalysen Aussagen zulassen, besitzen wohl alle Arten der Untersuchung in beiden Geschlechtern jeweils spezifische Lautformen während der Kopula. Solange keine lautspektrographischen Auswertungen vorliegen, ist nicht zu entscheiden, wie weit es sich hierbei wirklich um eigenständige Lautelemente oder nur — wenn vielleicht auch typische — Abwandlungsformen anderer wie z. B. des Mauzens handelt; möglich erscheint auch eine Überlagerung verschiedener Lautformen (TEMBROCK 1971).

Ziemlich einheitlich setzt die Lautartikulation der Männchen wahrscheinlich im Augenblick der vollständigen Immissio Penis ein und hält danach bis zum Abspringen vom Weibchen an, manchmal auch noch etwas länger. Ob männliche Pumas hier eine Ausnahme bilden, ist noch nicht hinreichend geklärt. Diese Lautformen sind mit einiger Sicherheit bei allen Arten Ableitungen aus dem Lautkontinuum Mauzen/Hauptruf mit für diesen Verhaltenszusammenhang spezifischer Ausbildung. Die weiblichen Tiere (auch hier fehlen Beobachtungen für Nebelparder und Schneeleopard) äußern spezifische Lautformen meist schon bei Annäherung des Männchens oder an dieses, die dann über die gesamte Dauer der Begattung beibehalten werden. Beim Abspringen des Katers schlagen sie dann mehr oder weniger abrupt in Grollen, Fauchen u. ä. um, nachdem diese Laute, teilweise mit ansteigender Intensität, manchmal schon vorher den für die Paarung typischen überlagert waren. Der Puma steht unter den Arten dieser Untersuchung, soweit hierzu Beobachtungen vorliegen, einzig da, weil auch die Weibchen einen wahrscheinlich vom Kontinuum Mauzen/Hauptruf abgeleiteten Orgasmusschrei äußern. Die während der Kopula von den weiblichen Tieren erzeugten Laute lassen gewisse Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Arten erkennen. Wiederum zeigt der Puma mit dem aus dem Schnurren und einer variablen Mauzkomponente — vorwiegend in alternierender Abfolge — zusammengesetzten Laut eine nur bei dieser Art anzutreffende Ausbildung. Diese Lautform äußern die Weibchen während der gesamten Hitzeperiode, in der Kopula mit gesteigerter Intensität, bis sie an ihrem Ende in den Orgasmusschrei übergeht. Die Weibchen von Leopard und Löwe, beim Jaguar ist es wahrscheinlich, besitzen das Hitzegrollen, das kontinuierlich in in- und expirativer Atemphase erzeugt werden kann; bei schwacher Ausbildung des Lautes ist nur die letztere vorhanden. Das Hitzegrollen ist bisweilen wohl auch als Schnurren bezeichnet worden (HEMMER 1966), LEYHAUSEN (1956) betrachtet beide als einander homolog. Zur Überprüfung dieser Aussage liegt bisher noch nicht genügend Tonbandmaterial vor. Gegen Ende der Begattung bekommt das Hitzegrollen einen zunehmenden Staccato-Charakter und überlagert sich u. a. mit Fauchen, bis es dann ganz in solche Lautformen umschlägt. Der Paarungsausgang bei Tigerweibchen weist die gleichen Lautäußerungen auf, ob sie aber auch das Hitzegrollen in der bei (Jaguar), Leopard und Löwe beschriebenen Ausbildung besitzen, ist nach den bisher vorliegenden Beobachtungen nicht klar und scheint eher fraglich. Die strukturelle Beziehung zwischen dem Hitzegrollen und dem Grollen im Zusammenhang agonistischer Verhaltensweisen wurde nicht untersucht, dies bleibt einer späteren Arbeit vorbehalten.

#### 5.1.8 Prusten

Das Prusten in seinem charakteristischen Aufbau aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen rein geräuschhafter Qualität findet sich bei Nebelparder, Schneeleopard, Tiger und Jaguar. Die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede in der Struktur dieses Lautes sind Gegenstand folgender Erörterungen. Der gegenüber den anderen Arten auffällige Unterschied in der Häufigkeit, mit der adulte Tiger — zumindest unter den Bedingungen der Gefangenschaftshaltung — diese Lautform gegeneinander oder den Menschen äußern, besteht im Zusammenhang der Jungenaufzucht, wo die Weibchen aller vier Arten recht häufig prusten, nicht so ausgeprägt. An Mauzen gekoppelte Prustlaute treten bei allen vier auf, wenn auch unterschiedlich oft. HEMMER (1966) führt das Prusten auch als dem Leoparden und dem Lö-

wen eigenes Lautelement an. Nach den Beobachtungen und Lautanalysen in dieser Untersuchung ist dies wenig wahrscheinlich, vielmehr stellt diese Aussage eine nicht zulässige Zusammenfassung von Lautformen, die als Prusten gedeutet werden, es ihrer Struktur nach aber nicht sind, dar. Gleiches gilt für RESCHKE (1966), die auch beim Puma ein Prusten beschreibt.

### 5.1.9 Nieslaut

Der Nieslaut als sehr kurzer, geräuschhafter, explosiver Lautstoß, von dem meist wenige in schneller Folge gereiht sind, kommt nur beim Leoparden vor. Hierauf bezieht sich wahrscheinlich auch HEMMERS (1966) Beschreibung des Prustens, im Gegensatz zu diesem sind aber in einer Folge von Nieslauten mehrere separate Einzellautstöße in nicht regelmäßiger Weise und Anzahl gereiht, während das Prusten aus zusammenhängenden Einzellautstößen besteht und einen typischen Aufbau zeigt. RESCHKE (1960) erwähnt Klopfen, TEMBROCK (1970) führt es im Rückgriff auf ihre Untersuchungen ebenfalls als Lautäußerung des Leoparden an; hier handelt es sich nach der gegebenen Beschreibung wahrscheinlich um den Nieslaut. Gleiches gilt für das Puffing, das sich bei SCHALLER (1972) in einer tabellarischen Zusammenstellung findet.

### 5.1.10 Puffing

Damit direkt im Zusammenhang steht das Problem des Puffing beim Löwen, ebenfalls ein sehr kurzer, geräuschhafter Lautstoß, der meist zu einigen in schneller Folge gereiht auftritt. Solange keine lautspektrographische Analyse dieser Lautform vorliegt, ist es nicht möglich zu entscheiden, ob sie strukturell eine eigenständige Ausbildung darstellt oder ob sie auch als Nieslaut einzustufen ist. SCHALLER (1972) vollzieht mit seiner Verwendung des Terminus Puffing für diese Lautäußerung bei Löwe und Leopard eine Gleichsetzung. Im Rahmen dieser Untersuchung bleibt die begriffliche Trennung zwischen beiden unter Verwendung des von SCHALLER (1972) beim Löwen eingeführten Terminus Puffing aufrechterhalten, bis aufgrund einer Strukturanalyse dieses Lautes seine Einordnung geklärt ist. Eine weitgehende Ähnlichkeit ist aus dem Höreindruck von Nieslaut und Puffing deutlich<sup>2)</sup>.

### 5.1.11 Schnurren

Dieses leise, vorwiegend kontinuierlich in in- und expirativer Atemphase erzeugte Lautelement ließ sich in dieser Untersuchung nur für den Puma bestätigen. Bei weiteren Arten ist sein Vorkommen möglich, Beobachtung und Tonbandaufzeichnung werden aber durch die sehr geringe Intensität des Schnurrens erschwert. Nach HEMMER (1968) schnurren Nebelparder und Irbis ebenfalls in beiden Atemphasen, in einer anderen Veröffentlichung (HEMMER 1966) bezeichnet er es als für den Tiger wahrscheinlich; Jaguar, Leopard und Löwe schnurren nach seinen Angaben nur expirativ. SCHALLER (1972) äußert die gleiche Ansicht für Tiger, Leopard und Löwe. Wenn beide Autoren sich teilweise dabei auf Schilderungen anderer Beobachter (u. a. ADAMSON 1960) oder persönliche Mitteilungen beziehen, so scheint doch nicht gesichert, daß hier bei Verwendung der Bezeichnung „Schnurren“ auch jeweils dieselbe

---

<sup>2)</sup> Neuere Lautanalysen haben ergeben, daß sich beide Lautäußerungen strukturell so weitgehend entsprechen, daß eine begriffliche Trennung nicht mehr aufrechtzuerhalten ist.

Lautäußerung gemeint ist, bzw. ob dieser Terminus, etwa im Vergleich mit dem Schnurren der Hauskatze oder z. B. des Geparden, von der Lautstruktur her bei den erwähnten Arten gerechtfertigt ist. Auf die möglichen entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zwischen dem Schnurren und dem Hitzegrollen wurde schon hingewiesen.

#### 5.1.12 Gurren

Diese Lautäußerung findet sich unter den bearbeiteten Arten nur beim Puma, hier erwähnen sie auch RESCHKE (1960) und TEMBROCK (1970), ebenso bei der Rohrkatze (*Felis chaus*), der Hauskatze (*Felis catus*), dem Serval (*Leptailurus serval*) und dem eurasischen Luchs (*Lynx lynx*). Das Gurren gehört auch zum Lautrepertoire der afrikanischen Goldkatze (*Profelis aurata*), der Schwarzfußkatze (*Felis nigripes*) und weiterer Arten (TONKIN pers. Mitt.). Der Puma steht mit der Ausbildung dieser Lautform somit kleineren Felidenarten nahe.

Das Gurren ist von relativ geringer Intensität und rein geräuschhaft und setzt sich aus einer variablen Anzahl sehr kurzer Einzellautstöße und dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude jeweils ziemlich gleichbleibender Dauer zusammen. Häufig ist es an Mauzen (beim Puma auch einen Vogelruf) gekoppelt.

#### 5.1.13 Wah-wah-Laut

Der Wah-wah-Laut ist bisher in seiner Struktur noch nicht geklärt, kommt aber von den untersuchten Arten wiederum nur dem Puma zu. Entsprechende Lautäußerungen besitzen nach bisherigen Beobachtungen die afrikanische und die asiatische Goldkatze (*Profelis aurata*, *P. temmincki*), der Karakal (*Caracal caracal*) und der Jaguarundi (*Herpailurus yagouarundi*) (TONKIN pers. Mitt.). Der Puma schließt sich hierin also ebenfalls eindeutig an kleinere Felidenarten an. Der Wah-wah-Laut ist einheitlich von geringer Intensität und rein geräuschhaft. Er ähnelt im Höreindruck einem einzelnen oder einem aus mehreren Elementen gekoppelten Hechelstoß.

#### 5.1.14 Zusammenfassung

Der Überblick über die Lautrepertoires der einzelnen Arten weist einerseits ein ziemlich einheitliches Bild auf, andererseits lassen sich aber auch deutliche Unterschiede in der Verteilung der einzelnen Lautformen erkennen. Das einzige allen Arten gemeinsame Lautelement — unter der Einschränkung des Untersuchungsansatzes — ist das Mauzen. Eine stark abweichende Zusammensetzung seines Lautinventars zeigt der Puma, bei den übrigen Arten lassen sich jeweils Gruppen mit gemeinsamen und trennenden Merkmalen des Lautrepertoireaufbaus zusammenfassen. Diese Gruppen sind eindeutig gegeneinander abzugrenzen, aber auch jeweils durch in der Merkmalszusammensetzung vermittelnde Arten verbunden. Die genaue Besprechung dieser Unterschiede und Ähnlichkeiten und ihre systematische Bedeutung sind Aufgabe eines anschließenden Abschnitts.

## 5.2 Vergleich der Lautrepertoires der Hybriden

Die Möglichkeiten dieses Vergleichs und desjenigen mit den jeweiligen Elternarten sind begrenzt, weil das Tonbandmaterial für die Hybriden wahrscheinlich nicht alle Lautformen enthält und eigene Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten weitgehend fehlen. Zudem geht es nur auf wenige Individuen zurück und auch der Beobachtungszeitraum ist bei den einzelnen Hybriden wesentlich kürzer als bei

jeder der Arten der Untersuchung. Gerade weil in zoologischen Gärten heute kaum noch Bastarde zwischen den großen Katzenarten gezüchtet werden und von den Tieren, von denen diese Tonbandaufnahmen stammen, nur noch wenige leben, erscheint die Auswertung dieses Materials sinnvoll.

### 5.2.1 Vergleich der Hybriden untereinander

Alle Aussagen hierzu stehen ebenso wie die im anschließenden Vergleich mit den jeweiligen Elternarten unter dem Vorbehalt, daß es vorerst keine Möglichkeit gibt, in den vorhandenen Tonbandaufnahmen zwischen den Hybriden auftretende Unterschiede durch Beobachtung an lebenden Tieren zu verifizieren oder diese dadurch anderenfalls auf unzureichendes Material zurückzuführen.

#### 5.2.1.1 Hauptruf mit Nachstoßelement

Diese vorwiegend intensive Rufform kommt bei allen drei Hybriden vor (beim Leguar nur durch Beobachtung belegt). Tigon und Leopon bilden sie vornehmlich im Beginn ihrer ansatzweise strukturierten Rufreihen aus, beim Leguar ist sie manchmal einleitender Ruf vor dessen gegliederter Ruffolge und damit in diese strukturell integriert. Bei Tigon und Leopon treten als Abwandlungsformen des Hauptrufes mit Nachstoßelement unter fortschreitender Reduktion des eher klangartigen Anfangsteils und abnehmender Ruffdauer — damit Übergewicht des Nachstoßelements — auch Übergangsrufe auf, dies ebenfalls im Zusammenhang ihrer jeweiligen in Ansätzen gegliederten Rufreihe. Bei allen Hybriden kommen Hauptrufe mit Nachstoßelement auch einzeln oder in kurzen, arhythmischen Lauffolgen vor.

#### 5.2.1.2 Nachstoßer

Auch diese Rufform findet sich bei Tigon, Leguar und Leopon, jeweils als Bestandteil der strukturierten (Leguar) bzw. ansatzweise gegliederten (Tigon, Leopon) Rufreihe. Beim Tigon ist sie an deren Ende nur bisweilen in wenigen Exemplaren ausgebildet, bei den anderen beiden Hybriden jedoch ihr konstitutiver Bestandteil. Ob auch im Anschluß an einen einzelnen Hauptruf mit Nachstoßelement bei allen Hybriden Nachstoßer ausgebildet sein können, ist nicht sicher.

#### 5.2.1.3 Vorstoßer

Bei Leguar und Leopon ist diese inspirative Lautform geringer Intensität am Rufreihenaufbau beteiligt, zwischen beiden Hybriden bestehen aber Unterschiede in der relativen Lage des Vorstoßers. Beim Leopon findet er sich in der Regel vor einem Nachstoßer oder manchmal auch vor einem Hauptruf mit Nachstoßelement, er wird also in der einatmenden Phase vor dem anschließenden, intensiveren Lautelement erzeugt. Die Vorstoßer des Leguars dagegen schließen sich an den vorhergehenden Nachstoßer im Rufreihenverlauf an, sind häufig auch direkt an diesen gekoppelt. Sie entstehen also in der einatmenden Phase im Anschluß an den intensiveren, expirativen Nachstoßer. Selten kommt auch beim Leopon zusätzlich zum Vorstoßer vor dem Nachstoßer noch ein weiterer im Anschluß daran vor. Ist der Vorstoßer beim Leguar zwischen zwei Nachstoßern ausgebildet, so zeigt er dennoch immer deutliche Anlehnung an den vorhergehenden Laut. Bei beiden Hybriden sind Vorstoßer und in der dazugehörigen expirativen Atemphase erzeugter Nachstoßer als Laut-Einheit anzusehen.

#### 5.2.1.4 Rufreihe/strukturierte Rufreihe

Von einer strukturierten Rufreihe ist als regelmäßig „arttypisch“ aufgebauter Lautgestalt mit voller Berechtigung nach dem vorliegenden Material und den Beobachtungen nur beim Leguar zu sprechen. Tigon und Leopon haben Ruffolgen, die deutliche Ansätze einer Ausbildung in dieser Richtung hinsichtlich der sie zusammensetzenden Einzelrufformen, ihrer Abfolge, der Veränderung der Ruf- und Pausenlängen im Verlauf der Rufreihe sowie ihrer internen Intensitätsverteilung aufweisen; dies ist beim Leopon deutlicher als beim Tigon. Bei allen Hybriden bildet die jeweilige Rufreihe die vorherrschende, intensive Lautäußerung. Sie können aber auch alle in den Rufreihen auftretenden Rufformen in Lautfolgen arhythmischen und unregelmäßigen Aufbaus reihen.

#### 5.2.2 Vergleich mit den Lautrepertoires der jeweiligen Elternarten

Bisher sind Untersuchungen mit Angaben zur Lautgebung von Hybriden im wesentlichen auf Orthoptera (z. B. HÖRMANN-HECK 1957, PERDECK 1958), Anura (BOGERT 1960) und Aves (z. B. HINDE 1956, LADE and THORPE 1964) beschränkt. Trotz allgemein großer Variabilität in der Merkmalsausprägung ist diese im Vergleich zu den Elternarten doch meist intermediär, TEMBROCK (1966) vermutet bei einem Gnubastard eine eher matrokline Vererbung.

##### 5.2.2.1 Vergleich Tigon mit Tiger und Löwe

Soweit das Lautrepertoire des Tignons überhaupt erfaßt ist, zeigt sich, daß die intensive Rufform der beiden Elternarten, der Hauptruf mit Nachstoßelement, auch bei ihren Hybriden ausgebildet ist. Wie beim Löwen (und Tiger) können auch leisere Rufe ein Nachstoßelement aufweisen, dabei ist dann der relative Anteil der beiden unterschiedlich strukturierten Lautteile sehr variabel. Wie beim Löwen fehlt wahrscheinlich der intensive mauzartige Hauptruf. Nachstoßer hat der Tigon ebenfalls nur mit der Elternart Löwe gemeinsam, sie sind bei ihm allerdings relativ selten. Die ansatzweise strukturierte Rufreihe des Tignons zeigt in ihrem Aufbau deutliche Anklänge an die Ausbildung der strukturierten Rufreihe des Löwen. Unklar ist, ob diesem Hybriden Mauzlaute fehlen, in den Tonbandaufnahmen sind sie nicht belegt. Wahrscheinlich sind sie relativ selten. LEYHAUSEN (1950) betont in seiner speziellen Untersuchung ausdrücklich, daß Tignons das Prusten nicht ausbilden. Ohne auf die Strukturmerkmale der Rufformen des Tignons einzugehen, zeigt sich in der Zusammensetzung seines Lautrepertoires eine engere Beziehung zur mütterlichen Elternart, dem Löwen. Die Elternarten unterscheiden sich ganz wesentlich im Fehlen von Nachstoßer und strukturierter Rufreihe beim Tiger, beide sind zumindest in Ansätzen beim Tigon vorhanden. Die Spekulation über die Ausbildung weiterer Lautformen einer der Elternarten bei diesen Hybriden ist so lange wenig sinnvoll, wie keine weitere Gelegenheit besteht, an den Tieren spezielle Beobachtungen durchzuführen.

##### 5.2.2.2 Vergleich Leguar mit Leopard und Jaguar

Es ist noch einmal zu betonen, daß alle Aussagen bei diesen Hybriden auf ein einziges Tier zurückgehen; dies könnte angesichts der bei den anderen Bastarden bestehenden erheblichen interindividuellen Varianz im Lautgebungsverhalten schon von Bedeutung sein. Im Beobachtungszeitraum ließen sich die bei beiden Elternarten vorhandenen Mauzer und Hauptrufe beim Leguar nicht feststellen. Der Haupt-

ruf mit Nachstoßelement ist wie bei Jaguar und Leopard bisweilen als einleitender Ruf einer strukturierten Rufreihe ausgebildet, beim Leguar aber wohl ähnlich selten wie auch bei der Elternart Leopard. Nachstoßer bilden bei diesem Hybriden ebenso wie bei beiden Elternarten das wesentliche Element der Rufreihenzusammensetzung. In ihr treten mit einer Regelmäßigkeit und relativen Intensität, die dem Leopard nahekommt, Vorstoßer auf. Andererseits entspricht die Anordnung dieser Rufform zum dazugehörigen expirativen Nachstoßer der in den Rufreihen des Jaguars — Vorstoßer sind an den vorhergehenden Nachstoßer anschließend ausgebildet, oft direkt an diesen gekoppelt.

Die strukturierte Rufreihe ist beim Leguar wie bei beiden Elternarten die vorherrschende intensive Lautäußerung; sie steht in ihrem Aufbau (Einzelrufzusammensetzung und -anzahl, Rhythmusbild mit alternierender Rufabfolge) der Rufreihe des Leoparden näher, von der Schnelligkeit des Rhythmus eher der des Jaguars. Prusten wie beim Jaguar oder Nieslaut wie beim Leoparden oder eine ähnliche Lautäußerung waren beim Leguar nicht festzustellen. Dieser Hybride zeigt in der Ausbildung seiner Lautgebung einerseits deutliche Anlehnung an die väterliche Elternart, den Leoparden, ist in weiteren Merkmalen eher intermediär, in anderen aber auch deutlich dem Jaguar angenähert.

### 5.2.2.3 Vergleich Leopon mit Leopard und Löwe

Wieder ist das Mauzen als beiden Elternarten eigene Lautform nicht belegt, es fehlt auch der intensive Hauptruf, wie der Leopard ihn besitzt. Als vorwiegend intensiver Ruf ist der Hauptruf mit Nachstoßelement beim Leopon wie bei Leopard und Löwe ausgebildet, entsprechend vor allen Dingen der letzten Elternart können aber auch leisere Rufe ein Nachstoßelement aufweisen. Nachstoßer sind wie bei beiden Elternarten eine Rufform im Zusammenhang der Rufreihe, können aber auch einzeln auf einen Hauptruf mit Nachstoßelement folgen. Ein weiteres Element der Rufreihenzusammensetzung beim Leopon sind Vorstoßer; diese Rufform ist in ihrer regelmäßigen Ausbildung und relativen Intensität leopardenmäßig, ihre Anordnung im Zusammenhang mit dem anschließenden Nachstoßer entspricht der, wie sie Löwe und Leopard gemeinsam eigen ist. Vorstoßer vor einem Hauptruf mit Nachstoßelement finden sich nur bei den Hybriden, ebenso vor Übergangsrufen; die Ausbildung dieser Abwandlungsform des Hauptrufes mit Nachstoßelement ist löwenmäßig. In seltenen Fällen ist vor und nach einem Nachstoßer je ein Vorstoßer gekoppelt, was bisher von keiner der beiden Elternart bekannt ist. Die Rufreihe ist die vorherrschende intensive Lautäußerung der Leopons, sie ist nicht ganz regelmäßig in ihrem Aufbau, zeigt aber deutliche Ansätze zur Strukturierung hinsichtlich der an ihrer Zusammensetzung beteiligten Rufformen, ihrer Abfolge, des internen Intensitätsverlaufs und der Veränderung der Ruf- und Pausenlängen in ihrem Ablauf. Die Anzahl der Einzelrufe ist relativ gering wie beim Leoparden, von ihrer Zusammensetzung und dem Intensitätsverlauf entsprechen die Rufreihen alter Leopons mehr denen des Löwen; jüngere, aber schon adulte Tiere rufen bisweilen auch nahezu rein leopardenmäßig<sup>3</sup>. Weder der Nieslaut des Leoparden noch das Puffing des Löwen oder eine ähnliche Lautform findet sich im vorhandenen Tonbandmaterial für den

<sup>3</sup>) Tonbandaufnahmen von Rufserien der Leopons, die nach Abschluß des Manuskripts aufgezeichnet wurden, zeigen, daß auch in höherem Alter eher löwen- und leopardenmäßige Serien auftreten.



Leopon belegt. Weibliche Leopons äußern in der Rolligkeit ein in- und exspirativ erzeugtes Hitzegrollen entsprechend beiden Elternarten, über die Lautäußerungen von Männchen und Weibchen während der Paarung ist keine Aussage möglich.

Insgesamt ergibt sich für den Leopon eine intermediäre Zusammensetzung des Lautrepertoires. Vereinzelt können Lautelemente auch in einer Anordnung auftreten, die bisher von keiner der beiden Elternarten bekannt ist. Im Verlauf der Entwicklung verändern sich Merkmale der Lautgebung auch noch nach der Geschlechtsreife, so daß in einzelnen in verschiedenem Alter eine größere Ähnlichkeit zu der einen und später der anderen Elternart zu beobachten ist.

### 5.2.3 Zusammenfassung

Alle Hybriden haben einander recht ähnliche Lautrepertoires, sie erscheinen gegenüber den der jeweiligen Elternarten in der Anzahl ihrer Elemente reduziert; die zweite Aussage ist aber angesichts des mit ziemlicher Sicherheit nicht vollständigen Tonbandmaterials zu relativieren. Die vorherrschende Lautäußerung ist jeweils eine intensive Rufreihe, beim Leguar regelmäßig strukturiert, bei Tigon und besonders Leopon mit deutlichen Ansätzen in diese Richtung. Während die jeweiligen Elternarten von Leguar und Leopon beide strukturierte Rufreihen ausbilden, ist es beim Tigon nur die mütterliche, der Löwe, der Tiger besitzt nur arhythmische Ruffolgen. Innerhalb der Rufreihen der Hybriden treten die Einzelrufformen auf, die auch bei einer oder beiden Elternarten an deren Aufbau beteiligt sind. Die Rufreihenausprägung weist außer beim Tigon — hier können ja nur bei Ansätzen zu einer regelmäßigen Ausbildung löwenmäßige Elemente eingehen — insgesamt intermediären Charakter auf, läßt jedoch auch teilweise wechselnde vorherrschende Anlehnung an eine der beiden Elternarten erkennen.

Das durchgehende Fehlen von Mauzern bei allen drei Hybriden dürfte auf die begrenzte Materialsammlung zurückzuführen sein, wahrscheinlich sind diese Laute auch recht selten. Gleiches gilt für die intensiven Hauptrufe, die mit den Mauzern ein Lautkontinuum bilden und ja bei allen Elternarten außer beim Löwen ausgebildet sind. Die laute Rufform aller Hybriden ist entsprechend ihren jeweiligen Elternarten der Hauptruf mit Nachstoßelement, meist im Zusammenhang der Rufreihe; beim Leguar ist er wohl ähnlich selten wie beim Leoparden. Bei allen drei Hybriden finden sich Nachstoßer als Elemente der Rufreihen zusammensetzung, beim Tigon allerdings nur vereinzelt. Bei allen Elternarten außer dem Tiger, der sie nicht besitzt, bildet diese Rufform ebenfalls einen entsprechenden Bestandteil des Rufserienaufbaus. Vorstoßer als weiteres Lautelement innerhalb der Rufreihe finden sich nur bei den Hybriden, bei denen der Leopard als eine der Elternarten beteiligt ist, nämlich Leopon und Leguar, allerdings in unterschiedlicher Orientierung zum dazugehörigen, in der gekoppelten Exspirationsphase erzeugten Nachstoßer — beim Leopon in der Regel davor, beim Leguar daran anschließend. Spezifische Lautformen im Zusammenhang der Kopula sind nur bei weiblichen Leopons belegt, deren Hitzegrollen in seiner Ausbildung dem beider Elternarten entspricht. Für keinen der drei Hybriden ist einer der Laute aus der Gruppe Prusten/Nieslaut/Puffing — in Anlehnung an die jeweiligen Elternarten — nachgewiesen. Ob dies auf die Seltenheit und/oder geringe Intensität dieser Laute, die eine Beobachtung erschwert haben könnte, zurückzuführen ist oder sie wirklich fehlen, ist nicht zu entscheiden. Zumindest für den Leopon sind Nieslaut des Leoparden und Puffing des Löwen als Grundlage von den beiden Elternarten her strukturell sehr ähnlich, bei den anderen

Hybriden bestehen hier jedoch größere Unterschiede zwischen den betreffenden Lautformen der jeweiligen Elternarten.

Zwar weisen alle Bastarde in ihrer Lautgebung im Vergleich mit den jeweiligen Elternarten insgesamt intermediäre Merkmalsausprägungen und -zusammensetzung auf, jedoch mit im Einzelmerkmal häufig deutlicherer Anlehnung an eine der beiden. Dies kann wie z. B. in der strukturierten Rufreihe des Leguars in verschiedenen Struktureigenschaften derselben Lautform (hier Vorstoßer) einmal die eine und in einer weiteren die andere sein. Nur beim Leopon sind bisweilen Lautelemente in einer gegenseitigen Anordnung ausgebildet, die von keiner der beiden Elternarten bisher bekannt ist.

### 5.3 Vergleich des Ablaufs der Ontogenese der Lautgebung bei den einzelnen Arten unter Einschluß des Leopons

Der Vergleich der Lautrepertoires der einzelnen Arten im Verlauf ihrer jeweiligen Ontogenese erfolgt „horizontal“, innerhalb einer Altersklasse alle Arten übergreifend, soweit Belegmaterial vorhanden ist, in der Zusammenfassung findet sich dann ein „vertikaler“ Vergleich der Stimmentwicklungen. Berücksichtigt sind nur die Lautformen, die lautspektrographisch erfaßt oder zumindest durch Beobachtungen bestätigt sind. Wegen des unterschiedlichen Umfangs des bei den einzelnen Arten vorliegenden Materials und seiner teilweisen Diskontinuität im Entwicklungsablauf werden sich in den anschließenden Ausführungen einige Lücken ergeben. Der Leopon ist nur in der Altersklasse IV aufgeführt, da nur hier Tonbandaufnahmen vorhanden sind.

Die Aufgabe dieser Untersuchung kann es von ihrem Ansatz her nur sein, einen Vergleich strukturell eindeutig definierter und nachgewiesener Lautformen vorzunehmen. Eine Zusammenstellung zum hypothetischen Verlauf der Stimmentwicklung aller Arten schließt sich an.

#### 5.3.1 Altersklasse I

In den ersten Lebenstagen besitzen alle Arten nur eine vorwiegend intensive Rufform, das geräuschhafte Quären, für Nebelparder und Irbis ist wegen fehlender Beobachtungen noch keine Aussage möglich. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich unter Säugern um ein sehr weit verbreitetes Merkmal, denn auch beim Menschen ist das Schreien die vorherrschende Lautäußerung der ersten Lebenswochen (WOLFF 1969). Nach den bisherigen Beobachtungen durchläuft das Quären auch innerhalb der Altersklasse noch Veränderungen, und wohl mit der dritten Lebenswoche, vielleicht auch schon früher, ist als weitere Lautform das Mauzen ausgebildet. (Der Vogelruf des Pumas ist mit in das Lautkontinuum Mauzer einbezogen). Weiteres Tonbandmaterial mit einer kontinuierlich belegten Stimmentwicklung in dieser Altersstufe bei mehreren Arten wird zeigen, wie weit die bisherige Abgrenzung der Altersklasse I auf die ersten drei Lebenswochen aufrechterhalten bleiben kann.

#### 5.3.2 Altersklasse II

Das Quären bleibt als vorwiegend intensive Rufform geräuschhaften Charakters erhalten und ist bei Nebelparder, Tiger, Jaguar und Leopard belegt, für den Irbis fehlen in diesem Alter jegliche Beobachtungen; bei Puma und Löwe läßt dieses Lautelement sich nicht weiter bestätigen. Als neue Lautform von klangartiger Qua-

lität und geringer Lautstärke tritt jetzt durchgehend das Mauzen auf, für den Jaguar fehlt hierzu Material. Das Mauzen des Löwen ist im Gegensatz zu den übrigen Arten eher spektral und kommt auch in lauten Formen vor. Quärren und Mauzen bilden miteinander eine große Vielfalt von Misch- und Übergangsformen. Die Beziehung dieser beiden Rufformen bzw. ihre gegenseitige mögliche Ableitung werden auf der Grundlage eines umfangreicheren Materials Gegenstand einer weiteren Untersuchung sein. Sicher ist, daß der Intensitätsunterschied zwischen beiden auch Einfluß auf die jeweiligen Strukturmerkmale hat. Dies wird besonders deutlich in Rufen, innerhalb derer mit wechselnder Intensität ein mauzartiger Aufbau in den leiseren Phasen und eine Quärr-Struktur in den lauten Phasen parallel einhergeht. Welche anderen Faktoren und in welchem Maße an der Entstehung des Mauzens ungefähr in der dritten Lebenswoche beteiligt sind und im weiteren Verlauf der Stimmentwicklung seinen charakteristischen Strukturunterschied zum Quärren bedingen, ist vorerst nicht zu entscheiden.

### 5.3.3 Altersklasse III

In dieser Altersklasse ist das Mauzen bei allen Arten der Untersuchung nachgewiesen, es bleibt eine klangartige Rufform geringer Lautstärke, beim Löwen kommen auch relativ intensive Formen vor, ebenso Mauzer mit weitgehend spektraler Frequenzverteilung. Das weiterhin intensive, geräuschhafte Quärren findet sich nur noch bei Tiger und Jaguar belegt, ebenso auch beim Irbis, dessen vorhergehende Stimmentwicklung nicht bekannt ist. Bei diesen Arten gibt es jeweils vielfältige Zwischenformen beider Laute, auch hier ist eine intensitätsabhängige Beziehung zu beobachten. Gegen Ende des ersten Lebenshalbjahres tritt — bisher nur für den Tiger bestätigt — als weitere Rufform der intensive Hauptruf auf. Er läßt vom Lautcharakter deutliche Anlehnung an Mauzer erkennen. Ob und eventuell wie er aber direkt aus diesen abzuleiten ist und welche Faktoren diese Entwicklung — neben einer Intensitätssteigerung — bestimmen, ist anhand des vorliegenden Materials nicht gesichert zu klären.

### 5.3.4 Altersklasse IV

Das zweite Lebenshalbjahr ist bei den einzelnen Arten in ihren Lautäußerungen bisher nur unzulänglich erfaßt, so daß der vergleichende Überblick ziemlich lückenhaft bleiben muß. Nach den bisherigen Beobachtungen nimmt allerdings auch die allgemeine Ruffreudigkeit der Jungtiere in diesem Alter gegenüber den vorhergehenden Entwicklungsstadien ab. Das zunehmend dunklere Mauzen (incl. Vogelruf) ist bei Puma, Nebelparder, Tiger und Löwe belegt, ebenso bildet es der Leopon aus (nur in dieser Altersklasse ist Tonbandmaterial mit Stimmäußerungen von Jungen dieser Hybriden vorhanden). Sie besitzen zudem die intensiven Hauptrufe, die wiederum deutliche Zusammenhänge mit dem Mauzen aufweisen. Der Hauptruf ist bei keiner der Arten dieser Untersuchung in der Altersklasse IV aufgezeichnet worden. Erstmals tritt in diesem Entwicklungsabschnitt eine weitere vorwiegend intensive Rufform, der Hauptruf mit Nachstoßelement, auf; sie ist bisher bei Tiger und Löwe ungefähr mit dem zehnten Lebensmonat nachgewiesen. Obwohl auch diese Rufe mit ihrem mauzartigen Charakter Verbindungen zum Lautkontinuum Mauzen — Hauptruf erkennen lassen, stellt das interne Nachstoßelement als zweite Ruffälfte einen strukturellen Neuerwerb dar, der sie deutlich von den beiden anderen unterscheidet. Der Löwe bildet wahrscheinlich auch während seiner Jugendentwicklung keine Hauptrufe aus.

### 5.3.5 Altersklasse V

In dieser Altersstufe gilt die gleiche Einschränkung wie in der vorhergehenden; das Tonbandmaterial ist für einige Arten recht spärlich oder fehlt ganz, nicht zuletzt auch deshalb, weil die heranwachsenden Tiere zunehmend weniger lautgebuungsfreudig sind. Wie weit es sich bei dieser Beobachtung um eine gefangenschaftsbedingte Erscheinung handelt, ist nicht abzuschätzen. Es ist nicht auszuschließen, daß hier eine stammesgeschichtliche Anpassung mit Schutzfunktion für die heranwachsenden Tiere vorliegt, die noch nicht geschlechtsreif und sozial „vollwertig“, aber bei einigen Arten schon weitgehend selbständig sind.

Das Mauzen als leise, klangartige Lautäußerung ist bei allen Arten außer beim Löwen und Puma mit Tonbandaufnahmen belegt, bei diesen beiden jedoch auch durch Beobachtungen gesichert. Der intensive Hauptruf findet sich beim Schneeleoparden und wurde auch beim Tiger festgestellt, bei weiteren Arten fehlen Beobachtungen. Den vorwiegend intensiven Hauptruf mit Nachstoßelement bilden Jaguar, Tiger und Löwe aus, bei den beiden letztgenannten Arten konnte er aber nicht auf Tonband aufgezeichnet werden, für Leopard und (Nebelparder) liegen hierzu keine Bestätigungen vor. Ein weiteres Lautelement geringer Intensität, das erstmals in dieser Altersstufe ausgebildet ist, ist der separate Nachstoßer, der bisher nur beim Jaguar mit Tonbandaufnahmen belegt ist. Er ist als eigenständige Rufform in Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet und strukturell eindeutig definiert. Die Ableitung des separaten Nachstoßers und seiner spezifischen Strukturmerkmale sind Gegenstand anschließender Erörterungen, soweit sich diese Zusammenhänge im Augenblick erschließen lassen. Die Ausbildung dieser Rufform ist auch ontogenetisch als eine Voraussetzung für die Entstehung der strukturierten Rufreihen bei Jaguar, Leopard und Löwe, die sich zu einem wesentlichen Teil aus Nachstoßern zusammensetzen, anzusehen. Auf die strukturelle Beziehung zwischen dem separaten Nachstoßer und dem Nachstoßer als Element der gegliederten, rhythmischen Rufserie wird im folgenden eingegangen. Die strukturierte Rufreihe tritt wahrscheinlich in voller Ausbildung nicht vor dem dritten Lebensjahr auf, beim Löwen vielleicht noch später. Vorstoßer, als obligatorische Lautform vornehmlich beim Leoparden, sind wohl nicht vor Ablauf des zweiten Lebensjahres ausgebildet.

### 5.3.6 Weitere Lautelemente im Verlauf der Ontogenese

Die Lautäußerungen, die bei den jeweiligen Arten nur vereinzelt im Verlauf der Stimmentwicklung beobachtet werden konnten, allerdings wohl auch keine großen strukturellen Veränderungen durchlaufen, seien hier zusammenfassend besprochen. Da ist einmal die Gruppe der Laute Gurren (Puma), Prusten (Nebelparder, Irbis, Tiger, Jaguar), Nieslaut (Leopard) und Puffing (Löwe); nur bei Nebelparder und Tiger sind hier bisher lautspektrographische Analysen der Laute der Jungtiere möglich. Soweit nach dem vorhandenen Material eine Aussage zulässig ist, macht das Prusten im Verlauf der Ontogenese beim Nebelparder nur einen geringfügigen Wandel in seinem Aufbau durch. Beim Tiger treten hierin strukturelle Verschiebungen auf, die an anderer Stelle behandelt sind. Für die jeweiligen Lautelemente der anderen Arten ist eine relative Konstanz ihres Aufbaus während der Jugendentwicklung wahrscheinlich, strukturelle Veränderungen sind allerdings nicht ausgeschlossen.

Der Klärung der Frage, wann diese Lautformen bei den einzelnen Arten im Ver-

lauf der Entwicklung auftreten, steht im wesentlichen ihre sehr geringe Intensität entgegen, die es bei jungen Tieren wohl unmöglich macht, einige von ihnen über eine Entfernung von mehr als ca. 0,5 m wahrzunehmen. Es erscheint möglich, daß die jeweiligen Laute bei allen Arten schon im Verlauf der Altersklasse I entwickelt sind, vielleicht nach der Öffnung der Augen; interspezifische Unterschiede in ihrer Häufigkeit in diesen frühen und späteren Entwicklungsstadien sind sicher vorhanden.

Das Schnurren ist nur bei jungen Pumas belegt, auch hier ließ es sich erst recht spät im Verlauf der Jugendentwicklung erstmals eindeutig feststellen; der wesentliche Grund dafür dürfte wiederum in der sehr geringen Intensität dieser Lautäußerung zu sehen sein. Sie ist wahrscheinlich schon sehr früh im Verlauf der Ontogenese ausgebildet, ob sie aber auch den anderen Arten dieser Untersuchung — zumindest im Jugendstadium — zukommt, ist nicht geklärt. EWER (1973) meint, die Jungen schnurrten beim Saugen und dieses Merkmal sei „... common amongst the Felidae“ (S. 333). Zur Klärung dieses Sachverhalts sind weitere, eingehende Untersuchungen vorgesehen.

Der Wah-wah-Laut als nur dem Puma unter den Arten dieser Arbeit eigene Lautäußerung ließ sich bei Jungtieren bisher nicht beobachten, was ebenfalls auch auf seiner geringen Intensität beruhen könnte, wiederholt äußerten ihn jedoch subadulte Tiere.

Die strukturierten Rufreihen bei Jaguar, Leopard und Löwe sind in ihrer vollen arttypischen Ausbildung wohl bei Männchen und Weibchen nicht vor der Geschlechtsreife vorhanden. Alle Lautfolgen jüngerer Tiere sind unregelmäßig und arhythmisch in ihrem Aufbau, auch wenn sie ab dem zweiten Lebensjahr schon die Rufformen enthalten, aus denen sich bei den adulten Tieren die strukturierten Rufreihen zusammensetzen. Beim Löwen treten schon recht früh Ansätze in dieser Richtung auf, wenn sich die Jungtiere am Chorgebrüll der Alttiere beteiligen. Ob hierin Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen bestehen, ist nicht gesichert; allgemein erscheinen aber männliche Jungtiere aller untersuchten Arten in diesem Alter etwas ruffreudiger als die weiblichen.

Die speziellen Lautformen im Zusammenhang der Kopula und in der Rolligkeit der Weibchen (Hitzegrollen) sind erst mit der Geschlechtsreife ausgebildet, die bei den Komponenten des zusammengesetzten Rolligkeitslauts der Pumaweibchen als Einzellaute schon vorher, treten aber erst dann in dieser gekoppelten Form auf.

### 5.3.7 Zusammenfassung

Trotz einiger Einschränkungen wegen der nicht bei allen Arten vollständig belegten Stimmentwicklung lassen sich aus dem vorhandenen Material doch einige allgemein vergleichende Aussagen ableiten.

Im ersten Lebenshalbjahr besteht bei allen Arten eine große Einheitlichkeit in den ruffartigen Lautformen. In den ersten Lebenstagen besitzen alle nur eine Rufform, das Quären. Dieses ist wahrscheinlich auch das einzige Lautelement, das im Verlauf der weiteren Entwicklung wieder verlorengeht, bei den einzelnen Arten wohl in einem unterschiedlichen Alter. Mauzer, die ja auch gemeinsamer Bestandteil der Lautrepertoires der adulten Tiere sind, sind schon frühzeitig ausgebildet, so um die dritte Lebenswoche. Die Laute der Gruppe Curren (Puma), Prusten (Nebelparder, Irbis, Tiger, Jaguar), Nieslaut (Leopard), und Puffing (Löwe) sind eventuell schon während der ersten Lebenswochen vorhanden und machen bei einigen Arten im weiteren Verlauf der Entwicklung nur noch geringfügige strukturelle Veränderungen

gen durch. Gleiches gilt für das Schnurren des Pumas und eventuell weiterer Arten. Ab der Altersklasse III/IV tritt neben das Mauzen mindestens eine neue, intensive Rufform an die Stelle des Quärrens oder intensiver Mauzer; dies ist bei Tiger und Löwe durch Tonbandaufzeichnungen belegt, bei den anderen Arten fehlen bisher entsprechende Aufnahmen und Beobachtungen. Die rufartigen Lautformen sinken im ersten Lebenshalbjahr — auch später noch, wenn auch weniger deutlich — fortschreitend in ihrer Tonhöhe ab. Wahrscheinlich findet während der ersten Wochen nach der Geburt ein Anstieg hierin statt (s. Abb. 323), erst danach erfolgt der Abfall. Dieser ist bei den einzelnen Arten verschieden, sowohl was den durchlaufenden Tonhöhenwechsel als auch den zeitlichen Verlauf dieser Veränderung angeht. Die verschiedenen Rufformen gleichaltriger Jungtiere derselben Art haben in der Regel zumindest die Lage der Frequenzanteile mit der größten Amplitude im Rufaufbau gemeinsam. Hierin bisweilen auftretende Unterschiede sind anhand des augenblicklich vorhandenen Tonbandmaterials nicht zu deuten. Nach den bisherigen Auswertungen scheinen unter gleichaltrigen Jungtieren die Männchen Rufe geringerer Tonhöhe als die Weibchen auszubilden. Bei weitgehend gleicher Frequenzzusammensetzung der Rufe in beiden Geschlechtern ist dies auf eine unterschiedliche relative Intensitätsverteilung innerhalb ihres Aufbaus zurückzuführen. Derartige Unterschiede dürften im wesentlichen durch Größenunterschiede der Jungtiere mit bedingt sein.

Im Hinblick auf das Lautrepertoire der adulten Tiere ist es ziemlich wahrscheinlich, daß bei allen Arten mit dem Erreichen des zweiten Lebensjahres die meisten Laute ausgebildet sind. Es wird in weiteren Beobachtungen und Analysen zu überprüfen sein, ob später nur noch diejenigen Lautelemente neu auftreten, die direkt im Zusammenhang mit dem Paarungsablauf der Tiere stehen (Hitzege Rollen u. a.). Für den Puma und den Nebelparder liegen in den entsprechenden Altersstufen nicht genügend Aufnahmen und Beobachtungen vor, um entscheiden zu können, ab wann bei der ersten Art der Hauptruf und bei der zweiten der Hauptruf mit Nachstoßelement auftritt. Eine deutliche Ausnahme von dem vorher geschilderten Entwicklungsgang bilden die Arten Jaguar, Leopard und Löwe mit ihren jeweiligen strukturierten Rufreihen und dem Nachstoßer als deren wesentlichem Bauelement sowie dem Vorstoßer. Der separate Nachstoßer ist als eigenständige Rufform wohl nicht vor der Altersklasse V vorhanden, die strukturierte Rufreihe in ihrem vollen arttypischen Aufbau wohl nicht vor dem dritten Lebensjahr nach Eintritt der Geschlechtsreife, bei männlichen Löwen eventuell noch später. TEMBROCK (1970) führt in einer tabellarischen Zusammenstellung den Nachstoßer als Lautelement des Löwen schon vor dem fünften Lebensmonat an. Hier ist es aber sehr wahrscheinlich, daß dieser Terminus auf den manchmal explosiv nachgestoßenen Mauzer-Hauptteil im Anschluß an den leisen Anlaut in der zweiteiligen Ausbildung dieser Lautform angewandt wurde. Eine derartig frühe Entstehung des Nachstoßers ist nach allen Befunden der vorliegenden Untersuchung ziemlich sicher auszuschließen. Die Reihenfolge der Ausbildung von (separatem) Nachstoßer und strukturierter Rufreihe im Verlauf der Stimmentwicklung weist auch darauf hin, daß diese Rufform bei den drei Arten sicherlich eine Voraussetzung für die Entstehung der strukturierten Rufserien bildet.

Der spezifische Verlauf der Ontogenese in der Abfolge des Auftretens der einzelnen Lautformen bei den verschiedenen Arten und die Unterschiede in den Repertoires der Jungtiere sind Gegenstand anschließender Erörterungen, ebenso ein Struk-

turvergleich der Lautelemente und ihre Veränderung im Entwicklungsablauf. Ein von den übrigen Arten in dieser Untersuchung deutlich abweichender Verlauf der Ontogenese, wie er z. B. für den Puma in einigen Lautäußerungen möglich erscheint, ist in seinen Zusammenhängen erst anhand noch umfangreicheren Tonbandmaterials auch von weiteren Arten zu klären.

In den wenigen bisher vorliegenden Untersuchungen, die bei Säugern die Ontogenese der Lautgebung mit berücksichtigen (EPPLÉ 1968, GOSSOW 1970), sind einige Parallelen zu den vorher geschilderten Zusammenhängen bei den Feliden deutlich.

## 6. Homologieuntersuchung

Die Anwendbarkeit der von REMANE (1952) für vergleichend morphologisch-anatomische Untersuchungen aufgestellten Homologiekriterien auf Verhaltensstrukturen behandeln BAERENDS (1958) und WICKLER (1961, 1965, 1967)<sup>4</sup>. Besonders TEMBROCK (1960 a, b, 1962, 1963 a, b, 1967) befaßt sich mit dem Problem der Homologisierung von Lautäußerungen bei Säugern. GOSSOWS (1970) Kritik an den Ausführungen TEMBROCKS (1960 b), in denen dieser praktisch ein auch funktional bestimmtes Lagekriterium für Laute im Zusammenhang von regelmäßigen Verhaltensabläufen einführt, ist berechtigt. Dagegen ist die Aussage GOSSOWS (1970), daß das Lagekriterium *sensu strictu* in der Ethologie gar nicht anwendbar sei, zu weitgehend. Bei Lautäußerungen kann es mit voller Berechtigung dann herangezogen werden, wenn in arttypischer Weise ausgebildete, regelmäßig aus verschiedenen Lautformen zusammengesetzte Lautfolgen („Gestalten“) vorliegen, was auch TEMBROCK (1960 b) betont. Die Vorstellungen WÜRDINGERS (1970), wonach das Lagekriterium auch für die ideale Abfolge von Lauten in einem Ablauf von Handlungsbereitschaft Gültigkeit besitzt, sind ebenso wohl teilweise funktional bestimmt. Das Lagekriterium ist bei den hier untersuchten Feliden nur begrenzt anwendbar, soweit strukturierte Rufreihen ausgebildet sind, die sich aus verschiedenen Einzelrufformen in regelmäßiger Anordnung zusammensetzen. Das Kriterium der speziellen Qualität und das der Verknüpfung durch Zwischenformen sollen hier ausschließlich im Vergleich der Strukturmerkmale von Lautformen gelten, unabhängig vom Funktionszusammenhang, in dem sie auftreten, oder möglichem Kommunikationsgehalt („message“) sowie auslösenden Reizen der Lautgebung oder Motivation des lautgebenden Tieres.

Homologiebetrachtungen in der Ethologie können häufig davon ausgehen, daß die verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit der untersuchten Arten durch Befunde aus anderen Forschungsrichtungen weitgehend gesichert ist, wenngleich ihre jeweilige genaue systematische Zuordnung vielleicht noch umstritten ist. In vergleichenden Lautuntersuchungen ist auch bei weitgehender struktureller Ähnlichkeit zwischen Lautformen eine Homologie nur dann wahrscheinlich, wenn sie auf gleiche Weise erzeugt werden (EISENBERG 1974), da nahezu identische Strukturen auf sehr unterschiedliche Art entstehen können. Der spezifische Aufbau z. B. des Gurrens als Folge sehr kurzer Einzelpulse mit kurzen Phasen eines Intensitätsabfalls dazwischen

<sup>4</sup> Nach Abschluß der Untersuchung erschien eine Abhandlung zum Homologieproblem in der Ethologie, die diese Fragen eingehend diskutiert (MEISSNER 1976).

könnte neben einer Lauterzeugung im Kehlkopf u. a. auch dadurch entstehen, daß die Zunge oder die Lippen lauthaft vibrieren. Weil es in einigen Fällen nur sehr schwer möglich ist, bei einem Lautelement den Mechanismus der Erzeugung zu klären (s. Puffing), erscheint es aus methodischen Erwägungen heraus nicht sinnvoll, Homologieuntersuchungen an Lautäußerungen bei Arten zu betreiben, die nicht zumindest derselben Ordnung oder gar Familie angehören. Damit steigt die Wahrscheinlichkeit, daß Laute ähnlicher Struktur bei diesen auch auf gleiche Weise erzeugt werden.

Die Anwendung der Homologiekriterien im Rahmen vergleichender Lautuntersuchungen in dieser vorher geschilderten Form scheint zulässig, selbst wenn man in diesem Zusammenhang so weitgehende Einschränkungen ihrer Gültigkeit voraussetzt, wie ATZ (1970) dies allgemein in der Ethologie tut.

Zum dritten Hauptkriterium sind in dieser Untersuchung verschiedene, einander ergänzende Ansätze gegeben: Vergleich der Lautäußerungen desselben Individuums, innerhalb einer Art, interspezifisch und unter Berücksichtigung der Ontogenese, auch dies intra- und interspezifisch vergleichend. Im Rahmen dieser Arbeit steht hierzu noch zusätzlich das Material einiger Hybriden zur Verfügung. Bei der Besprechung der Laute anhand der verschiedenen Homologiekriterien ist es möglich, daß einzelne Lautelemente sich im Vergleich zwischen den Arten mit Hilfe aller drei als einander homolog nachweisen lassen; sie sind dann im Verlauf der anschließenden Darlegungen mehrfach erwähnt. Vor der Einzelbesprechung sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die aufgeführten Gesichtspunkte die Homologie zweier Lautäußerungen nicht beweisen können, sondern daß sie in ihrer Vielfalt und Übereinstimmung miteinander eine Homologie sehr wahrscheinlich machen.

## 6.1 Lautformen in der Altersklasse VI (adulte Tiere)

Zuerst sind die Lautformen der verschiedenen Arten und der Hybriden im adulten Stadium auf ihre Homologie hin überprüft. Hier sind die Lautrepertoires am vollständigsten belegt, so daß ein übergreifender Vergleich am ehesten möglich ist; zudem können alle drei Homologiekriterien zur Anwendung gelangen, sie sind anschließend einzeln aufgeführt.

### 6.1.1 Kriterium der Lage

Die Arten mit einer arttypisch regelmäßig gegliederten Ruffolge sind Jaguar, Leopard und Löwe, von den Hybriden bildet auch der Leguar eine solche aus; nur bedingt können Tigon und Leopon mit ihren ansatzweise strukturierten Rufserien auch hierzu gezählt werden. Bei den drei erwähnten Spezies und dem Leguar zeigen innerhalb der Rufreihen die verschiedenen Einzelrufformen eine charakteristische, gleichbleibende gegenseitige Anordnung und Abfolge. Als einleitender Ruf ist ein Hauptruf mit Nachstoßelement ausgebildet — beim Löwen (Tigon und Leopon) sind es in der Regel mehrere, beim Leopard und Leguar fehlt er auch oft, weniger häufig beim Jaguar —, eine längere Folge von Nachstoßern (und Vorstoßern) schließt sich an. Nach ihrer relativen gegenseitigen Anordnung innerhalb der strukturierten Rufreihen der einzelnen Arten sind die Hauptrufe mit Nachstoßelement und die Nachstoßer von Jaguar, Leopard, Löwe, Leguar (und Tigon, Leopon) als homolog einzustufen. Gleiches gilt für die Vorstoßer von Leopard, Löwe (und Leopon) einerseits und für dieses Lautelement bei Jaguar und Leguar andererseits.

### 6.1.2 Kriterium der speziellen Qualität

Der Vergleich der Strukturmerkmale unterliegt den Einschränkungen, die sich in



der Lautanalyse aufgrund der Geräteeigenschaften des VOICEPRINT ergeben und die schon eingangs erwähnt sind. Eine Homologisierung ist nur dort unternommen, wo sie anhand der vorgefundenen Strukturmerkmale als gesichert erscheint. Einige weitere Lautelemente, deren Homologie angesichts ihrer strukturellen Ähnlichkeiten möglich erscheint, sind anschließend mit den Gesichtspunkten, die diese Auffassung unterstützen, aufgeführt. Eine endgültige Entscheidung hierüber wird erst auf der Grundlage eines umfangreicheren Tonbandmaterials und eventuell modifizierter Auswertungsverfahren möglich sein.

#### 6.1.2.1 Vogelruf und Mauzen beim Puma

Beiden Rufformen ist eine Grundstruktur gemeinsam, die im Formantverlauf deutlich wird: ein umgekehrter U-Bogen mit ungefähr zur Rufmitte klappsymmetrischer Ausbildung der beiden Ruhhälften. Auf die Abwandlungen des Vogelrufes, die einen hiervon abweichenden Aufbau zeigen, ist später eingegangen. Der Vogelruf zeichnet sich gegenüber dem Mauzer durch den größeren Tonhöhenwechsel innerhalb dieses Formantverlaufs aus, er ist meist auch eher klangartig und setzt sich aus weniger Formanten zusammen. Aus dem Verlauf der Ontogenese und der Struktur der dort ausgebildeten Rufe ist es wahrscheinlich, daß eine vogelrufartige Ausprägung in diesem Lautkontinuum Vogelruf/Mauzen die ursprüngliche ist. Beide Rufformen sind bei demselben Individuum homonom.

#### 6.1.2.2 Hauptruf mit Nachstoßelement

Die Hauptrufe mit Nachstoßelement von (Nebelparder), Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe sowie der Hybriden (beim Leguar nur durch Beobachtungen erschlossen) weisen einheitlich folgende gemeinsame Strukturmerkmale auf: Zweigliederung des Rufes in eine eher klangartige erste Hälfte und einen in seiner Frequenzverteilung überwiegend spektralen zweiten Teil, das Nachstoßelement. Dieses hat, im Lautspektrogramm allerdings mit unterschiedlicher Deutlichkeit ausgeprägt, einen internen rhythmischen Intensitätswechsel zwischen sehr kurzen Phasen größerer und geringerer Amplitude in alternierender Abfolge, beide sind ungefähr jeweils gleich lang. Das Nachstoßelement ist reicher und relativ intensiver in den hohen Frequenzanteilen als der Anfangsteil. Innerhalb dessen haben aber im Verhältnis zu den im gesamten Rufverlauf vorhandenen basalen Anteilen wiederum Frequenzen bis zu einer mittleren Höhe (ca. 3 kHz) eine größere relative Amplitude als im Nachstoßelement, daher auch der hellere Klang des Rufbeginns. Ziemlich einheitlich ist in den Hauptrufen mit Nachstoßelement das Intensitätsmaximum in der Frequenzzusammensetzung im Übergang zwischen den beiden unterschiedlich strukturierten Lauthälften ausgebildet; dies bestätigt die Beobachtung, daß mit dem Einsetzen des Nachstoßelements die Luft stoßartig ausgeatmet wird. Unterschiedlich deutlich ist im Nachstoßelement im Bereich zwischen 1—2 kHz ein Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen ausgebildet. Die Anzahl der Einzellautstöße im Nachstoßelement dürfte ebenfalls bei allen Arten ziemlich einheitlich um 10 liegen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ergibt sich in der Signifikanz dieses rhythmischen Intensitätswechsels im Nachstoßelement eine Differenzierungsreihe (Nebelparder) — Tiger — Jaguar — Leopard — Löwe, die beiden letztgenannten Arten sind sich darin aber sehr nah. Bei den Hybriden Tigon und Leopon ist die genaue strukturelle Auswertung dieses Merkmals dadurch beeinträchtigt, daß alle Aufnahmen innerhalb von Gebäuden entstanden sind. Außer beim Nebelparder tritt der Hauptruf mit

Nachstoßelement bei keiner Art bei adulten Tieren in Formen auf, die aus zwei oder mehr Einzelrufen gekoppelt sind; dies ist ein einheitliches Merkmal in Abgrenzung gegen andere Rufformen, auch bei denselben Arten. Angesichts dieser Vielzahl struktureller Gemeinsamkeiten sind die Hauptrufe mit Nachstoßelement aller Arten und der Hybriden, die diese Rufform ausbilden, als homolog einzustufen, auch die von (Nebelparder) und Tiger, auf die das Lagekriterium nicht wie bei den anderen Arten und den Hybriden im Zusammenhang der strukturierten bzw. ansatzweise regelmäßig aufgebauten Rufreihen anwendbar ist.

#### 6.1.2.3 Nachstoßer

Zusätzlich zum Lagekriterium angesichts ihrer regelmäßigen Ausbildung innerhalb der strukturierten Rufreihen kann auch das Kriterium der speziellen Qualität zur Überprüfung der Homologieaussage über die Nachstoßer von Jaguar, Leopard, Löwe und der drei Hybriden Tigon, Leopon und Leguar herangezogen werden.

Diese Rufform ist durch mehrere durchgehend einheitliche Strukturmerkmale gekennzeichnet. Als geräuschhafter Laut erstreckt sich ihre Frequenzzusammensetzung über einen großen Bereich, im gesamten Rufverlauf ist der Frequenzaufbau weitgehend gleichbleibend, Einsetzen aller Anteile im Beginn und ihr Abbrechen am Lautende erfolgen jeweils nahezu simultan. Der Laut setzt gleich mit voller Intensität ein, die bis zum Ende erhalten bleibt. Nachstoßer sind in der Regel recht kurze Laute, sie können nicht zu mehreren aneinander gekoppelt werden. Sie weisen einen über die gesamte Ruflänge deutlichen internen rhythmischen Intensitätswechsel zwischen alternierenden sehr kurzen Phasen größerer und geringerer Amplitude ungefähr gleicher Dauer auf. Ebenso wie die Anzahl der intensiveren Einzellautstöße im Nachstoßer für alle Arten ungefähr gleich ist (um 10 in den intensiven Rufen im vollrhythmischen Abschnitt der strukturierten Rufreihe), dürfte auch deren jeweilige Dauer und die der dazwischenliegenden Phasen des Intensitätsabfalls sich zwischenartlich nur geringfügig unterscheiden. Im basalen Bereich sind mit unterschiedlicher Deutlichkeit wenige Formanten mit flachem Bogenverlauf ausgebildet, ansonsten ist die Frequenzverteilung überwiegend spektral. Bei allen Arten findet sich im Bereich zwischen 1 und 2 kHz ein Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen. Nach den bisher vorliegenden Auswertungen ist eine zunehmende Differenzierung der Ausprägung des rhythmischen Intensitätswechsels von Jaguar über Leopard zum Löwen wahrscheinlich, die beiden letztgenannten Arten unterscheiden sich darin aber kaum. In derselben Reihenfolge der Arten nimmt die Deutlichkeit der Ausbildung der basalen Formanten ab, auch hierin mit nur geringen Unterschieden zwischen Leopard und Löwe.

#### 6.1.2.4 Prusten

Das Prusten als Lautäußerung des Nebelparders, des Schneeleoparden, des Tigers und des Jaguars läßt allen Arten gemeinsame Strukturmerkmale erkennen. Es setzt sich aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen mit wahrscheinlich zum Lautende hin zunehmender Dauer und mit in gleicher Richtung steigender Intensität zusammen; die Pulse im zweiten Lautteil sind also länger und intensiver als die im Lautbeginn, diese sind aber deutlicher durch einen Intensitätsabfall voneinander abgesetzt als die abschließenden, die besonders bei Tiger und Jaguar weitgehend verschmelzen. Allgemein ist die rein spektrale Frequenzverteilung und der große Frequenzbereich in der Zusammensetzung dieser geräuschhaften Lautform; ebenso ist

die Anzahl der Einzellautstöße bei allen Arten ziemlich gleich. Ob hierin auftretende geringfügige zwischenartliche Unterschiede signifikant sind, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchung nicht zu entscheiden. Bei allen Arten kommen — wenn auch mit unterschiedlicher Häufigkeit und Deutlichkeit der Ausbildung und Veränderungen während der Ontogenese — Formen des Prustens vor, die eine deutliche Zweigliederung der Einzelpulse in einen basalen und in einen zeitlich etwas nachversetzten höherfrequenten zeigen. Auf einige interspezifische Unterschiede hinsichtlich dieses Merkmals wird an anderer Stelle eingegangen. Gemeinsam ist allen Arten ebenso die Ausbildung von Prusten und Mauzen in einer gekoppelten Lautform, auch dies allerdings wieder mit unterschiedlicher Häufigkeit bei den einzelnen.

#### 6.1.2.5 Strukturbeziehungen einiger anderer Lautformen

Der Nieslaut des Leoparden und das Puffing des Löwen sind, wie schon angedeutet, sehr wahrscheinlich homolog. Bei beiden Lautäußerungen handelt es sich um sehr kurze, separate Einzellautstöße rein geräuschhaften Charakters, die meist zu wenigen in schneller Abfolge (arhythmisch) gereiht sind. Eine endgültige Klärung dieses Problems ist erst nach einer lautspektrographischen Analyse des Puffing möglich, ebenso muß die Art und Weise der Lauterzeugung gesichert sein<sup>5</sup>.

Eine gewisse strukturelle Ähnlichkeit besteht zwischen dem Prusten und dem Gurren des Pumas und weiterer Feliden; dieses besteht ebenfalls aus mehreren zusammenhängenden Einzellautstößen geräuschhaften Charakters, zwischen denen jeweils ein kurzzeitiger Intensitätsabfall ausgebildet ist. Ebenso wie das Gurren kann auch das Prusten direkt mit Mauzlauten gekoppelt werden. Andererseits bestehen aber auch strukturelle Unterschiede zwischen diesen beiden Lauten: im Gurren des Pumas sind die Einzellautstöße und die Phasen geringerer Amplitude dazwischen jeweils gleich lang, erstere auch von ungefähr gleicher Intensität; hinsichtlich beider Merkmale treten innerhalb des Prustens deutliche Veränderungen auf. Der entscheidende Unterschied zwischen beiden Lautäußerungen liegt jedoch darin, daß das Gurren wohl rein kehlig, das Prusten dagegen mit einer erheblichen nasalen Komponente erzeugt wird. Auf diesen nasalen Anteil bei der Lauterzeugung geht wahrscheinlich die Ausbildung der Lautstöße im oberen Frequenzbereich zurück. Ob zwischen den basalen, kehligen Pulsen im Prusten und den Einzellautstößen, aus denen sich das Gurren aufbaut, ein phylogenetischer Zusammenhang besteht, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchung nicht zu entscheiden.

Die möglichen Beziehungen zwischen dem Schnurren beim Puma und weiteren Feliden und dem Hitzegrollen von (Jaguar), Leopard und Löwe wurden schon erwähnt. Beide Lautäußerungen können weitgehend kontinuierlich in ex- und inspirativer Phase der Atmung erzeugt werden, erstere überwiegt. Eine Homologie ist nicht auszuschließen, die Entscheidung darüber bedarf aber noch weiteren Materials und lautspektrographischer Analysen der Laute bei allen Arten.

Für die Homologie des Nachstoßelements im Hauptruf mit Nachstoßelement und des (separaten) Nachstoßers als eigenständige Rufform ergeben sich mehrere deutliche Hinweise. Der „fry“, der interne rhythmische Intensitätswechsel mit sehr kur-

<sup>5</sup> In einer neueren Untersuchung des Autors, die an anderer Stelle veröffentlicht wird, sind die Strukturanalysen enthalten, die diese Annahme der Homologie beider Lautformen unterstützen.

zen Phasen, ist beiden eigen. Die Anzahl der Einzelpulse sowie ihre jeweilige Dauer und die der dazwischenliegenden Phasen geringerer Amplitude dürfte bei allen Arten für beide ungefähr jeweils gleich sein; ebenso findet sich allgemein in beiden zwischen 1—2 kHz ein Intensitätsabfall gegenüber benachbarten Anteilen.

### 6.1.3 Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen

Der Versuch des Nachweises einer Homologie von Lautäußerungen anhand von Zwischenformen, die nur von einer Art aufgeführt sind, ist dann unternommen worden, wenn diese Art hierzu die signifikantesten Beispiele liefert; der Nachweis gilt jedoch in jedem Fall für alle Arten, die die betreffenden Lautelemente besitzen. Für einige Lautformen (z. B. Prusten) dürfte die Feststellung BERGMANN'S (1972) gelten, daß sich nur bei einzelnen Arten im Verlauf der Stammesgeschichte die gesamte Variationsbreite in der Ausbildung eines Lautes erhält, während andere bestimmte (Intensitäts-)Stufen fixiert haben und dabei Teilbereiche des Varianzspektrums der Ausprägung aufgeben. Mit Ausnahme des Löwen, der keinen Hauptruf als intensive Ausprägung des Mauzens besitzt, gilt dies bei den untersuchten Arten nicht für die meisten rufartigen Lautformen, wo alle die volle Variationsbreite der jeweiligen Lautkontinua aufweisen.

#### 6.1.3.1 Verschiedene Vogelrufausprägungen beim Puma

Wie schon wiederholt erwähnt, tritt der Vogelruf beim Puma in vielen Abwandlungen auf, die einen nicht symmetrischen Aufbau beider Lauthälften aufweisen. Er kann zweiteilig mit kurzem, leisen Anlaut und intensiverem Hauptteil ausgebildet sein, ebenso können beide Komponenten ungefähr gleich lang und lautstark sein, der Vogelruf erscheint dann durch eine kurze Pause halbiert. Häufig sind Formen, in denen der Laut in seinem Aufbau weitgehend auf ansteigenden oder abfallenden Anteil des Bogenverlaufs reduziert ist. Alle Ausbildungen sind durch Zwischenformen, die im Tonbandmaterial belegt sind, miteinander verknüpft (s. Abb. 1—6). Sie sind einmal durch Reduktion des vollständigen Rufverlaufs entstanden zu denken, in den zweiteiligen Formen wohl durch sehr kurze Unterbrechung der Lautartikulation. Hier ist allerdings nicht auszuschließen, daß in diesen Phasen doch eine sehr schwache Lauterzeugung stattfindet, die bei der gewählten Aussteuerung unterhalb der Erfassungsgrenze des Lautspektrographen liegt. Ebenso könnten hier beide Reduktionstypen — Reduktion von Lautbeginn oder -ende — sehr schnell aufeinander folgen. Die verschiedenen Ausprägungen des Vogelrufes beim Puma sind als homolog und bei demselben Individuum als homonom anzusehen.

Die vorhergehenden Ausführungen stellen keine Aussage darüber dar, welche der verschiedenen Formen des Vogelrufes stammesgeschichtlich als ursprünglich aufzufassen ist.

#### 6.1.3.2 Vogelruf, Mauzen und Hauptruf beim Puma

Der zusammengesetzte Rolligkeitlaut der weiblichen Pumas zeigt in seinen Mauzkomponenten alle Übergänge von vogelrufartiger über mauz- bis zu hauptrufähnlicher Ausprägung. Im Verlauf der Hitzeperiode variiert die Mauzkomponente stark in ihrer Ausbildung, besonderes bei jüngeren Weibchen. In den ersten Tagen der Rolligkeit weist sie oft einen rein vogelrufmäßigen Aufbau auf (Abb. 18 bis 20), mit zunehmender Intensität der Lautäußerung im weiteren Verlauf der Hitzeperiode geht sie dann über mauzartige (Abb. 21, 22) in hauptrufartige

(Abb. 23—25) Ausbildung über; diese Strukturveränderung ist mit Sicherheit nicht nur intensitätsabhängig. Der Übergang von einem vogelruf- zum hauptrufmäßigen Aufbau ist gekennzeichnet durch eine zunehmend breitere Frequenzzusammensetzung, relatives Übergewicht basaler Anteile und eine fortschreitend spektralerer Frequenzverteilung. Ein Vergleich mit den Abbildungen der Lautspektrogramme von Vogelruf (Abb. 1—6), Mauzen (Abb. 7—10) und Hauptruf (Abb. 11—16) verdeutlicht die vorangehenden Ausführungen. Diese Lautelemente sind also angesichts der in der zusammengesetzten Lautform auftretenden Übergänge und Zwischenformen als homolog, bei demselben Individuum als homonom einzustufen.

### 6.1.3.3 Mauzen und Hauptruf bei weiteren Arten

Mauzer finden sich bei allen Arten dieser Untersuchung, Hauptrufe bilden alle mit Ausnahme des Löwen aus. Die Grundstruktur der Mauzer ist allgemein ein umgekehrter U-Bogen mit unterschiedlicher Überhöhung, deutlich im Formantverlauf. Abwandlungen dieses Aufbaus sind bei den einzelnen Arten unterschiedlich häufig, Mauzer der vorher beschriebenen Form besitzen sie jedoch alle. Der Hauptruf weist in seinem Anfangsteil ebenfalls diesen Bogenverlauf der Formanten auf, am Lautende laufen sie in einen unterschiedlich gedehnten fast geradlinigen Schenkel aus. Zwischen den Arten bestehen deutliche Unterschiede in der Überhöhung des Anfangsbogens gegenüber der zweiten Lauthälfte.

Bei allen Arten der Untersuchung treten Zwischenformen auf, die hinsichtlich dieser Unterschiede im Formantverlauf zwischen Mauzen und dem Hauptruf eine Mittelstellung einnehmen; ebenso gibt es Mauzer mit einem gedehnten, flach auslaufenden Formantaufbau und Hauptrufe mit einem weitgehend symmetrischen Bogenverlauf ohne gedehntes Lautende. Beide Lautformen sind als homolog, beim selben Individuum als homonom einzustufen. In Lautfolgen, in denen Mauzer und Hauptrufe unterschiedlicher Intensität auftreten, ist in einem mittleren Lautstärkenbereich der Übergang zwischen beiden Rufformen in ihrer Aktualgenese zu beobachten.

### 6.1.3.4 Vorstoßer

Ein struktureller Vergleich der Vorstoßer von Jaguar, Leopard und Löwe sowie der Hybriden Leopon und Leguar ist anhand des bisher gesammelten Tonbandmaterials nur begrenzt möglich. Bei Leopard, Löwe und Leopon ist diese Lautform unter Anwendung des Lagekriteriums angesichts der gegenseitigen Anordnung mit dem Nachstoßer (und der Art ihrer Erzeugung) im Zusammenhang der strukturierten Rufreihen als homolog anzusehen. Gerade von der Lage der Vorstoßer ergibt sich dann aber bei Jaguar und Leguar das Problem, daß diese Rufform hier im Gegensatz zu den beiden vorher genannten Arten und dem Hybriden an einen Nachstoßer anschließend ausgebildet ist. Hier ist der Aufbau beim Leguar als Zwischenform anzusehen, die von der Stellung der Vorstoßer und ihrer relativen Intensität her von den vereinzelt schwach im Verlauf der strukturierten Rufreihe des Jaguars ausgebildeten Vorstoßern zu diesem Lautelement besonders beim Leoparden, aber ebenso bei Löwe und Leopon überleitet. Die Vorstoßer beim Leguar sind noch häufig an den vorhergehenden Nachstoßer gekoppelt, können sich aber auch schon von diesem lösen und sind dann zwischen zwei Nachstoßern mit Anlehnung an den vorhergehenden ausgebildet. Selten findet sich auch beim Leopon neben einem Vorstoßer vor dem Nachstoßer noch ein weiterer an denselben Nachstoßer anschließend.

Diese Ausbildung ist von beiden Elternarten dieser Hybriden bisher nicht bekannt und stellt vielleicht einen Fall dar, wo ein Merkmal einer verwandten Art, hier des Jaguars, bei Hybriden auftritt, wie von LORENZ (1958) in der Gattung *Anas* beschrieben.

Diese Gesichtspunkte deuten darauf hin, daß die Vorstoßer der erwähnten Arten und Hybriden homolog sind; sie werden zudem einheitlich inspirativ erzeugt und stellen somit bei allen die einzige nur inspirativ erzeugte Rufform dar.

Unter strukturellen Gesichtspunkten betrachtet weisen alle Vorstoßer einen internen rhythmischen Intensitätswechsel auf, wenn auch bei den einzelnen Arten unterschiedlich deutlich. Die Frequenzzusammensetzung ist über den gesamten Lautverlauf weitgehend gleichbleibend; aus aufnahmetechnischen Gründen ist dieses Merkmal im Lautspektrum oft nicht signifikant. Aus den gleichen Zusammenhängen heraus ist es nicht möglich, eine gesicherte Aussage zur Dauer der Einzellautstöße und der Phasen des Intensitätsabfalls zwischen ihnen sowie ihrer Anzahl im Vorstoßer zu machen. Überlegungen, ob aus der Differenzierung der Vorstoßer Rückschlüsse auf die spezifische Ausbildung der strukturierten Rufreihen bei Jaguar, Leopard und Löwe zulässig sind, sind an anderer Stelle erörtert.

#### 6.1.3.5 Hauptruf unter Einbeziehung der Ausbildung dieser Rufform in der Altersklasse III beim Tiger

Die Hauptrufe der einzelnen Arten haben einen recht unterschiedlichen Aufbau und zeigen auch intraspezifisch einige Varianz. Einen deutlichen Anhaltspunkt zur strukturellen Verwandtschaft dieser Lautelemente geben die Hauptrufe junger Tiger der Altersklasse III.

Große strukturelle Gemeinsamkeiten weisen die Hauptrufe von Puma und Schnee leopard auf mit erheblichem Unterschied in der Tonhöhe zwischen der eher etwas spektral zusammengesetzten ersten Ruhälfte und dem dunkleren, unterschiedlich lang gedehnten, mehr klangartigen zweiten Rufteil; innerhalb des Rufes findet zum Lautende hin eine Intensitätsverlagerung zu tieferen Formanten statt. Bei den anderen Arten, die ebenfalls einen Hauptruf ausbilden, lassen sich kaum so deutliche Veränderungen in der Frequenzzusammensetzung feststellen, der Tonhöhenwechsel in einer Formante während des Rufverlaufs ist meist gering, die Überhöhung des Anfangsbogens gegenüber dem abfallenden Schenkel in der zweiten Lauthälfte ist nicht stark, ebenso findet keine so signifikante Intensitätsverlagerung zwischen Formanten statt. Eine Zwischenstellung zwischen diesen Ausbildungen nehmen die Hauptrufe des Nebelparders ein; die Hauptrufe des Leoparden sind in ihren spezifischen Merkmalen wohl als eine stark abgeleitete Ausbildung anzusehen.

Die Hauptrufe junger Tiger im Alter von ungefähr einem halben Jahr entsprechen strukturell weitgehend denen von Puma und Irbis und zeigen damit zumindest im Verlauf der Ontogenese dieser Art den Übergang zwischen verschiedenen Hauptrufausbildungen (Abb. 243—245). Die Form der Hauptrufe bei Puma und Schnee leopard ist wohl als entwicklungsgeschichtlich ursprünglich anzusehen. In der Ausbildung dieser Rufform wird auch deutlich, daß keine direkte Beziehung zwischen der Körpergröße einer Art und ihren Lautstrukturen, besonders hinsichtlich ihrer Tonhöhe, besteht. Weiteres Tonbandmaterial zur Stimmentwicklung wird es wahrscheinlich ermöglichen, auch abweichend strukturierte Hauptrufe wie die des Leoparden aus ursprünglichen Formen über verknüpfende Ausbildungen abzuleiten.

### 6.1.3.6 Prusten

Dieser Laut ist schon als von seiner Struktur her homolog bei Nebelparder, Irbis, Tiger und Jaguar beschrieben. Einzelne strukturelle Besonderheiten bei den verschiedenen Arten lassen sich mit Hilfe der Ausbildung dieses Lautes bei den Jungtieren — soweit hierzu bisher Material vorhanden ist — in Zwischenformen überbrücken und untermauern damit die Homologieaussage nach dem Kriterium der speziellen Qualität.

Bei allen Arten treten Ausbildungen des Prustens auf, in denen jeder Einzellaustoß aus jeweils zwei (oder beim Irbis durch „splitting“ der basalen Pulse auch mehr), zeitlich geringfügig gegeneinander versetzten Impulsen besteht; der erste basal im Bereich unterhalb 2 kHz in seinen wesentlichen Anteilen, mit relativ hoher Amplitude und deutlich abgegrenzt, der zweite vornehmlich mit Anteilen im höheren Frequenzbereich oberhalb 2 kHz und breiter spektral verwischt. Hierin ergeben sich aber deutliche Unterschiede zwischen den Arten hinsichtlich der relativen Ausbildung der beiden Puls-Komponenten und der relativen Häufigkeit des Auftretens von Prustlauten mit signifikanter Ausprägung beider. Während der geschilderte Aufbau in den Lauten des Nebelparders und des Schneeleoparden die Regel ist, treten beim Tiger und noch häufiger beim Jaguar eher Formen auf, in denen die basalen Pulse weitgehend oder ganz reduziert sind. Bei diesen beiden Arten finden sich damit auch dann im Gegensatz zu Nebelparder und Irbis die intensivsten Frequenzanteile im Lautaufbau vorwiegend im Bereich der höherfrequenten Pulse, die zudem unter Reduktion des zwischen jeweils zweien ausgebildeten kurzfristigen Intensitätsabfalls fortschreitend verschmelzen.

Der Aufbau des Prustens juveniler Nebelparder entspricht in den hier behandelten Merkmalen voll dem adulter Tiere dieser Art. Bei jungen Tigern findet sich das Intensitätsmaximum bis ungefähr zum Ende des vierten Lebensmonats in einem basalen Puls, Anteile in den höherfrequenten sind aber von kaum geringerer Amplitude. Danach treten dann bei etwa halbjährigen Tieren Prustlaute auf, in denen diese höheren Frequenzen die größte Intensität erreichen, die basalen Pulse sind aber in der Regel auch dann noch deutlich ausgebildet. Der genaue zeitliche Ablauf dieser Intensitätsverlagerung ist erst anhand weiteren Materials zur Ontogenese der Lautgebung des Tigers und weiterer Arten abzusichern. Von Prustlauten junger Schneeleoparden und Jaguare liegen bisher keine Aufnahmen in für die Analyse ausreichender Qualität vor, so daß zu ihren Strukturmerkmalen und eventuellen Veränderungen darin während der Stimmentwicklung keine Aussage möglich ist.

Die beschriebenen Strukturmerkmale und ihre Veränderung im Verlauf der Ontogenese geben deutliche Anhaltspunkte für die Hypothese, daß es sich bei den beiden zeitlich gegeneinander geringfügig versetzten Komponenten innerhalb eines Einzellaustoßes im basalen um den Anteil kehliger Lauterzeugung, im höherfrequenten, breiter verwischten um den Anteil nasaler Ausformung des Prustens handelt. Die fortschreitende Reduktion der basalen Anteile von Nebelparder und Schneeleopard über Tiger zum Jaguar mit der Verlagerung des Intensitätsmaximums in der Frequenzzusammensetzung in einen höherfrequenten Puls und deren zunehmende Verschmelzung bestätigen den Höreindruck von einem in der gleichen Richtung fortschreitend nasalere Charakter des Prustens. Es findet also eine Verlagerung des Hauptgewichts in der Lautausformung von der kehligen/oralen zur nasalen Komponente statt.

Die Ausbildung des Prustens beim Irbis stellt wahrscheinlich eine schon frühzeitig

von dieser Entwicklungslinie abgeleitete Form dar, was in der Kürze und dem splitting der basalen Pulse sowie der relativ großen Intensität der höherfrequenten Pulse, die aber sehr deutlich durch eine längere Phase des Intensitätsabfalls voneinander getrennt sind, zum Ausdruck kommt.

Von einem Jaguarweibchen liegen mehrere Prustlaute vor, in denen der letzte Einzellautstoß deutlich von den vorhergehenden abgesetzt ist und nur noch schwach mit diesen zusammenhängt (Abb. 102). Laute ähnlicher Ausbildung konnten auch bei einem weiteren Weibchen beobachtet werden. Wenn auf der Grundlage des vorhandenen Materials hierzu eine Deutung zulässig ist, bestehen beim Jaguar Ansätze zur Ausbildung separater Einzellautstöße durch deren Ausgliederung aus der Gruppe zusammenhängender Pulse im Prusten. Eventuell ist darin ein Hinweis in Richtung auf die Entstehung des Nieslautes beim Leoparden und des Puffing beim Löwen in ihrem spezifischen Aufbau aus einzelnen, sehr kurzen nicht zusammenhängenden Lautstößen zu sehen. Struktur, Frequenzzusammensetzung und Lage des Intensitätsmaximums in diesen Lauten entsprechen denen der nasalen Pulse im Prusten. Zur Überprüfung dieser Hypothese ist zusätzliches Tonbandmaterial nötig, besonders von Lauten weiterer Individuen als den bisher ausgewerteten.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß sich die strukturelle Verschiebung im Aufbau des Prustens, wie sie sich in der Entwicklungslinie Nebelparder — (Irbis) — Tiger — Jaguar darstellt, im Verlauf der Ontogenese dieses Lautes beim Tiger, vielleicht auch bei weiteren Arten, widerspiegelt: zunehmender Anteil der nasalen Komponente an der Lautausformung mit den dazugehörigen strukturellen Veränderungen im Lautaufbau.

#### 6.1.3.7 Mauzen, Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement

Die Überprüfung der Homologie von Mauzen/Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement ist bei dem gewählten Analyseverfahren mit Schwierigkeiten verbunden. Ein wesentliches Strukturmerkmal des Nachstoßelements, der innere rhythmische Intensitätswechsel, ist bei einigen Arten im lautspektrographischen Bild kaum nachweisbar. Damit ist es also auch nahezu unmöglich, Formen zu erfassen, die mit einer andeutungsweisen Ausbildung des „fry“ einen Übergang zwischen (Mauzer) oder Hauptruf und dem Hauptruf mit Nachstoßelement darstellen könnten. Es gibt Hinweise auf solche Zwischenformen (s. Abb. 77, 79, 80, 95 a) und damit auch auf die Homologie dieser Rufformen, bei demselben Tier ihre Homonomie. Falls Mauzen, Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement ein Lautkontinuum darstellen, ist dieses aber nicht linear angeordnet, denn mit dem „fry“ im Nachstoßelement fließt eine neue Strukturkomponente ein.

#### 6.1.3.8 Separater Nachstoßer und Nachstoßer beim Jaguar

Separate Nachstoßer im Anschluß an einen Hauptruf mit Nachstoßelement, (einen Hauptruf) und bisweilen auch als Endlaut(e) einer strukturierten Rufreihe kommen beim Jaguar, Leoparden und beim Löwen vor — der letzte besitzt allerdings keine Hauptrufe. Nur bei der ersten Art erlaubt es das zum gegenwärtigen Zeitpunkt vorhandene Tonbandmaterial, einen strukturellen Vergleich über Zwischenformen von separatem Nachstoßer und Nachstoßer als Element der strukturierten Rufreihe vorzunehmen. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Lautformen liegt darin, daß erstere einen reinen Aufbau aus in kurzer, rhythmischer Abfolge ausgebildeten Phasen größerer und geringer Amplitude aufweisen, wäh-



rend die Nachstoßer dieses Merkmal meist nur noch unter starker spektraler Überlagerung besitzen, ebenso sind basal wenige Formanten mit schwach überhöhtem Bogenverlauf angedeutet. Die separaten Nachstoßer sind durchweg von geringerer Intensität, haben aber ebenso eine im gesamten Lautverlauf gleichbleibende Frequenzzusammensetzung mit nahezu simultanem Einsetzen der Anteile im Beginn und gleichem Abbrechen am Rufende wie die Nachstoßer in der Rufreihe. In der Aktualgenese einer Rufreihe eines männlichen Jaguars liegen nun Rufe vor, die in einem kontinuierlichen Übergang eine Verbindung zwischen den beiden Nachstoßerformen herstellen (s. Abb. 95 a—h). Wahrscheinlich kommt es bei der Artikulation der vorwiegend intensiven Nachstoßer im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe zu einer Verschmelzung (Überlagerung) der spezifischen Strukturmerkmale der separaten Nachstoßer, also des „fry“, mit einer kurzen mauz-/hauprufartigen Lauterzeugung, worauf die basalen Formanten in ihrem Verlauf hinweisen. Eventuell führt die Intensitätssteigerung in den Rufreihen-Nachstoßern zum „Einfließen“ dieser Strukturkomponente. Überlegungen zu Modellen der Entstehung der strukturierten Rufreihen, die sich im Anschluß hieran ergeben, sind im folgenden ausgeführt.

#### 6.1.3.9 Übergangsruf

Diese Rufform findet sich wahrscheinlich bei allen Arten mit strukturierter Rufreihe und den drei Hybriden, selten vielleicht auch beim Tiger, am signifikantesten ist ihre Ausprägung beim Löwen. Im Verlauf der strukturierten Rufserie dieser Art ist der Übergang vom Hauptruf mit Nachstoßelement mit voller Ausbildung beider unterschiedlich strukturierter Ruffhälften zum Übergangsruf, der in seinem Aufbau unter Reduktion des klangartigen Anfangsteils weitgehend auf das Nachstoßelement beschränkt ist, vollzogen. Der Übergangsruf ist also dem Hauptruf mit Nachstoßelement homolog, bei demselben Individuum homonom. Er stellt keine eigentlich selbständige Rufform dar, ist vielmehr nur als Reduktionsform anzusehen.

Damit könnte auch ein Modell der Aktualgenese (evtl. ebenso der Phylogenese) der Nachstoßer aus Hauptrufen mit Nachstoßelement über die Zwischenstufe der Übergangsrufe gegeben sein, somit auch ein Hinweis auf die Homologie beider Rufformen. Ebenso wäre in einem solchen allmählichen Übergang zwischen beiden auch ein Ansatzpunkt für die Entwicklung der heterotypen strukturierter Rufreihen möglich. Dies entspricht TEMBROCKS (1960 b) Theorie von der Entstehung heterotyper gegliederter Lautfolgen aus rhythmischen, homotypen Folgen unter fortschreitender Lautumwandlung im Verlauf der Ruffolge. Eine andere Vorstellung zur entwicklungsgeschichtlichen Entstehung der strukturierter Rufreihen bei den Arten dieser Untersuchung ist im vorhergehenden Abschnitt dargelegt, wonach die Ausbildung des (separaten) Nachstoßers als eigenständige Rufform als eine Voraussetzung für die Entwicklung dieser heterotypen strukturierter Rufserien anzusehen ist.

In welchem Maße sich beide Hypothesen verbinden lassen, welche Schlüsse auf ontogenetische und vielleicht auch phylogenetische Entstehung der Nachstoßer und der strukturierter Ruffolgen sich hieraus ableiten lassen und anhand aufgezeichneter Laute zu belegen sind, wird nach der Sammlung zusätzlichen Tonbandmaterials der Gegenstand einer weiteren Untersuchung sein.

#### 6.1.3.10 Differenzierung der strukturierter Rufreihen

Im Rahmen der Homologieuntersuchung sei hier nur kurz auf einige Gesichts-

punkte im Zusammenhang der Differenzierung der homologen strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe eingegangen; ihre Homologie ergibt sich aus der der sie zusammensetzenden Einzelrufformen und deren sich entsprechender regelmäßiger, arttypischer Abfolge.

Im Anschluß an die Untersuchungen von RESCHKE (1960, 1966) stellt TEMBROCK (1962, 1967, 1970) folgende Entwicklungsreihe für die zunehmende Differenzierung der strukturierten Rufreihen auf: *Panthera leo* — *P. onca* — *P. pardus*; *Uncia uncia* und *Panthera tigris* mit ihren ungegliederten Ruffolgen sind an den Anfang dieser Reihe zu stellen. Eine Entscheidung darüber, welche Rufreihenausprägung bei den drei erstgenannten Arten als ursprünglich anzusehen ist, erscheint kaum möglich; alle Rufreihen stellen unter verschiedenen Aspekten jeweils sicherlich sehr weitgehend differenzierte Lautgebilde dar. Allgemein hinsichtlich ihrer Struktur (TEMBROCK 1960 b) und im Vergleich mit der Lautgebung aller übrigen Feliden sind die strukturierten Ruffolgen von Jaguar, Leopard und Löwe sicherlich als phylogenetisch neuerer Erwerb anzusehen. Von ihrem Rhythmus, dem am Aufbau beteiligten Einzelrufformen und ihrem inneren Intensitätsverlauf sind sich die Rufreihen von Jaguar und Leopard sehr ähnlich, der Löwe zeigt in diesen Merkmalen eine abweichende Ausbildung. Die große strukturelle Ähnlichkeit der beiden erstgenannten Arten findet sich auch darin bestätigt, daß der Leguar als ihrer beider Hybrid als einziger der hier untersuchten Bastarde durchgehend auch eine regelmäßige, rhythmische Ruffolge ausbildet.

Die Rufreihe des Leoparden ist in ihrer reduzierten Anzahl von Einzelrufen, der regelmäßigen Ausbildung des Vorstoßers und der weitgehenden Ausgliederung des Hauptrufes mit Nachstoßelement aus der Rufreihenzusammensetzung als abgeleitet anzusehen, ebenso zeigt diese Art ja auch in der Struktur ihres Hauptrufes und des Hauptrufes mit Nachstoßelement eine fortgeschrittene Differenzierung. Als Sonderausbildungen der Rufserie des Jaguars sind sicherlich ihre große Anzahl von Einzelrufen und ihre sehr schnelle zeitliche Abfolge einzustufen; diese dürfte angesichts der Intensität der Rufe an der Grenze der atemphysiologischen Möglichkeiten liegen. RESCHKE (1960, 1966) und TEMBROCK (1962, 1967, 1970) sehen die Beteiligung von Hauptrufen mit Nachstoßelement am Rufreihenaufbau beim Löwen als ursprüngliches Merkmal bzw. die weitgehende Beschränkung der Rufreihenzusammensetzung auf die Nachstoßerfolge (incl. Vorstoßer) bei Jaguar und Leopard als fortgeschrittene Ausbildung an. Meines Erachtens ist die Eingliederung der Hauptrufe mit Nachstoßelement in Rhythmus und Intensitätsverlauf der Rufreihe beim Löwen mit regelmäßig arttypischer Veränderung ihrer Dauer aber wohl eher als eine sekundäre Differenzierung aufzufassen. Die Nachstoßerfolge innerhalb der Rufserie des Löwen entspricht in Rhythmus und Intensitätsverlauf weitgehend den Rufreihen von Jaguar und Leopard, die ja im wesentlichen Nachstoßerserien sind. Die phylogenetische Entwicklung der strukturierten Rufreihen läßt sich in ihren verschiedenen Richtungen der Differenzierung bei den drei Arten wohl nur dreidimensional darstellen, nicht linear. Bei allen drei sind hierin wahrscheinlich mosaikartig Merkmale ursprünglichen und sekundären Charakters vorhanden. Großes Gewicht bei der spezifischen Ausbildung der strukturierten Rufreihen ist auch funktionalen Gesichtspunkten beizumessen, so sicherlich im Zusammenhang der sozialen Lebensweise beim Löwen. Die gleiche Auffassung vertreten auch LEYHAUSEN (1950) und TEMBROCK (1967).

Definitive Aussagen zur Merkmalsphylogense in der artspezifischen Ausprägung

der strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe erscheinen erst gesichert, wenn der Einfluß derartiger Faktoren und die stammesgeschichtliche Entstehung dieser Lautformen sowie die genaue verwandtschaftliche Beziehung zwischen den drei Arten geklärt sind.

## 6.2 Homologieuntersuchung der Lautformen in der Ontogenese

Der Versuch der Homologisierung der Lautformen der einzelnen Arten im Verlauf der Ontogenese ist dadurch beeinträchtigt, daß die Stimmentwicklung unterschiedlich umfangreich belegt ist; bei keiner Art ist sie kontinuierlich in allen Lautformen erfaßt. Anschließend kann nur am Beispiel einiger Laute exemplarisch deren Homologie anhand des Kriteriums der speziellen Qualität und des der Verknüpfung durch Zwischenformen untersucht werden. Keine der Arten dieser Untersuchung besitzt im Jugendstadium regelmäßige, zusammengesetzte Lautfolgen, die eine Anwendung des Lagekriteriums erlauben.

### 6.2.1 Kriterium der speziellen Qualität

Die anschließenden Ausführungen unterliegen den gleichen Voraussetzungen und Einschränkungen, wie sie bei der Untersuchung zur Homologie der Lautstrukturen adulter Tiere nach diesem Kriterium erwähnt sind.

#### 6.2.1.1 Quären

Das Quären als einzige Rufform wohl aller Arten während der ersten Lebensstage weist durchgehend einheitliche Strukturmerkmale auf, die sich im Verlauf der Ontogenese — solange es als Lautform erhalten bleibt — meist nur geringfügig verändern. Charakteristisch sind die weitgehend spektrale Frequenzverteilung und der große Frequenzbereich in der Zusammensetzung dieser Rufform, die im gesamten Lautverlauf nahezu gleich bleibt. Dabei setzen alle Frequenzanteile im Beginn ziemlich simultan ein und brechen am Rufende ähnlich wieder ab. Dieses letzte Merkmal ist in den Lautspektrogrammen allerdings wegen des Halleffekts meist nicht deutlich ausgebildet. In einigen Quärrlauten sind Ansätze zu einem partiell klangartigen Aufbau sichtbar. Weiteres Tonbandmaterial mit einer weitgehend kontinuierlichen Aufzeichnung der Stimmentwicklung in der Altersklasse I bei allen Arten wird es erlauben, Zusammenhänge dieses Strukturmerkmals mit der Intensität der Lautäußerung und anderen Faktoren zu klären und eventuell hierin bestehende interspezifische Unterschiede zu erfassen.

Kürzere Quärrlaute sind durchweg von relativ hoher, gleichbleibender Lautstärke, gedehnte und aus mehreren Einzellaute gekoppelte Formen können erhebliche interne Intensitätsschwankungen aufweisen. Bisweilen ist auch ein leiser Anlaut vor dem intensiven Hauptteil des Lautes ausgebildet, ersterer mit Ansätzen zu einem eher klangartigen Aufbau.

Aus diesen strukturellen Gemeinsamkeiten erscheint eine Homologisierung des Quärens bei den verschiedenen Arten gerechtfertigt.

#### 6.2.1.2 Hauptruf mit Nachstoßelement bei Tiger, Jaguar und Löwe

Einheitliche Strukturmerkmale dieser Rufform bei den drei Arten sind: Gliederung des Aufbaus in eine mehr klangartige, hellere erste Lauthälfte und einen zweiten dunkler klingenden Teil überwiegend geräuschhaften Charakters mit rhythmischen

schem internen Intensitätswechsel, das Nachstoßelement. Insgesamt ist das Nachstoßelement reicher an hohen Frequenzanteilen als der hellere Rufbeginn, innerhalb dessen aber in Relation zu den basalen Anteilen etwas höhere eine größere Amplitude erreichen. Das Intensitätsmaximum im Rufaufbau befindet sich durchweg im Übergang zwischen den beiden unterschiedlich strukturierten Lauthälften. Die Anzahl der Einzellautstöße im Nachstoßelement dürfte allgemein um zehn betragen, ihre jeweilige Dauer und die der Phasen geringerer Amplitude dazwischen ist ebenso ziemlich einheitlich.

Diese Rufform der Jungtiere ist sehr wahrscheinlich also bei den drei erwähnten Arten homolog, ebenso auch aufgrund der gemeinsamen Strukturmerkmale mit den Hauptrufen mit Nachstoßelement adulter Tiere bei allen Arten und Hybriden, die diese Rufform ausbilden.

### 6.2.2 Kriterium der verknüpfenden Zwischenformen

Soweit sich Hinweise auf eine Homologie ergeben, die sich mit dem bisher vorhandenen Tonbandmaterial aber noch nicht kontinuierlich in Zwischenformen belegen läßt, sind diese kurz erwähnt. Ansonsten gelten die gleichen Vorbemerkungen wie bei der Besprechung dieses Homologiekriteriums im Zusammenhang der Lautäußerungen der adulten Tiere.

#### 6.2.2.1 Quären und Mauzen (incl. Vogelruf)

Diese beiden Lautformen, die in einem gewissen Abschnitt der Stimmentwicklung bei den Jungtieren einiger Arten nebeneinander vorkommen, stehen, wie schon erwähnt, untereinander wahrscheinlich u. a. in einer intensitätsabhängigen Beziehung. Die anschließenden Ausführungen sind nicht als der Versuch eines Nachweises der Homologie beider gedacht, sie enthalten nur die Gesichtspunkte, die sich zu dieser Fragestellung bisher anhand des vorliegenden Tonbandmaterials ergeben haben.

Wohl bei allen Arten tritt das Mauzen als eigenständige Rufform gegen Ende der Altersklasse I auf. Im weiteren Verlauf der Stimmentwicklung finden sich häufig — mit Aufnahmen besonders bei Tiger und Jaguar während des ersten Lebenshalbjahres belegt — Rufausbildungen, die von ihrer Struktur her wohl als Übergangsformen zwischen Quären und Mauzen anzusehen sind (z. B. Abb. 240). Daneben können innerhalb eines zusammenhängenden Rufes mauz- und quärartige Abschnitte aufeinander folgen, der Strukturumschlag vom ersten zum zweiten ist mit einer Intensitätssteigerung innerhalb des Rufes verbunden (z. B. Abb. 236, 260, 275). Es ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt der Untersuchungen nicht möglich zu entscheiden, welche Faktoren neben einer Intensitätszunahme den strukturellen Übergang vom Mauzen zum Quären bewirken. Da besonders bei jüngeren Tieren auch weniger lautstarke Ausbildungen des Quärens neben Mauzern auftreten, ist eine alleinige Abhängigkeit des Strukturumschlages von der Intensität wenig wahrscheinlich.

#### 6.2.2.2 Verschiedene Ausprägungen des Mauzens (incl. Vogelruf)

Das Mauzen weist im Verlauf der Stimmentwicklung bei den einzelnen Arten erhebliche strukturelle Varianz auf, wie auch bei den adulten Tieren. Besonders Leopard und Löwe fallen mit der oft deutlich zweiteiligen Ausbildung dieser Lautform auf, Mauzer mit Anlaut kommen aber auch bei allen anderen Arten vor. Einheitlich finden sich bei allen Mauzlaute, die aufgrund ihrer Struktur mit einem zur Rufmitte ungefähr klappsymmetrischen Bogenverlauf der Formanten zu homologisieren sind,

in aus mehreren Einzellauten gekoppelten Formen ist dieser Aufbau wiederholt ausgebildet. Zwischen dieser Struktur des Mauzens und den zweiteiligen und reduzierten einteiligen Formen finden sich alle Übergänge; so einteilige Mauzer mit deutlichem kurzem Intensitätsabfall um die Lautmitte, die zu den zweiteiligen Formen überleiten, in denen wiederum der Anlaut weitgehend oder völlig reduziert sein kann (s. Löwe: Abb. 298—313). Die Entstehung der explosiv einsetzenden einteiligen Mauzer beim Löwen ist wohl auf einen völligen Ausfall des leisen Anlautes in dieser Weise zurückzuführen, sie stellen also eine abgeleitete Ausbildung dar.

Die Veränderung der Strukturmerkmale der Mauzer im Verlauf der Ontogenese erlaubt über stufenlose Verknüpfung durch Zwischenformen die Homologisierung dieses Lautes bei Tieren verschiedenen Alters. Mit der fortschreitenden Entwicklung geht der interne Tonhöhenunterschied im Mauzer meist zurück, und er verlagert sich im Hauptgewicht seiner Frequenzzusammensetzung mehr in den basalen Bereich. Unterschiedlich helle Mauzformen bei subadulten und adulten Tieren entstehen dann im wesentlichen — neben einem variablen Anteil höherer Frequenzen — durch Änderung der relativen Intensitätsverteilung innerhalb dieses Bereiches. Die unterschiedlichen Abwandlungsformen des Mauzens aller Arten sind also homolog, bei demselben Individuum homonom.

### 6.3 Zusammenfassung

Die vorhergehenden Ausführungen belegen, daß alle bei verschiedenen Arten und ebenso innerhalb derselben Art mit demselben Terminus versehenen Lautformen homolog sind. Weitere Lautelemente, die bisher unterschiedlich bezeichnet sind, könnten sich nach Auswertung zusätzlichen Materials auch als homolog erweisen. Die Homologie ist einzig anhand der strukturellen Eigenschaften der einzelnen Lautäußerungen abgeleitet, funktionale Gesichtspunkte sind hierzu nicht herangezogen worden. Die Darlegungen haben hinsichtlich einiger Lautelemente noch vorläufigen Charakter und müssen in weiteren Untersuchungen vervollständigt werden.

Aus dem Repertoirevergleich wird deutlich, daß die untersuchten Arten und wahrscheinlich auch weitere Feliden ein teilweise ziemlich einheitlich zusammengesetztes Lautinventar besitzen. In diesem Zusammenhang ist es daher notwendig, bei der Annahme eines Feliden-„Grund-Lautrepertoires“ auch eine homoiologe Ausbildung einzelner Lautformen bzw. ihrer Strukturmerkmale in Betracht zu ziehen. Dann lägen voneinander unabhängig erworbene Merkmale ähnlicher Struktur vor, die auf der Grundlage homologer Lautäußerungen entstanden sind. Es handelt sich hierbei also um das Problem, wie weit sich die Homologieaussage hinsichtlich der Merkmalszusammensetzung in einer Lautform erstreckt. Methodisch erscheint es im Augenblick kaum möglich, innerhalb desselben Lautes zwischen homologen und eventuell homoiologen Strukturkomponenten zu trennen.

Homoiologien sind insofern bei den untersuchten Felidenarten als wenig wahrscheinlich anzusehen, weil in den Fällen, wo sich für verschiedene bei derselben Art nicht strukturell oder funktional korrelierte Lautäußerungen jeweils ein unterschiedlicher Grad der Differenzierung einzelner Merkmale im Vergleich mit den entsprechenden bei anderen Arten feststellen läßt, dieser sich für die verschiedenen Lautformen derselben Art jeweils mit sich entsprechender relativer Stufe der Merkmalsausbildung ergibt (z. B. bei Löwe und Leopard in der Ausbildung des Vorstoßers und der von Nieslaut/Puffing).

Reine Analogien in der Ausprägung ähnlicher Lautstrukturen sind bei den unter-

suchten Feliden wohl auszuschließen, weil es sich bei ihnen um eine entwicklungs-  
geschichtlich einheitliche, gut abgegrenzte Gruppe nahe verwandter Arten handelt.

## 7. **Schlußdiskussion: Anmerkungen zur systematischen Einordnung der untersuchten Arten**

Vor einer Erörterung der Ergebnisse dieser Untersuchung im Hinblick auf die  
verwandtschaftliche Stellung der Arten zueinander ist im Anschluß an WICKLER  
(1965) noch eine kurze Bemerkung zur Vererbung von Lautgebungsmerkmalen ange-  
bracht. Soweit zu diesem Problem bisher überhaupt Untersuchungen vorliegen  
(Zusammenfassung bei MARLER 1963), sind bei Säugetieren die einzelnen Lautformen  
in ihrer arttypischen Ausprägung angeboren; dies bestätigen die Ergebnisse dieser  
Arbeit. Auch einzeln ohne den Kontakt zum Artgenossen aufgewachsene Tiere bil-  
deten immer Laute artspezifischer Struktur aus. Nur bei Jaguar, Leopard und Löwe  
ergeben sich im Zusammenhang ihrer strukturierten Rufreihen Anhaltspunkte, die  
in der Ausbildung des endgültigen, wohl individualtypischen Rufreihenrhythmus  
und der Rufreihenzusammensetzung eventuell nicht voll genetisch fixierte Abläufe  
vermuten lassen.

Die anschließenden Ausführungen sind als Beitrag zur Diskussion um die Systematik  
der Feliden in den hier untersuchten Arten gedacht, sie müssen durch die Berücksichtigung  
auch anderer Merkmalskomplexe als der Lautgebung abgesichert werden. Da alle Arten  
spezifische Lautformen im Zusammenhang der Partnersuche während der Hitzeperiode  
der Weibchen besitzen und einige Arten sympatrisch vorkommen, ist zumindest in diesen  
eine distinktive Ausbildung im Dienste der Reproduktionsisolation zu erwarten  
(MARLER 1957).

### 7.1 Vergleich der Lautrepertoires

Der inventarisierende Vergleich der Lautrepertoires der einzelnen Arten läßt klar  
zusammengehörige Gruppen erkennen, die sich gegeneinander abgrenzen lassen.  
Nur Jaguar, Leopard und Löwe besitzen strukturierte Rufreihen; Lautfolgen aller  
anderen Arten sind unregelmäßig und arhythmisch in ihrem Aufbau, was als ur-  
sprüngliches Merkmal anzusehen ist (TEMBROCK 1960 b). Die drei erstgenannten Ar-  
ten bilden ebenso als einzige den separaten Nachstoßer, den Nachstoßer und den  
Vorstoßer als Rufformen aus, die beiden letztgenannten Lautelemente vornehmlich  
im Zusammenhang der strukturierten Rufreihe, den Vorstoßer im wesentlichen nur  
beim Leoparden.

Der Hauptruf mit Nachstoßelement findet sich bei (Nebelparder), Tiger, Jaguar,  
Leopard und Löwe, Puma und Schneeleopard besitzen diese Lautform nicht. Das  
Prusten ist Nebelparder, Schneeleopard, Tiger und Jaguar gemeinsam, Leopard und  
Löwe äußern die einander wahrscheinlich homologen Laute Nieslaut und Puffing.  
Das Hitzegrollen als spezielle Lautform rolliger Weibchen ist bei (Jaguar), Leopard  
und Löwe zu finden.

Eine von allen anderen Arten der Untersuchung deutlich abweichende Zusam-  
mensetzung seines Lautinventars hat der Puma. Elemente wie das Gurren und der  
Wah-wah-Laut weisen in die Richtung des Lautgebungsverhaltens kleinerer Feliden  
der Gattung *Profelis*.

## 7.2 Vergleich der Lautstrukturen

Hier seien im wesentlichen Unterschiede in der Ausbildung homologer Lautformen besprochen, die es erlauben, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Arten aufzuhellen.

Innerhalb der Gruppe der Arten mit strukturierter Rufreihe unterscheidet sich der Jaguar in seiner Ausbildung dieser Lautform von den beiden anderen im wesentlichen durch die Stellung des Vorstoßers im Anschluß an den Nachstoßer. Auf die Probleme einer systematischen Wertung des Differenzierungsgrades und der Differenzierungsrichtung im Aufbau der strukturierten Rufreihen bei diesen Arten wurde schon eingegangen. Zwischen ihnen ergibt sich vom Jaguar über den Leoparden zum Löwen eine zunehmende strukturelle Signifikanz des „fry“ im Nachstoßer und im Nachstoßelement des Hauptrufes mit Nachstoßelement, das bei (Nebelparder) und Tiger dieses Merkmal nur sehr schwach zeigt.

Von ihrer Struktur her weisen die Hauptrufe des Puma und des Irbis große Ähnlichkeit auf, die beim Nebelparder ist hierzu im Vergleich mit der beim Tiger als intermediär anzusehen, zur stark abgeleiteten des Leoparden könnten beim Jaguar auftretende Hauptrufstrukturen überleiten, der Löwe besitzt diese Rufform nicht. Bei allen Arten kommen Mauzformen vor, die aus mehreren Einzellaute gekoppelt sind. Gleiches gilt für die Hauptrufe von Puma, Nebelparder, Schneeleopard und Tiger, bei Jaguar und Leopard kommen solche Koppelformen dieses Lautes wahrscheinlich nicht vor. Keine der Arten mit Hauptruf mit Nachstoßelement — wohl mit Ausnahme des Nebelparders — artikuliert im adulten Stadium Rufe, in denen zwei oder mehr Elemente dieser Rufform zusammenhängen. Die Fähigkeit zur Kopplung mehrerer Rufe gleichen Aufbaus scheint ein ursprüngliches Merkmal zu sein.

Prusten zeigt in seinen Strukturmerkmalen eine Differenzierungsreihe Nebelparder — Tiger — Jaguar mit fortschreitender Reduktion der basalen und paralleler relativer Zunahme der höherfrequenten Pulse, die ebenso fortschreitend verschmelzen. Die Struktur des Prustens beim Irbis ist nach dem bisherigen Stand der Untersuchung als eine Ausbildung anzusehen, die früh im Verlauf der entwicklungsge- schichtlichen Entstehung dieses Lautes von dieser Linie abgezweigt ist. Bei allen vier Arten kann Prusten direkt an einen Mauzlaut gekoppelt werden, relativ häufig geschieht dies allerdings wohl nur beim Nebelparder. Dieses Merkmal einer direkten Verbindung zweier verschiedener Lautformen — von jedem Lauttyp ist normalerweise nur ein Element in der zusammenhängenden Lautäußerung ausgebildet —, die in dem Koppellaut ihre spezifische Struktur weitgehend beibehalten, ist wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal der Feliden; zu dieser Art der Verbindung kommt es aber bei den einzelnen Arten jeweils nur zwischen bestimmten Lautelementen. Sie tritt auch beim Puma in der Kopplung von Gurren mit Mauzen/Vogelruf auf, ebenso bei allen anderen Feliden, die auch das Gurren ausbilden, mit Mauzen. Der wesentliche strukturelle Unterschied gegenüber dem Prusten im Aufbau aus einzelnen, nicht zusammenhängenden Lautstößen in kurzer, schneller Abfolge ist Leopard mit Nieslaut und Löwe im Puffing gemeinsam. Diese beiden Lautformen können auch nicht direkt an Mauzen gekoppelt werden.

## 7.3 Vergleich des Verlaufs der Ontogenesen

Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten aus dem Verlauf der jeweiligen Stimmentwicklung sind vorläufig noch spärlich, weil das Material un-

terschiedlich umfangreich für die einzelnen Arten und nicht für den gesamten Ablauf der Entwicklung kontinuierlich in allen Lautformen vorhanden ist. Aussagen, die sich auf der Grundlage des bisher vorhandenen Materials gewinnen lassen, stimmen mit den Ergebnissen der vorhergehenden Vergleiche überein.

Der Verlauf der Ontogenese des Prustens beim Tiger spiegelt in ihren strukturellen Veränderungen die Entwicklungslinie wider, die sich in der Ausprägung dieses Lautes bei adulten Tieren von Nebelparder über Tiger zum Jaguar ergibt. Die Hauptrufe junger Tiger in der Altersklasse III/IV entsprechen in ihrem Aufbau weitgehend denen adulter Pumas und Schnee Leoparden, deuten also hierin auf eine relativ ursprüngliche Merkmalsausprägung in der Lautgebung des Tigers.

Deutlich zweiteilige Ausprägungen des Mauzens finden sich besonders bei den Jungtieren von Leopard und Löwe. Die drei Arten mit strukturierter Rufreihe bilden (separate) Nachstoßer wohl nicht vor dem zweiten Lebensjahr aus, alle anderen Lautformen außer dem Vorstoßer und spezifischen Lautäußerungen im Zusammenhang der Kopula sind schon vorher entwickelt. Die strukturierte Rufreihe tritt in voller, artspezifischer Ausprägung wahrscheinlich erst im dritten Lebensjahr ungefähr mit der Geschlechtsreife auf.

Eine allgemeine Abfolge der ontogenetischen Entstehung der einzelnen Rufformen — soweit sie bei den einzelnen Arten vorkommen — stellt sich so dar: Quären — Mauzen incl. Vogelruf — Hauptruf — Hauptruf mit Nachstoßelement (bis Ende des ersten Lebensjahres); (separater) Nachstoßer, Vorstoßer — strukturierte Rufreihe.

Eine Aussage zum Zeitpunkt des ersten Auftretens des Hauptrufes beim Puma und des Hauptrufes mit Nachstoßelement beim Nebelparder ist bisher aufgrund zu geringen Materials in den betreffenden Altersklassen nicht exakt möglich. Abweichungen vom vorher geschilderten Entwicklungsgang sind bei diesen beiden Lautelementen in den beiden Arten nicht auszuschließen.

#### 7.4 Zusammenfassung der vergleichend systematischen Betrachtung

Eine eindeutig charakterisierte und von allen anderen Arten abgetrennte Gruppe bilden Jaguar, Leopard und Löwe mit den nur ihnen eigenen Lautformen strukturierte Rufreihe, Nachstoßer, separater Nachstoßer und Vorstoßer. Hierin stehen sich Leopard und Löwe aufgrund der gegenseitigen Anordnung von Vor- und Nachstoßer, des Grades der Differenzierung des „fry“ in ihren Vor- und Nachstoßern sowie dem Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement und der großen Ähnlichkeit (Homologie ?) von Nieslaut und Puffing näher als jeder von beiden dem Jaguar (vgl. LEYHAUSEN 1950). Dieser zeigt innerhalb dieser Gruppe in der Struktur seines Rufreihenaufbaus, ihres Rhythmus sowie der Ausbildung des Hauptrufes Ähnlichkeit mit dem Leopard. Mit der Ausprägung des Prustens weist er aber schon in die Richtung einer weiteren Gruppe von Arten, die Tiger, Nebelparder und Irbis umfaßt und durch den gemeinsamen Besitz dieses Lautelements gekennzeichnet ist. Dabei schließen sich Tiger und (Nebelparder) durch die Ausbildung des Hauptrufes mit Nachstoßelement näher an die erste Gruppe an als der Schnee leopard, der diese Rufform nicht besitzt. Er steht vielmehr in dem Aufbau seines Hauptrufes dem Puma näher, der aber ansonsten deutlich in seiner Merkmalszusammensetzung der Lautgebung von allen anderen untersuchten Arten zu trennen ist und darin deutliche Beziehungen zur Gattung *Profelis* aufweist.



Der Vergleich der Struktureigenschaften einzelner Lautelemente zeigt z. B. in der Veränderung des Prustens vom Nebelparder über den Tiger zum Jaguar, daß diese Einteilung aufgrund der Lautrepertoires sich durch ihre strukturellen Merkmale untermauern läßt bzw. in diesem Fall eine noch genauere Differenzierung ermöglicht. Die Annahme einer entwicklungsgeschichtlich frühen Sonderausbildung des Prustens beim Schneeleopard wird durch die Ähnlichkeit seines Hauptrufes mit der wohl ursprünglichen Form dieses Rufes beim Puma unterstützt. Vergleiche der strukturellen Signifikanz des „fry“ im Nachstoßelement des Hauptrufes mit Nachstoßelement, des Nachstoßers sowie des Vorstoßers oder der Bildung von Koppelformen aus Hauptrufen bzw. Hauptrufen mit Nachstoßelement (unter Einschluß der Ontogenese) oder solchen aus Mauzen und Prusten führen zu miteinander konsistenten und sich auch gegenseitig ergänzenden Ergebnissen hinsichtlich der verwandtschaftlichen Stellung der untersuchten Arten zueinander. Hieraus ergeben sich die folgenden Schlüsse.

Der Tiger ist außerhalb der Gattung *Panthera* zu stellen, ähnliche Auffassungen vertreten auch LEYHAUSEN (1950, 1973) und HEMMER (1966). Damit würde das Genus *Panthera* Oken, 1816 folgende Arten umfassen: *P. onca* (Linnaeus, 1758) — Jaguar, *P. pardus* (Linnaeus, 1758) — Leopard und *P. leo* (Linnaeus, 1758) — Löwe. Die endgültige systematische Einordnung des Tigers bleibt noch zu klären.

Eindeutig ist die Stellung des Pumas: diese Art weist eine von allen anderen dieser Untersuchung so signifikant unterschiedliche Merkmalsausbildung auf, daß nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu ihnen nicht wahrscheinlich sind, vielmehr ergeben sich hier starke Ähnlichkeiten mit kleineren Feliden wie den Goldkatzen (*Profelis* Severtzow, 1858). Zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen des Pumas mit dieser Gattung werden weitere Untersuchungen folgen.

Die systematische Einteilung der anderen Arten in dieser Untersuchung sollte vorerst in der augenblicklichen Form beibehalten werden. Hier zeigt sich jedoch im Gegensatz zu den bisherigen Auffassungen, daß der Schneeleopard sich eher an den Puma (und Nebelparder) anschließt, während der Nebelparder dem Tiger nächststeht. Eine Zusammenfassung der beiden letztgenannten Arten in einer Gattung *Neofelis*, wie sie LEYHAUSEN (1973) vorschlägt, erscheint durch die Ergebnisse dieser Arbeit noch nicht ausreichend gesichert.

Alle Arten dieser Untersuchung werden als zur Unterfamilie der Felinae gehörig angesehen. Eine Darstellung des phylogenetischen Abteilungsschemas dieser Arten erfolgt hier nicht, weil diese erst auch unter Berücksichtigung weiterer Merkmalskomplexe in dreidimensionaler Form sinnvoll erscheint.

Der Vorbehalt, daß die Phylogenese eines Einzelmerkmals innerhalb einer Gruppe verwandter Arten nicht notwendigerweise auch die Gruppenphylogenese widerspiegelt, wird im Rahmen dieser Untersuchung nicht als Relativierung der vorhergehenden Aussagen zur Systematik dieser Arten angesehen, weil es bei allen Arten jeweils mehrere strukturell voneinander unabhängige und funktional nicht korrelierte Lautelemente und/oder deren Strukturmerkmale sind, die die systematische Einordnung untermauern. Die anhand verschiedener Lautformen und ihrer jeweiligen strukturellen Beziehungen gewonnenen Aussagen stimmen miteinander überein.

In Anlehnung an SCHUBERT und SCHUBERT (1969) sei aber betont, daß die bei den rezenten Arten beschriebenen Lautformen — in einer Anordnung unterschiedlichen Differenzierungsgrades — nicht ohne weiteres auch als stammesgeschichtliche Zwischenstufen in der Phylogenese des betreffenden Lautelements anzusehen sind.

## 8. Systemeigenschaften der akustischen Kommunikation

Die Untersuchung der Lautgebung einiger Feliden erlaubt anhand der beschriebenen Strukturen und Systemeigenschaften die Überprüfung einiger bioakustischer Modellvorstellungen, wie sie vor allen Dingen TEMBROCK (1960 b, 1967, 1971) für Säuger entwickelte, einmal zur allgemeinen, strukturabhängigen Einteilung von Lautformen, zum anderen zur Beziehung von Laufunktion und -struktur.

### 8.1 Zur Klassifikation von Lautformen

Im Zusammenhang mit den von TEMBROCK (1960 b, 1971) vorgeschlagenen Einteilungskriterien tierischer Lautformen ergeben sich anhand der in dieser Untersuchung erfaßten Lautäußerungen von Feliden mehrere kritische Ansätze. Auch RESCHKE (1960) weist schon darauf hin, daß eine Einteilung in Kurz- und Langlaute (unter bzw. über 0,5 sec Dauer) durchweg wenig sinnvoll ist. Ein deutliches Beispiel sind hier die Mauzlaute und Hauptrufe verschiedener Arten, die, auch wenn sie als Einzellaute manchmal kürzer als 0,5 sec sind, in stark gedehnten oder gekoppelten Formen eine Dauer von mehreren Sekunden erreichen können. Die verschiedenen Ausbildungen des Mauzens und des Vogelrufes zeigen, daß die Silbigkeit kein eindeutiges Beschreibungskriterium für eine bestimmte Lautform darstellt; beide können in ihren verschiedenen Abwandlungen oder mit Anlaut zwischen ein-, zwei- oder mehrsilbiger Ausprägung variieren. In einer Ausbildung mit komplettem, symmetrischem Bogenverlauf sind Mauzen und Vogelruf wohl als zweisilbig anzusehen, ansteigender und abfallender Schenkel bilden je eine Silbe.

Eine wichtige Struktureigenschaft, die TEMBROCK (1960 b, 1971) nicht in allen möglichen Ausprägungen erwähnt, stellt der interne Tonhöhenwechsel einer Lautäußerung dar; dieser kann auf unterschiedliche Weise entstehen und ist nicht notwendigerweise mit einer Änderung der Frequenzzusammensetzung im Lautverlauf verbunden. Die Kategorie der Mischlaute sollte getrennt werden nach Formen, in denen sich zwei (oder mehr?) Elemente strukturell überlagern, und nach solchen, in denen innerhalb derselben Lautäußerung alternierend zwei (oder mehr?) Lautformen ausgebildet sind (dies letzte mit variablem Anteil der einzelnen Elemente an der gesamten Lautäußerung und eventuell mehrfachem Wechsel von der Artikulation des einen zu der des anderen innerhalb des zusammenhängenden Lautes). Hierin treten dann auch kurze Phasen gegenseitiger Überlagerung der einzelnen Elemente auf, wie es in den Lauten mit alternierenden quärr- und mauzartigen Abschnitten der Jungtiere mehrerer Arten in Lautspektrogrammen belegt ist. Eine weitere Gruppe stellen Koppellaute dar — neben den gekoppelten Lautäußerungen, in denen mehrere Rufe desselben Typs zusammenhängen —, in denen bestimmte unterschiedlich strukturierte Lautelemente wie z. B. beim Nebelparder Mauzen und Prusten oder beim Puma Vogelruf/Mauzen und Gurren zusammenhängend artikuliert werden können. Außer sehr kleinen Bereichen der Überlagerung behalten hierin jedoch beide Lautformen ihren eigenständigen Charakter. Wahrscheinlich variiert der relative Anteil beider Komponenten bei voller Ausbildung des Koppellautes nur geringfügig. Bei den einzelnen Arten sind es immer nur bestimmte Laute, die dieses Phänomen zeigen, nicht alle Arten besitzen die Fähigkeit zur Bildung solcher Koppelformen.

Bei den Lautfolgen zeigen die strukturierten Rufreihen des Jaguars, daß Übergänge von einem heterotypen zu einem homotypen Aufbau möglich sind, ebenso

umgekehrt. Interne Intensitätswechsel einer Lautform, wie TEMBROCK (1971) sie als charakteristisches Merkmal angibt, sind in den wenigsten Fällen so regelmäßig ausgebildet, daß sie sich zur eindeutigen Beschreibung eines Lauttyps eignen.

## 8.2 Beziehung von Lautfunktion und -struktur

Die von TEMBROCK (1967, 1971) entwickelten allgemeinen Vorstellungen der Strukturmerkmale affiner (distanzvermindernder) und diffuser (distanzvergrößernder) Lautäußerungen müssen nach den Ergebnissen dieser Untersuchung eingeschränkt werden. Einmal unterliegt diese Trennung den schon erwähnten Schwierigkeiten einer funktionalen Definition der einzelnen Lautformen; daneben muß man z. B. in den strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe Lautäußerungen sehen, die sowohl affine als auch diffuse Funktion haben können, je nach der Motivation des lautgebenden und des hörenden Tieres. TEMBROCK (1967, 1971) gibt nun folgende Struktureigenschaften affiner Lautelemente im Nah- und Distanzfeld an: Tendenz zur Stimmhaftigkeit, Einsetzen nicht mit voller Amplitude, Tendenz zur (rhythmischen) Wiederholung. Diffuse Laute im Nahbereich sind kurz, setzen mit voller Amplitude ein, haben relativ hohe Intensität, ein breites Frequenzspektrum geräuschhafter Zusammensetzung und sind nicht rhythmisch wiederholt. Einige im Rahmen dieser Untersuchung beschriebenen Lautformen fallen mit ihren Strukturmerkmalen völlig aus diesem Schema heraus. Das auffälligste Beispiel hierzu ist der Nieslaut des Leoparden, einer funktionalen Definition der einzelnen Lautformen; daneben muß man z. B. in den strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe Lautäußerungen sehen, die sowohl affine als auch diffuse Funktion haben können, je nach der Motivation des lautgebenden und des hörenden Tieres. TEMBROCK (1967, 1971) gibt nun folgende Struktureigenschaften affiner Lautelemente im Nah- und Distanzfeld an: Tendenz zur Stimmhaftigkeit, Einsetzen nicht mit voller Amplitude, Tendenz zur (rhythmischen) Wiederholung. Diffuse Laute im Nahbereich sind kurz, setzen mit voller Amplitude ein, haben relativ hohe Intensität, ein breites Frequenzspektrum geräuschhafter Zusammensetzung und sind nicht rhythmisch wiederholt. Einige im Rahmen dieser Untersuchung beschriebenen Lautformen fallen mit ihren Strukturmerkmalen völlig aus diesem Schema heraus. Das auffälligste Beispiel hierzu ist der Nieslaut des Leoparden, auf den nahezu alle für einen diffusen Laut beschriebenen Eigenschaften zutreffen — im Nahbereich ist er auch als von relativ hoher Intensität einzustufen. Der Nieslaut hat aber nach allen bisherigen Beobachtungen die Funktion eines Lock- und Beschwichtigungslautes, also rein affinen Charakter. Beim Leoparden weisen Hauptruf und Hauptruf mit Nachstoßelement als intensive Rufformen mit affiner Bedeutung im Distanzfeld eine deutliche Tendenz zu einem stark geräuschhaften Aufbau auf. Nachstoßer (und Vorstoßer) als wesentliche Bauelemente der strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe zeigen fortschreitend abnehmende Stimmhaftigkeit, obwohl sie zumindest bei rolligen Weibchen in deren Rufserien sicherlich affinen Charakter haben. Ebenso setzen beide Lautformen gleich mit voller Amplitude ein, was wiederum nicht den Strukturkriterien für ein affines Lautelement entspricht.

Die vorangehenden Ausführungen machen deutlich, daß es wohl nicht möglich ist, derartige allgemeingültige, eindeutige Beziehungen zwischen Lautstruktur und -funktion herzustellen. Neben Lautformen, die weitgehend den von TEMBROCK (1967, 1971) beschriebenen Charakteristika entsprechen, finden sich bei den untersuchten Feliden auch solche, die nach ihrer Struktur anhand der von TEMBROCK

(l. c.) gegebenen Merkmalskombination genau dem ihrer wirklichen Funktion entgegengesetzten Funktionsbereich zuzuordnen wären.

Im Zusammenhang einiger Lautäußerungen bei Vögeln gelang ein Nachweis einer allgemeinen Beziehung zwischen ihrer Funktion und Struktur (MARLER 1959).

## 9. Merkmalsverteilung in der Lautgebung der untersuchten Arten

1. M: alle Arten
2. Cop: alle Arten
3. Q: alle Arten
4. gekoppelte M: alle Arten
5. H: alle Arten außer Löwe
6. Hm: Nebelparder, Tiger, Jaguar, Leopard, Löwe
7. Pr: Irbis, Nebelparder, Tiger, Jaguar
8. G: Puma
9. Ni: Leopard
10. Pu: Löwe
11. sN: Jaguar, Leopard, Löwe
12. N: Jaguar, Leopard, Löwe
13. V: Jaguar, Leopard, Löwe
14. sR: Jaguar, Leopard, Löwe
15. Sch: Puma, (Irbis, Nebelparder)
16. O: Puma
17. Hi: Jaguar, Leopard, Löwe
18. Z: Puma
19. Vr: Puma
20. W: Puma
21. V vor N: Leopard, Löwe
22. V nach N: Jaguar
23. gekoppelte H: Puma, Irbis, Nebelparder, Tiger
24. Kopplung von M (M/Vr) mit Pr (G): Puma, Irbis, Nebelparder, Tiger, Jaguar
25. Kopplung von Hm im adulten Stadium: Nebelparder
26. deutliche Intensitätsverlagerung zwischen Formanten im H vom Lautbeginn zum -ende: Puma, Irbis
27. Pr bei adulten potentiell ohne basale Pulse: Tiger, Jaguar
28. splitting der basalen Pulse im Prusten: Irbis
29. Ni bzw. Pu als einzelne Pulse: Leopard, Löwe
30. Ni bzw. Pu nicht an M gekoppelt: Leopard, Löwe
31. M bei juvenilen Tieren oft deutlich zweiteilig: Leopard, Löwe
32. M juveniler Tiere in einteiliger Ausbildung mit „explosivem“ Lautbeginn: Löwe
33. Anzahl der Pulse im fry des N um 10: Jaguar, Leopard, Löwe
34. Anzahl der Pulse im fry des Nel um 10: (Nebelparder, Tiger), Jaguar, Leopard, Löwe

35. Intensitätsabfall in Frequenzzusammensetzung des N zwischen 1 und 2 kHz:  
 Jaguar, Leopard, Löwe  
 36. fry im N mit Pulsdauer um 0,015 sec: Jaguar, Leopard, Löwe  
 37. sR mit obligatorisch integrierten Hm: Löwe  
 38. sR häufig ohne integrierten Hm: Jaguar, Leopard

(Die Erläuterung der Abkürzungen für die einzelnen Lautformen findet sich auf S. 178—179.)

Merkmalsunterschiede — Differences in characteristics

|    | Pu | I | Ne | Ti | Ja | Le | Lö |
|----|----|---|----|----|----|----|----|
| Pu | X  | 6 | 8  | 9  | 15 | 16 | 16 |
| I  | 9  | X | 3  | 4  | 11 | 12 | 12 |
| Ne | 8  | 9 | X  | 3  | 9  | 11 | 12 |
| Ti | 7  | 8 | 9  | X  | 6  | 9  | 10 |
| Ja | 6  | 6 | 10 | 13 | X  | 6  | 8  |
| Le | 5  | 5 | 7  | 9  | 18 | X  | 5  |
| Lö | 4  | 4 | 6  | 7  | 15 | 19 | X  |

Merkmalsübereinstimmungen — Concordances of characteristics

Anzahl der Merkmale der Lautgebung, in denen sich je zwei Arten unterscheiden bzw. in denen sie miteinander übereinstimmen.

(Abkürzungen/abbreviations: Pu — Puma/puma; I — Irbis/snow leopard; Ne — Nebelparder/clouded leopard; Ti — Tiger/tiger; Ja — Jaguar/jaguar; Le — Leopard/leopard; Lö — Löwe/lion)

Die rein arithmetische Addition von Merkmalsunterschieden bzw. -übereinstimmungen zwischen zwei Arten ist sicherlich nicht in jedem Fall ein direktes Maß für ihre verwandtschaftliche Nähe im Vergleich zu diesem Wert gegenüber anderen Arten, weil es einmal nicht bei allen Lautelementen gleiche Anzahlen von Strukturmerkmalen gibt, die eine mehrfache Differenzierung zwischen den Arten hinsichtlich dieser Merkmale erlauben, zum anderen sind nicht alle Merkmalsunterschiede bzw. -übereinstimmungen als gleichwertig in ihrer Aussagekraft zur verwandtschaftlichen Stellung der Arten zueinander einzustufen. Dies gilt entsprechend auch für andere Merkmalskomplexe als die Lautgebung. Die obige Zusammenstellung hat also nur den Charakter einer Übersicht.

## 10. Zusammenfassung

1. Die Aufnahme des jeweiligen Lautrepertoires der Felidenarten Puma (*Puma concolor*), Nebelparder (*Neofelis nebulosa*), Schneeleopard (*Uncia uncia*), Tiger (*Panthera tigris*), Jaguar (*Panthera onca*), Leopard (*Panthera pardus*) und Löwe (*Panthera leo*) unter Ausschluß der spezifischen Lautäußerungen im Zusammenhang

agonistischer Verhaltensweisen ergibt nach lautspektrographischer Analyse eine teilweise übereinstimmende Zusammensetzung der Lautinventare, läßt aber auch deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten im Vorkommen bestimmter Lautelemente erkennen; gleiches gilt für die Struktur der einzelnen Lautformen. Es lassen sich jeweils Gruppen von Arten zusammenfassen, die gegenüber anderen gemeinsame Merkmale in der Lautgebung besitzen; innerhalb jeder Gruppe ist zumindest eine Art vorhanden, die in ihrer Merkmalszusammensetzung und -ausprägung zu Arten überleitet, die in einer anderen Gruppe zusammengefaßt sind. Eine Beziehung zwischen dem Hyoidbau und den Stimmäußerungen bei den Feliden, wie POCOCK (1916) sie vermutet, ließ sich im Rahmen dieser Untersuchung nicht bestätigen; auch ist die Körpergröße einer Art nicht allein bestimmend für die Tonhöhe ihrer Lautäußerungen.

2. Alle Lautelemente sind nach ihren Strukturmerkmalen definiert, ihre charakteristischen physikalischen Parameter sind besprochen.

3. Die mit dem gleichen Terminus innerhalb einer Art und bei verschiedenen Arten versehenen Lautäußerungen lassen sich anhand ihrer Struktur jeweils als homolog erweisen. Einige weitere Lautelemente, die vorerst noch mit verschiedenen Begriffen geführt werden, sind eventuell auch homolog. Hier ist Aufschluß erst nach der Analyse zusätzlichen Tonbandmaterials zu erwarten.

4. Allen Arten ist das Mauzen als Rufform gemeinsam, es ist als eine ursprüngliche Ausbildung der Feliden anzusehen; wahrscheinlich stellt es die Grundform aller rufartigen Lautäußerungen dieser Familie dar.

5. Mauzen und seine als Hauptruf bezeichnete intensive Ausprägung sind homolog, sie bilden ein Lautkontinuum, „graded system“. Weitere solcher Systeme als Erweiterung des von Mauzen/Hauptruf erscheinen möglich — auch unter Einfließen neuer Strukturkomponenten.

6. Die Hybriden Tigon (Elternarten: ♂ Tiger × ♀ Löwe), Leguar (Elternarten: ♂ Leopard × ♀ Jaguar) und Leopon (Elternarten: ♂ Leopard × ♀ Löwe) besitzen im Vergleich mit den jeweiligen Elternarten ein eventuell in der Anzahl seiner Elemente reduziertes Lautrepertoire; eine gesicherte Aussage hierzu ist auf der Grundlage des vorhandenen Tonbandmaterials nicht möglich. Ihre Lautformen sind in ihrer Merkmalsausprägung im Vergleich mit der der jeweiligen Elternarten teilweise als intermediär einzustufen, zeigen aber auch in einigen Merkmalen bei demselben Tier stärkere Anlehnung an nur eine der beiden; dies kann auch in der Ausbildung desselben Lautelements in dem einen Merkmal die eine, in einem anderen die andere Elternart sein. Vereinzelt kann es zur Ausprägung von Merkmalen kommen, die bei keiner der beiden Elternarten, wohl aber bei diesen verwandten Arten auftreten. Die Lautelemente der Hybriden sind denen ihrer jeweiligen Elternarten und der weiteren Arten im Zusammenhang dieser Untersuchung, sofern sie die entsprechenden Lautäußerungen besitzen, homolog.

7. Alle im Verlauf der Ontogenese bei derselben und bei verschiedenen Arten mit dem gleichen Terminus belegten Lautformen sind als jeweils homolog erwiesen, auch mit den entsprechenden der adulten Tiere.

8. Die Ontogenese der Lautgebung läßt allen Arten gemeinsame Merkmale erkennen. Während der ersten Lebenstage ist einheitlich nur eine Rufform, das geräuschhafte, vorwiegend intensive Quärren, ausgebildet. Ungefähr ab der 2. bis 3. Lebenswoche tritt daneben auch das leise, klangartige Mauzen (incl. Vogelruf

beim Puma) auf, das bei allen Arten im weiteren Verlauf der Entwicklung, auch bei den adulten Tieren, die vorherrschende Rufform geringer Intensität bleibt. Das Quärren tritt im zweiten Lebenshalbjahr nicht mehr auf — bei einigen Arten schon eher — und wird durch intensive Rufformen anderer Struktur ersetzt.

9. Die Gruppe der Laute Gurren (Puma), Prusten (Nebelparder, Schneeleopard, Tiger, Jaguar), Nieslaut (Leopard) und Puffing (Löwe) ist schon frühzeitig entwickelt, wahrscheinlich vor dem Ende des ersten Lebensmonats, und verändert sich im weiteren Verlauf der Ontogenese bei einigen Arten strukturell nicht mehr wesentlich.

10. Alle rufartigen Lautäußerungen — andere Lautformen wahrscheinlich auch, aber in einem geringeren Ausmaß — machen im Verlauf der Stimmentwicklung bei derselben Art einen gleichartigen, allmählichen Abfall in der Tonhöhe durch — nach einem bei den einzelnen Arten unterschiedlich langen Anstieg in den ersten Lebenswochen. Die Tonhöhenbewegung ist bei den einzelnen Arten absolut und relativ verschieden. Meist reduziert sich auch der interne Tonhöhenwechsel der Rufformen.

11. Mit dem Ende des ersten Lebensjahres erscheint bis auf spezielle Lautformen im Zusammenhang des Östrus der Weibchen und des Paarungsablaufs die Entwicklung des jeweiligen Lautrepertoires bei den einzelnen Arten in der Anzahl seiner Elemente abgeschlossen. Noch nicht geklärt ist in diesem Zusammenhang der Entwicklungsablauf für je eine Rufform bei Puma und Nebelparder. Eine deutliche Ausnahme hierin stellen Jaguar, Leopard und Löwe dar, die als adulte Tiere eine artspezifische, strukturierte Rufreihe ausbilden. Diese Lautäußerung sowie Nachstoßer und Vorstoßer (besonders beim Leopard) als ihre wesentlichen Bauelemente entwickeln sich erst im zweiten und dritten Lebensjahr, die strukturierte Rufreihe in vollrhythmischer Form erst nach dem Auftreten der sie zusammensetzenden Einzelmufformen. Der separate Nachstoßer ist schon in der ersten Hälfte des zweiten Lebensjahres ausgebildet und dürfte einen Ausgangspunkt zur Entwicklung des Nachstoßers und der strukturierten Rufreihe darstellen.

12. Mit großer Wahrscheinlichkeit sind alle Lautformen in ihrer artspezifischen Ausbildung angeboren, d. h. neben dem Aufbau des Stimmapparates und der Resonanzräume sind die der Lauterzeugung und -ausformung zugrundeliegenden neuromotorischen Abläufe genetisch verankert. Lernprozesse erscheinen im Zusammenhang der endgültigen individualspezifischen Ausprägung von Rhythmus und/oder Zusammensetzung der strukturierten Rufreihen von Jaguar, Leopard und Löwe möglich. Individualkennzeichnende Frequenzzusammensetzung einer Lautform — hierin treten aber wahrscheinlich nur geringfügige interindividuelle Unterschiede auf — und besonders individualtypische relative Intensitätsverteilung in ihrem Frequenzspektrum sind bei allen Arten der Untersuchung anzunehmen, mit dem benutzten Auswertungsverfahren aber nicht gesichert zu bestimmen.

13. Einzelne Laute wie das Prusten lassen im Artenvergleich eine Differenzierungsreihe erkennen. Derartige strukturelle Beziehungen bei weiteren, jeweils strukturell und funktional nicht korrelierten Lautelementen erlauben gemeinsam mit der unterschiedlichen Zusammensetzung der Lautrepertoires eine Gruppierung von jeweils mehreren Arten unter dem Gesichtspunkt der gemeinsamen Merkmale in der Lautgebung, auch unter Einfluß der Ontogenese. Zwischen den einzelnen Gruppen vermitteln jeweils Arten mit teilweise übergreifender Merkmalszusammensetzung — diese lassen sich aufgrund ihrer Merkmalsausprägung aber immer eindeutig

einer der beiden zuordnen —; innerhalb der Gruppen lassen sich die Arten weiter nach der Größe der Übereinstimmung innerhalb dieses Merkmalskomplexes einstufen. Auf diese Weise unter verschiedenen Gesichtspunkten der Lautgebung abgeleitete Aussagen zur verwandtschaftlichen Beziehung der Arten sind miteinander konsistent.

14. Das Genus *Panthera* Oken, 1816 sollte nur noch die Arten Jaguar (*Panthera onca*), Leopard (*Panthera pardus*) und Löwe (*Panthera leo*) umfassen. Innerhalb dieser Gattung stehen Löwe und Leopard einander verwandtschaftlich näher als jeder der beiden dem Jaguar. Der Tiger weist eine von diesen drei Arten so deutlich abweichende Merkmalszusammensetzung auf, daß er mit ihnen nicht in dieselbe Gattung gestellt werden sollte; seine endgültige systematische Einordnung ist noch nicht genügend geklärt.

Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) und Schneeleopard (*Uncia uncia*) bleiben jeweils einzige Art ihrer Gattung. Der Nebelparder zeigt in seiner Lautgebung deutlich Anlehnung an den Tiger, während der Irbis sowohl mit diesen beiden Arten als auch mit dem Puma Ähnlichkeiten erkennen läßt. Außer vom Schneeleopard besitzt der Puma (*Puma concolor*) aber eine so erheblich von allen anderen Arten der Untersuchung abweichende Lautgebung, daß seine Sonderstellung deutlich ist. Er schließt sich in diesen Merkmalen vielmehr an kleinere Feliden wie die Goldkatzen (*Profelis*) an.

Eine endgültige systematische Einordnung aller Arten bedarf neben den angeführten Gesichtspunkten zur Absicherung der Ergebnisse weiterer vergleichender Untersuchungen morphologischer, verhaltensphysiologischer, kariotypischer und anderer Merkmale. Erst nach einer Wertung der so gewonnenen Aussagen erscheint es sinnvoll, den Versuch einer Darstellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Felidenarten zu unternehmen.

15. Anhand der bei den untersuchten Feliden gefundenen Lautäußerungen lassen sich keine allgemeingültigen, eindeutigen Beziehungen zwischen Struktur und Funktion eines Lautes belegen.

## 11. Short Version

### 11.1 Abbreviations of vocalizations and their names in German and English

- Cop — spezifische Lautformen im Zusammenhang mit der Kopula  
specific vocalizations during mating
- G — Gurren  
gurgling
- H — Hauptruf  
main call
- Hi — Hitzegrollen der ♀♀  
gargling of ♀♀ in oestrus
- Hm — Hauptruf mit Nachstoßelement  
main call with grunt-element



|     |  |
|-----|--|
| M   | — Mauzen<br>mew <sup>6</sup>   |
| N   | — Nachstoßer<br>grunt  |
| Nel | — Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement<br>grunt-element of main call with grunt-element |
| Ni  | — Nieslaut<br>sneezing sound   |
| O   | — Orgasmusschrei der ♀♀<br>orgasmic cry of ♀♀  |
| Pr  | — Prusten<br>prusten   |
| Pu  | — Puffing<br>puffing (SCHALLER 1972)   |
| Q   | — Quären<br>bleating (SCHALLER 1972)   |
| Sch | — Schnurren<br>purring   |
| sN  | — separater Nachstoßer<br>separate grunt   |
| sR  | — strukturierte Rufreihe<br>structured call sequence   |
| V   | — Vorstoßer<br>vocalized gasp  |
| Vr  | — Vogelruf<br>whistle  |
| W   | — Wah-wah-Laut<br>wah-wah sound  |
| Z   | — zusammengesetzter Rolligkeitslaut der ♀♀<br>composite vocalization of ♀♀ during oestrus          |

The English terms are not a direct translation of the German in every case but were chosen according to their suitability or, as in the case of “whistle”, were already current in the literature and have been retained.

## 11.2 Distribution of characteristics in vocalization of the felids in this investigation

1. M: all species
2. Cop: all species
3. Q: all species
4. coupled M: all species
5. H: all species except lion
6. Hm: clouded leopard, tiger, jaguar, leopard, lion

---

<sup>6</sup>) “Mew” has been chosen for the various general vocalizations of the felids to avoid confusion with the miaow of the domestic cat, which is a special form within the wide range of feline mews.

7. Pr: snow leopard, clouded leopard, tiger, jaguar
8. G: puma
9. Ni: leopard
10. Pu: lion
11. sN: jaguar, leopard, lion
12. N: jaguar, leopard, lion
13. V: jaguar, leopard, lion
14. sR: jaguar, leopard, lion
15. Sch: puma, (snow leopard, clouded leopard)
16. O: puma
17. Hi: jaguar, leopard, lion
18. Z: puma
19. Vr: puma
20. W: puma
21. V before N: leopard, lion
22. V following N: jaguar
23. coupled H: puma, snow leopard, clouded leopard, tiger
24. coupling of Pr or G with M or M/Vr: puma, snow leopard, clouded leopard, tiger, jaguar
25. coupled Hm in adult animals: clouded leopard
26. transfer of main intensity during H between partials: puma, snow leopard
27. Pr sometimes without basal, laryngeal pulses in adult animals: tiger, jaguar
28. splitting of basal, laryngeal pulses in Pr: snow leopard
29. Ni or Pu as very short single pulses: leopard, lion
30. no coupling of M with Ni or Pu: leopard, lion
31. M often bipartite in juveniles: leopard, lion
32. M of juveniles with "explosive" beginning in undivided forms: lion
33. N with about ten pulses in fry: jaguar, leopard, lion
34. Nel with about ten pulses in fry: (clouded leopard, tiger), jaguar, leopard, lion
35. N with decrease of intensity between 1 and 2 kHz: jaguar, leopard, lion
36. pulses of fry in N with duration of about 0,015 sec each: jaguar, leopard, lion
37. Hm obligatory component of sR: lion
38. sR often without integrated Hm: jaguar, leopard

### 11.3 Comparative investigation of vocalization in several felids

#### 11.3.1 Introduction

Within the behavioural inventory of an animal species or a group of related species their vocalizations constitute some of the best defined elements because these can be characterized purely structurally in terms of their physical parameters obtained from sound spectrograph analysis. Intra- and interspecific comparison of the vocalizations can therefore be based solely on structural characteristics without regard to their function or communicative message, which, especially in mammals, may often obscure structural relationship.

In contrast to the number of comparative investigations of vocalization in special groups of birds, anurans or insects, there are not many using this approach on mammals. Those that do are mainly restricted to primates; a few deal with ungulates and carnivores.

The intention of this investigation is to establish the vocal repertoires of several felids and give a structural comparison of their vocalizations. To complete and enhance this

survey the ontogenesis of vocal behaviour in all these species is also considered from a structural viewpoint. This is done by the application of the concept of homology as established for morphological structures (REMANE 1952). The limitations put forward by ATZ (1970) concerning the validity of this concept in the study of behaviour do not apply to comparative investigations on vocalization based purely on physical structural parameters.

The results of this survey provide additional arguments in resolving controversial problems besetting discussion of the systematics of the Felidae.

### 11.3.2 Material and methods

The object of this investigation is the vocalization of the following species of cats:

|                 |                              |
|-----------------|------------------------------|
| puma            | ( <i>Puma concolor</i> )     |
| clouded leopard | ( <i>Neofelis nebulosa</i> ) |
| snow leopard    | ( <i>Uncia uncia</i> )       |
| tiger           | ( <i>Panthera tigris</i> )   |
| lion            | ( <i>Panthera leo</i> )      |
| jaguar          | ( <i>Panthera onca</i> )     |
| leopard         | ( <i>Panthera pardus</i> )   |

Specific vocalizations occurring in agonistic situations, such as hissing, spitting etc., and those uttered by hurt and startled animals have not been dealt with in this survey.

The nomenclature follows the revised system of POCOCK (1917) as used by HEMMER (1966, 1968) and LEYHAUSEN (1973). In addition the vocalization of the following hybrids is taken into account:

|        |                        |
|--------|------------------------|
| tigon  | (♂ tiger × ♀ lion)     |
| leguar | (♂ leopard × ♀ jaguar) |
| leopon | (♂ leopard × ♀ lion)   |

Most of the observations and recordings were made in zoos, some at circuses or on privately kept animals. The recorded vocalizations comprise 67 reels (13 cm reel, 360 m tape length), of which about 1450 recordings were prepared for analysis. Most of them contain more than one vocalization. Their distribution among the different species, hybrids and developmental stages is shown in table 1 (all tables are at the end of this volume). For the study of the ontogenesis of vocalization the development of the animals is divided into age classes (AK) in rough correlation to distinct motor and sensory developmental stages.

|        |                    |  |
|--------|--------------------|--|
| AK I   | birth — 3 weeks    | cubs do not leave nest<br>optic, acoustic and motor abilities<br>still underdeveloped  |
| AK II  | 3 weeks — 3 months | still keeping mainly to nest area<br>sensory and motor capabilities<br>developing  |
| AK III | 3—6 months         | motor and sensory skills largely<br>developed, abandonment of nest area<br>meat constitutes a growing proportion of food                               |
| AK IV  | 6 months — 1 year  | weaned, continued reliance on mother<br>for food supply; sibling group   |
| AK V   | older than 1 year  | sub-adult animals up to self-reliance,<br>phases differ according to species;<br>in some species contact between mother<br>and sibling group continues |

AK VI adult  
AK VII senile

age varies according to species (CRANDALL 1964)  
very old animals (over 15 years) of jaguar,  
leopard and lion seem to undergo a decay of  
special composite vocalizations

All recordings were made with portable tape recorders UHER 4000 Report and UHER 4200 Report Stereo and microphones SENNHEISER MD 421/2 and MKH 805 which both have an almost identical frequency characteristic in the vocal range of these felids. All recordings were run at 19 cm/sec speed with recording level normally unaltered during a coherent sequence of vocalizations. Even very loud calls were not recorded at a distance of more than 5 m. Each recording is followed by notes on circumstances of recording (distance, angle microphone-vocalizing animal etc.), date, place, sex and identity of the animal recorded and notes on the behaviour of the vocalizing animal and reactions of any conspecifics.

The recordings were then copied from a REVOX A 77 tape recorder onto the sound spectrograph and spectrographic analysis was carried out on a sound spectrograph VOICEPRINT Model 4691 A. For nearly all recordings two displays were used: quantize/WB (300 Hz) and normal/NB (50 Hz), both in shaping flat. Recording and analyzing (scan playback) level of the VOICEPRINT were monitored with an oscilloscope HAMEG HM 312.

Structural analysis and description of all vocalizations are based on the following parameters:

1. a. amplitude

The intensity of the vocalizations was not measured with a phonometer, their intensity being classified by apparent observed loudness. Within the same recording under constant conditions a comparison of the relative intensities of the different calls in it is possible.

b. regular alteration of amplitude within a vocalization

A special form of this characteristic is the internal rhythmical alteration of intensity ("fry", ANDREW 1963 b).

2. a. frequency range

measured in kHz (kc/s), describing the range in which a vocalization may have frequency components

b. basic frequency range

measured in kHz, giving the range of medium intensity in which all forms of a vocalization have their essential frequency components

c. main components

measured in kHz, gives the frequencies with the highest amplitude in a vocalization

In the quantize (contour) spectrograms all frequencies within contour areas of equal shading level have the same relative intensity level, the darkest areas representing the maximum intensities. Under optimal conditions eight shading levels are shown, each representing an interval of 6 dB.

d. gaps in frequency range

measured in kHz. Some vocalizations have typical gaps in their frequency range over parts or the whole of their duration.

e. changes in frequency composition as a function of time during a vocalization

3. a. duration

measured in sec or 0.1 sec. The duration can only be estimated when recording was made inside buildings

b. rate of repetition within a constant interval

If calls are repeated rhythmically, regular numbers are articulated within a constant interval (2 sec were chosen in this investigation). The duration of the pauses between

the calls is also given. Here the same applies when the recording was made inside a building.

4. a. frequency distribution

spectral and/or tonal frequency composition within a vocalization (further parameters only in the case of vocalizations with mainly tonal structure)

b. form of partial (alteration of form during the vocalization)

c. pitch-change within a partial

measured as ratio between its highest and lowest frequencies (There may be another pitch-change during a vocalization caused either by alteration of frequency composition or change of relative intensity of higher and lower frequency components, or combinations of two or all three of these possibilities).

d. fundamental

frequency components and relative intensity of basal partial

e. partial ratio

ratio between the frequencies of the partials within a vocalization, taking the frequency components of the basal partial (fundamental) as = 1, and those of the succeeding higher ones at the same moment in relation to those of the fundamental

f. main partials

number and frequency components of the partials with the highest amplitude

There are further criteria for the description of vocalizations:

5. articulation (laryngeal and/or oral and/or nasal components in the formation of the vocalization)

6. inspirative and/or expirative phases during vocalization

7. posture, muscular activity of the trunk and opening of the mouth during vocalization

All structural parameters given are subject to the restrictions imposed on analysis by recording conditions and the analyzing capacity of the sound spectrograph itself.

We believe that the fact that the animals studied in this investigation have been kept in captivity, possibly for several generations, has no influence on the physical structure of their vocalizations. As regards mammals, there is no evidence pointing in this direction. What may, however, be altered is the rate of vocalizing in the case of special calls, or whether a vocalization occurs at all.

The nomenclature of mammalian vocalizations presents a major problem. As mammals have only comparatively few vocalizations with a clear and exclusive functional connotation and show a strong tendency to mix different vocalizations, it is not very useful to establish a classification of calls and sounds in respect of their function. One vocalization may have more than one function and for the same function there may be more than one vocalization. Therefore a functionally based classification can lead to the splitting of structurally related or even identical vocalizations or the lumping together of structurally different ones.

In this investigation vocalizations are as far as possible named without any functional connotation. Terms already current in the literature have been kept if they follow this rule, otherwise they have been neglected and new ones used. For a general classification of animal vocalizations according to their physical structure cf. TEMBROCK (1960 b).

The vocalizations of all species as adult animals and during ontogenesis are described in the same way, following the pattern established by the physical parameters of their structure mentioned above. Tables with these structural parameters are found at the end of this paper, each followed by the figures of the sound spectrograms of the respective species' vocalizations.

The following English résumé gives more detail than would be possible in the general summary by describing the main results of the different aspects of this investigation.

### 11.3.3 Vocalizations of the adult animals

In all species of this survey the mew is the predominant low intensity call (including whistle as a special derivative of the mew in puma). Several species have peculiar modifications of the mew but there is a basic form of this vocalization common to all. The mew is the fundamental and original call of the felids and, at least in some of them, constitutes a structural element of further vocalizations.

The main call is the intense form of the mew and is found in all species in this investigation except the lion. Main call and mew form a graded system of calls, a call continuum with gradual transition. With increasing intensity structural changes may occur in the main call as compared with the mew which are not equally evident in all species. In lion all loud calls have a structure different from that of the main call.

Another intense call is the main call with grunt-element. This has a more highly pitched tonal beginning and a deeper throaty end, the grunt-element, with an internal rhythmical change of intensity, 'fry'. This call is found in clouded leopard (though rarely), tiger, jaguar, leopard and lion; all except the first species can also form low intensity calls with a grunt-element.

Grunts are short throaty calls with an atonal character and internal fry; to the ear they remind one of the grunt-element in the main call with grunt-element. These calls are a vocalization of jaguar, leopard and lion, where they mainly constitute elements of the species' respective structured call sequences. In all three species there may be less intense separate grunts following a main call with grunt-element or (in jaguar and leopard) a main call not within a structured call sequence. Grunts and separate grunts can be distinguished by slight structural differences.

The equivalent of the expiratively articulated grunts are the vocalized gasps which are formed during the inspirative phase of respiration. This vocalization only occurs regularly in the structured call sequences of leopard, a gasp before a grunt, often both phases of articulation being joined. In lion some individuals quite regularly form gasps in the same way but less intensely, but normally they are rare in the structured call sequences of this species. Gasps are even rarer and weaker in the structured call sequences of the jaguar; in this species they follow the grunt or are coupled to the end of a grunt.

Jaguar, leopard and lion each have a species-specific structured call sequence. In each species the composition is regular in respect of the vocalizations in it, their sequence, the rhythm of the call series and its internal fluctuations in intensity. All other species in this investigation form call series without regular composition and rhythm, and this is regarded as a primitive characteristic (TEMBROCK 1960 b). Jaguar, leopard and lion can also arrange their calls in irregular sequences but such sequences normally do not have full intensity.

Probably in all species there are specific vocalizations in both sexes during copulation, in the females already before it. In the males vocalization starts with the full immissio penis and stops with the end of copulation, when the females' vocalizations also change to snarling, hissing or similar. The male vocalizations during copulation are probably derivatives of the continuum mew/main call though specific to this behavioural situation.

The snorting sound of prusten constitutes an element of the respective vocal repertoire of snow leopard, clouded leopard, tiger and jaguar. There are structural differences in this vocalization among the four species which are the subject of discussions below.

Only the leopard forms the very short single pulses of the sneezing sound. HEMMER (1966) states that leopards also have prusten in their vocal repertoire, but this could not be ascertained during this investigation. Probably the statement is based on a misinterpretation of the sneezing sound, which because of its structure cannot be lumped together with prusten.

Until such time as recordings good enough for sound spectrographic analysis can be obtained, puffing (SCHALLER 1972) has been established as a vocalization of its own peculiar to the lion. There are strong hints that puffing and the sneezing sound belong together

structurally and may be put into one category because both are very short atonal single pulses<sup>7</sup>.

Some questions arise concerning the occurrence of purring in the species of this investigation. EWER (1973) says that it is common amongst the Felidae, whereas in this investigation it was observed only in juvenile and adult pumas; probably snow leopard and clouded leopard have this vocalization too. There have been reports of purring in species like the lion (ADAMSON 1960, SCHALLER 1972), but there can be no certainty that the vocalization so named really is the structural equivalent of this sound in the domestic cat until spectrographic analyses have been made. Among the species in this investigation the low-intensity, atonal gurgle is peculiar only to the puma, but there are many other felids which have it also, for example the domestic cat, the serval, the African golden cat, the jaguarundi etc. (TONKIN pers. comm.). Another vocalization which in the species of this survey is found only in puma is the wah-wah sound, a very faint atonal sound similar to panting, until now not mentioned in the literature. This sound can also be observed in caracal, Asian golden cat, African golden cat, jaguarundi (TONKIN pers. comm.). There may be further species that can perform this vocalization.

#### 11.3.4 Vocalizations of the hybrids

All three hybrids — tigon, leugar, leopon — have similar vocal repertoires. It is possible that the number of elements in these is smaller than in the parental species, but this reduction may also be due to the restricted time of observation and recording. The main vocalization in all three hybrids is a sequence of loud calls. This has a regular structure in the case of the leugar and a clear tendency towards regularity in the tigon and the leopon. In this respect, therefore, the tigon tends to resemble its maternal species, the lion, as the tiger does not have call sequences with a regular structure. Within their call series all three hybrids form those calls which are also the constituents of the equivalent regularly structured call sequences of their respective parental species.

The fact that there are no recordings of mews and main calls by any of the hybrids probably does not mean that they are incapable of them. The reason for the absence of prusten, puffing and sneezing sound or an equivalent vocalization is not clear; at least leopons could be expected to have an equivalent vocalization because of the strong structural resemblance between puffing and sneezing sound. It is also possible that in this case, too, restricted data are responsible for the gap. In comparison with their parental species, the hybrids generally speaking show intermediate characteristics in their vocalizations, although in several cases the tendency is for one parental type to predominate. This may be the maternal one in one characteristic and the paternal one in another as within the structured call sequence of the leugar.

Occasionally the hybrids may form calls in a configuration unknown in either of the parental species, e. g. the leopon, which may articulate a gasp following a grunt or a grunt before a main call with grunt-element.

Even as adult animals beyond their 6th year of life, leopons — recordings of the other hybrids at different developmental stages are lacking — show significant developmental changes in the composition and rhythm of their call sequences, becoming increasingly lion-like with age, whereas when younger they could form very leopard-like call sequences. The parental species have developed their structured call sequences in full species-specific form at the latest before their 5th year of age, and this then remains stable except for possible decay in very old age.

---

<sup>7</sup>) Recent analysis has proved the close structural relationship between puffing and the sneezing sound, and the two therefore can be put in one category as puffing. Details will be published elsewhere.

### 11.3.5 Ontogenesis of vocalization

The following results may be regarded as established although the development of the vocal repertoire is not fully documented in all species.

During the first months of life all species have an equivalent set of very few calls. During the first 2 or 3 weeks there is only one, though very variable type: bleating (SCHALLER 1972). This call seems to be the only one to disappear during later vocal development (if further analyses reveal bleating as a derivative of the mew only this special part of the mew-continuum would disappear), all the other calls and sounds — with structural alterations — remaining for the rest of the animal's life. The mew occurs probably in all species about the second or third week of life and from then on remains the predominant low-intensity call.

Gurgling in puma, prusten in snow leopard, clouded leopard, tiger and jaguar, sneezing sound in leopard and puffing in lion may already develop quite early (towards the end of the first month of life) and in some species undergo only minor structural changes until the animals are adult; probably the same applies to purring in puma and possibly further species.

About age class III/IV at least one new intense call develops and replaces bleating or intense meows. It is not yet absolutely clear whether bleating and mewing belong to the same graded system constituting an intensity-related call continuum, as main call and mew do in older animals.

The pitch of all calls declines with progressing age — after apparently rising for a period which varies according to species. The alteration of pitch is also different in the different species (Fig. 323). In the same species different types of calls at the same age normally have their frequencies with the highest amplitude in common, differences in pitch originate from differing frequency composition, especially higher ones, and differing relative intensity of higher and lower frequencies.

Except vocalizations specifically and exclusively associated with reproductive behaviour, most species show their full respective vocal repertoire towards the end of their first year of life. Exceptions may be the puma with its main call and the clouded leopard with its main call with grunt-element, but in both cases the present data do not allow a definite conclusion. Evident exceptions are jaguar, leopard and lion with their respective structured call sequence and its component calls: grunt, (separate grunt) and gasp.

The main call with grunt-element probably develops in all three species in AK IV, as it also does in the tiger. Separate grunts appear for the first time in AK V, the structured call sequences in their final form only thereafter about the third year of life; in the lion this may be even later. The order of ontogenetic development of (separate) grunts and the structured call sequence provides a strong ground for assuming that the formation of the former is one prerequisite for the ontogenetic and probably the phylogenetic development of the latter.

As a whole the findings of this investigation give further evidence that all elements of the species' respective vocal repertoire develop without learning from conspecifics and that the neural patterns regulating muscular activity during articulation of the different vocalizations are probably innate. Further results on probably species-specific differences in the ontogenesis of vocal repertoires and/or structures and conclusions about the mutual derivation of vocalizations during development demand a more extended collection of recordings for all species than is available at the moment.

### 11.3.6 The problem of homology

All vocalizations given the same name are homologous; additional spectrographic analysis on the basis of further recordings may prove homology between others, for example sneezing sound in leopard and puffing in lion.

The principle of this investigation with a purely structural comparison of vocalizations is



shown in the three following examples, which comprise only a part of the whole investigation on homology.

The main call with grunt-element is generally defined by the following criteria in all species that form this call: the beginning of the call is more tonal and sounds higher in pitch than the deeper throaty end, the grunt-element, with an internal fry audible in most cases; the grunt-element contains more high frequencies than the first part of the call. The frequency distribution is more tonal in the beginning and in most cases predominantly spectral in the grunt-element. The fry of the grunt-element shows a rhythmical change of intensity with alternating very short phases of higher and lower amplitude, each about 0,015 sec in duration, the number of each about 10. Both the fry and the spectral frequency distribution are not developed equally significantly in all species; they are most evident in leopard and lion. In all species the highest intensity of the call is reached at the moment the grunt-element starts when the air is also pressed out of the lungs with force.

Prusten has the following characteristics common to all species that form this sound: an atonal short snorting sound composed of several ( $\leq 10$ ) coherent pulses divided by short phases of decreasing intensity. In all species each pulse can be divided into a basal one (laryngeal, frequencies mainly below 2 kHz) and another following slightly later with upper frequencies (nasal, frequencies up to and beyond 7 kHz). This structure varies in significance of the two elements from species to species. It is most evident in juvenile and adult clouded leopards. The evidence of this structure declines in juvenile and even more in adult tigers which may form prusten without any laryngeal, basal pulses at all, but consisting only of the nasal ones which merge almost totally. In adult jaguars this tendency is even stronger, but they can also still form prusten with weak basal, laryngeal pulses. As yet, recordings of prusten in juvenile jaguars are lacking.

It should be added that there are forms of prusten in jaguar in which the last pulse is almost totally separated from the preceding ones (Fig. 102), which may be an indication of the way in which the single pulses of sneezing sound in leopard and puffing in lion developed.

The statement that the mew (including the whistle of puma) and the main call are homologous is best documented by the various forms of the mew-component in the composite vocalization of female pumas during oestrus (Figs. 18—25). The mew-component in this composite vocalization (the other component is purring) shows a continuous transition from whistle-like (Figs. 18—20) to mew-like (Figs. 21—23) to main call-like structures (Figs. 24, 25), thus proving the homology of all three vocalizations according to the third criterion of homology. Arguing that way we agree with BERGMANN (1972), who states that not all species of a related group generally retain all intermediate forms during their phylogenetic development but are restricted in their (communicative) behaviour to one or a few more stereotyped forms. For prusten a phylogenetic line of development can be established with the help of its structural alterations in the different species. It must be borne in mind that the phylogenetic development of a single characteristic in a related group of species does not necessarily reflect their phylogenetic relationship directly, as already stated by SCHUBERT und SCHUBERT (1969). As the various results on different vocalizations in the cat species surveyed are in complete accord with each other, we are sure that it is possible to draw conclusions from them concerning the systematics of the investigated species.

### 11.3.7 Discussion. Aspects of the systematics of the Felidae

As far as is known, mammalian vocalization is predominantly determined genetically in respect of its physical species-specific structural parameters and learning plays no or only a minor role (MARLER 1963). According to WICKLER (1965) this is one premise for the significance of behavioural characteristics in establishing the natural relationship between species. As there are several species in this investigation which have special calls or call sequences to bring the sexes together for mating, these vocalizations should be highly species-specific, too, at least where these species are sympatric (MARLER 1957).

A comparison of the vocal repertoires of the seven species in this survey shows several groups which are separated from each other by slightly different repertoires, although within all groups there are species with overlapping composition of characteristics in one or more vocalizations. All species have an equivalent basic feline vocal repertoire. Even where some vocalizations differ, they have counterparts in the other species in most cases. There are few vocalizations which have no functional and/or structural equivalent in other species. A very well defined group consists of lion, leopard and jaguar which have a structured, species-specific call sequence, whereas the call series of all the other species are arrhythmic and irregular in composition, which is a primitive characteristic (TEMBROCK 1960 b). These three species are also the only ones to articulate grunts, separate grunts and gasps.

The puma has a very peculiar vocal repertoire showing only some resemblance in the structure of its main call to that of the snow leopard (and possibly in purring to snow leopard and clouded leopard). There is strong evidence that the puma's vocalizations are similar to those of species of the genus *Profelis*, the golden cats.

Prusten is shared by snow leopard, clouded leopard, tiger and jaguar. The last species, however, though sharing this characteristic with the above-mentioned, actually belongs in one group with lion and leopard because the majority of its characteristics are in common with these. Although there is a strong resemblance between the vocal repertoires of tiger and clouded leopard, they should still be kept separate at the present stage of investigation. The snow leopard must also remain the sole member of its genus.

A structural comparison of the vocalizations confirms these results and in addition allows further specification. Within the group with structured call sequences lion and leopard are more closely related with each other than either is with the jaguar because of the evident structural affinity between sneezing sound and puffing compared with prusten in jaguar, the relative position of grunt and gasp to each other and the structural significance of fry in the grunts and in the grunt-element of the main call with grunt-element. The structural differences in prusten of the species that form this sound allow further differentiation. It shows an increasing merging of the high-frequency nasal pulses and a decreasing intensity of the basal laryngeal ones from clouded leopard to tiger to jaguar. Prusten in the snow leopard probably developed special characteristics at an early stage of the phylogenesis of this sound, as is shown by the relatively intense and widely separated nasal pulses and the intense basal laryngeal pulses that are very short and may be split into more than one per nasal pulse.

The coupling of several calls of the same type into one coherent articulation seems to be a primitive characteristic. In the main call this is restricted to puma, snow leopard, clouded leopard and tiger; jaguar and leopard cannot do this — the lion does not form this call. All species may link several mews into one call. Within the group with a main call with grunt-element (clouded leopard, tiger, jaguar, leopard, lion) probably only the clouded leopard can join two (or more?) of these calls into one as an adult animal. In subadult animals of AK IV (and AK V?) this characteristic seems to be more common; for the lion there are recordings with these forms.

Combining of prusten and mewing as sequent elements in one coherent articulation is found in juvenile and adult animals of all species that form this sound; whether there are species-specific differences in the occurrence of this characteristic is not yet evident. Obviously lions do not couple puffing and mews, nor the leopard mews with the sneezing sound. The puma can combine whistles or mews with gurgling in one coherent vocalization.

Another field of evidence for the discussion of the systematics of the Felidae is the ontogenesis of vocalization. Here again the results confirm and specify those already drawn in other contexts.

The recordings available indicate that prusten in juvenile animals follows the same line of development as in adults. In the tiger a transposition of the main intensity takes place

from the basal, laryngeal pulses to the high-frequency nasal ones during the ontogenesis of this species (in juveniles about 3—4 months old), thus reflecting the overall interspecific line of development in this vocalization.

Young tigers of age class III/IV form main calls (Figs. 243—245) that very closely resemble in structure the equivalent calls of adult pumas and snow leopards.

The species with structured call sequences — jaguar, leopard and lion — do not form grunts, separate grunts and vocalized gasps before their second year of life, the call sequences being performed in full species-specific composition and rhythm only after that. All calls other than those specifically and exclusively associated with reproductive behaviour are structurally fully developed before the end of the first year of life — developmental changes thereafter particularly occur in frequency composition. The main call of the puma and the main call with grunt-element of the clouded leopard may be exceptions but on the basis of the recordings available for analysis at present this cannot be stated with certainty.

All these arguments give rise to the following conclusions on the systematics of the felids: The genus *Panthera* should comprise only jaguar (*Panthera onca*), leopard (*Panthera pardus*) and lion (*Panthera leo*). Within this genus leopard and lion are more closely related to each other than either is to the jaguar (cf. LEYHAUSEN 1950).

There are several strong points for excluding the tiger from this genus, as already argued by HEMMER (1966) and LEYHAUSEN (1950, 1973). At the present stage of investigation both clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) and snow leopard (*Uncia uncia*) should each remain the only member of its respective genus. Although the tiger shows significant affiliation with the clouded leopard in its vocal characteristics it is at the moment still kept separate from the genus *Neofelis*. The decision whether to include the tiger in this is postponed until further evidence from other fields of investigation, such as morphology, behaviour, karyology etc., have also been considered.

The puma (*Puma concolor*) deserves a genus of its own; further research is likely to confirm a close relationship with the genus *Profelis* (cf. LEYHAUSEN 1973).

#### 11.3.8 General bioacoustic aspects

TEMBROCK (1960 b, 1967, 1971) has presented some general considerations on animal vocalization derived from his research in mammals. The results of this investigation in cats allow some additional thoughts for a revision of his solely structurally defined criteria for the classification of animal vocalizations. A division between short (shorter than 0,5 sec) and long (longer than 0,5 sec) calls is not useful, as is shown by the forms of mews and main calls which, when coupled together or elongated, can form calls of several seconds' duration, although a single call may be shorter than 0,5 sec.

The group of mixed/superposed vocalizations should be divided into one category in which two (or more ?) different forms are uttered simultaneously, and another in which two (or more ?) different forms are articulated alternately during the same coherent vocalization with only short phases of superposition and a variable proportion of the duration of the whole vocalization; transitions from one category to the other are possible.

There is a further category of vocalizations consisting of two different forms in arbitrary succession but containing only one element of each and superposed only slightly in a short transitional zone. This sort of coupling is known only in special calls or sounds in the various species, for example whistle/mew and gurgling in puma or mew and prusten in clouded leopard.

A further structural characteristic not mentioned by TEMBROCK (l.c.) with all possible forms is the change of internal pitch of a vocalization caused by an alternating frequency range within a call, by a change of relative intensity within a constant frequency range or by a pitch change within partials or by a combination of two or all three of these.

TEMBROCK (1967, 1971) tries to establish general structural characteristics for, as he called it, "affin" (inter-individual attracting) and "diffug" (inter-individual repelling) vocaliza-

tions in relation to their function. As already mentioned earlier a functional definition of calls or sounds faces great difficulties; moreover there are vocalizations, such as the structured call sequences of jaguar, leopard and lion, whose function may differ according to the motivation of the calling and the hearing individual.

TEMBROCK (l. c.) gives the following criteria for "affin" vocalizations at short and long distance: tendency towards tonal structure; not starting with full intensity; tendency towards (rhythmical) repetition. "Diffug" vocalizations at short distances have these characteristics: short; starting with high amplitude; relatively high intensity; broad frequency range with atonal composition; no rhythmical repetition.

If these characteristics were generally valid the sneezing sound of leopard would obviously have to be classified as a "diffug" vocalization although its function is just the opposite. Some vocalizations confirm only certain of these function-correlated parameters as established by TEMBROCK (l. c.), while others show just the opposite tendency. For example, prusten has a completely atonal frequency distribution in spite of its obvious "affin" function.

We do not think it possible to give general criteria for structural characteristics of a mammalian vocalization in relation to its function which enable one to predict structural parameters from the known function of a vocalization and vice versa. There are, however, examples of vocalizations in birds (MARLER 1959) in which the relationship between structure and function is well established.

At the moment it is impossible to correlate structure and function of a vocalization in the species of this survey under a generally valid aspect.

#### 11.4 Introduction to figures and tables

Most of the vocalizations are figured in two displays, first (e. g. 1 a) "contour (quantize)/WB" and second (e. g. 1 b) "normal/NB". Vocalizations in the same display within the same figure (95 b  $\neq$  95 c) follow each other with their original interval; all the others are mounted sequentially into the time scales. In the contour spectrograms frequencies of equal relative intensity level lie within areas of equal shading level, each of the maximally 8 levels (the darkest one representing the relatively highest amplitude) comprising a 6 dB interval. Different shading levels (in grade of darkness) in the different figures result from the several sequent steps of copying the original spectrograms for publication, and do not reflect differences in intensity. Differences in the frequency range of the same vocalization in the two displays are also due to this effect.

The diagrams of the structured call sequences of jaguar, leopard, lion and leguar and those of the call series of tigon and leopon show the following parameters: duration of calls (black bars), duration of pause between two calls (white bars) in their original sequence, relative intensity level of the calls (dashed line). For leopard and leguar the diagram is split, showing in the upper diagram the duration and the relative intensity level of the inspirative vocalized gasps, articulated in the pauses between the expirative grunts, the bottom one giving the above mentioned parameters for the other calls and the pauses between the grunts (neglecting the gasps).

Before the figures of the vocalizations of each species there is a table showing their main structural characteristics. This follows the same pattern in all species and an English glossary is given below.

General scheme of the tables for the description of vocalizations in this investigation (the same in all species and the hybrids)

| Characteristic  | Abbreviations                   |
|---|---------------------------------|
| articulation<br>(Lauterzeugung)   | k- laryngeal/oral; n- nasal     |
| phase of respiration<br>(Atemphase)   | ex- expirative; in- inspirative |
| relative intensity<br>(relative Intensität)                                     | g- low; m- medium; h- high      |
| internal changes in intensity<br>(interner Intensitätswechsel)                  | rh- rhythmical                  |
| duration [sec]<br>(Lautdauer)   |                                 |
| coupling<br>(Kopplung)  |                                 |
| repetition<br>(Reihung)   | ar- arhythmical; rb- rhythmical |
| duration of pauses between rhythmically<br>sequent calls [sec]<br>(Pausendauer) |                                 |
| syllabic structure<br>(Silbigkeit)  |                                 |
| frequency range [kHz, kc/s]<br>(Frequenzbereich)                                |                                 |
| main frequencies [kHz]<br>(Grundanteile)  |                                 |
| frequencies with highest amplitude [kHz]<br>(maximale Intensitäten)             |                                 |
| distribution of frequency components<br>(Frequenzverteilung)                    | kl- tonal; sp- spectral         |
| pitch-change within partial<br>(Tonhöhenwechsel in Formante)                    |                                 |
| remarks<br>(Bemerkungen)  |                                 |

## 11.5 Register of tables

- Tab. 1 Recordings analyzed (with distribution among species, hybrids and age classes)
- Tab. 2 Puma (*Puma concolor*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 3 Clouded leopard (*Neofelis nebulosa*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 4 Snow leopard (*Uncia uncia*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 5 Tiger (*Panthera tigris*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 6 Jaguar (*Panthera onca*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 7 Leopard (*Panthera pardus*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 8 Lion (*Panthera leo*)  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 9 Tigon  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 10 Leguar  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 11 Leopon  
Structural parameters of vocalizations in adult animals
- Tab. 12 Vocal repertoires of the adult animals including the hybrids
- Tab. 13 Puma (*Puma concolor*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 14 Clouded leopard (*Neofelis nebulosa*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 15 Snow leopard (*Uncia uncia*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 16 Tiger (*Panthera tigris*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 17 Jaguar (*Panthera onca*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 18 Leopard (*Panthera pardus*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 19 Lion (*Panthera leo*)  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals
- Tab. 20 Leopon  
Structural parameters of vocalizations in juvenile animals

## 11.6 Table of signs and abbreviations

### General:

- (I) — recording was done inside a building therefore minor structural alterations because of the echo esp. in respect of duration must be kept in mind
- d — days; Wo — weeks; Mo — months
- + — characteristic fully developed
- (+) — characteristic seldom or only weakly developed
- — characteristic not developed or not applicable
- ? — characteristic and/or its structure unclear or questionable
- ↓ — regular alteration of a characteristic in the direction of the arrow
- < — smaller than or below
- > — greater than or above

### Table 1:

- I — number of individuals
- A — number of recordings (nearly all recordings contain more than one vocalization)
- w — female
- m — male
- u — sex undetermined
- ges — total number
- AK I — age classes I—VI
- VI

### Table 12:

- + — vocalization developed
- (+) — seldom
- +? — probably developed
- +\* — incipient development
- (—) — possibly developed
- ? — probably not developed
- — not developed

## 11.7 Register of figures

| Fig. (Abb.) No.  | Species         | Vocalization   |
|------------------|-----------------|--|
| a) adult animals |                 |  |
| 1—6              | Puma            | whistle  |
| 7—10             |                 | mew  |
| 11—16            |                 | main call (No. 16 coupled form)  |
| 17—25            |                 | composite vocalization of ♀♀ during oestrus (showing different stages of the two structural components, Nos. 18—25 with gradual change of whistle-like to main call-like structure in the mew-component) |
| 26               |                 | purring  |
| 27               | Clouded leopard | whistle coupled with gurgling  |
| 28               |                 | gurgling   |
| 29—35            |                 | mew  |
| 36—40, 43        |                 | main call (No. 40 coupled form)  |
| 41, 42           |                 | main call with grunt-element (No. 42 with incipient grunt-element)   |
| 44               |                 | mew coupled with prusten   |
| 45               |                 | prusten  |
| 46—48            | Snow leopard    | mew  |
| 49—64            |                 | main call (No. 52 incipient coupled form, No. 61 inverse structure with low start and high-frequency end)  |
| 65, 66           |                 | prusten  |
| 67—69            | Tiger           | mew  |
| 70—73            |                 | main call (No. 73 coupled form)  |
| 74—80            |                 | main call with grunt-element (Nos. 77, 79, 80 intermediate forms main call/main call with grunt-element)   |
| 81—83            |                 | prusten  |
| 84—88            | Jaguar          | mew  |
| 89—91            |                 | main call  |
| 92, 93           |                 | main call with grunt-element   |
| 94               |                 | series of grunts   |
| 95 a             |                 | intermediate form main call/main call with grunt-element   |



| Fig. (Abb.) No. | Species | Vocalization   |
|-----------------|---------|--|
| 95 b—g          |         | grunts with gradual structural change from tonal structure to spectral frequency distribution with fry   |
| 95 h            |         | series of grunts with increasingly spectral frequency distribution   |
| 96              |         | series of grunts, each with following gasp   |
| 97              |         | main call with grunt-element and following grunt   |
| 98              |         | main call with grunt-element and several following grunts at the beginning of a structured call sequence   |
| 99              |         | fully rhythmical series of grunts  |
| 100—102         |         | prusten (No. 102 with last pulse almost completely separated from the preceding ones)  |
| 103, 104        |         | diagrams of structured call sequences  |
| 105—108         | Leopard | mew  |
| 109—111         |         | main call  |
| 112             |         | main call with grunt-element   |
| 113             |         | main call with grunt-element and separate grunt following it   |
| 114, 115        |         | short sequence of grunts and gasps   |
| 116, 118        |         | separate grunts (No. 118 elongated form)   |
| 117             |         | beginning of structured call sequence with main call with grunt-element and grunts and gasp  |
| 119             |         | gasps and grunts in a rhythmical series  |
| 120—122         |         | sneezing sound   |
| 123—125         |         | diagrams of structured call sequences  |
| 126—130         | Lion    | mew  |
| 131—139         |         | main call with grunt-element (No. 135 transitional call, No. 136 with initial fragment, Nos. 137—139 showing progressive merging of initial fragment and main component of the call) |

| Fig. (Abb.) No. | Species | Vocalization   |
|-----------------|---------|--|
| 140—142         |         | grunts (No. 140 in rhythmical sequence)                  |
| 143, 144        |         | diagrams of structured call sequences                    |
| 145—152         | Tigon   | main call with grunt-element (No. 151 transitional call) |
| 153, 154        |         | grunt  |
| 155, 156        |         | diagrams of call series                                  |
| 157             | Leguar  | grunts, each with subsequent gasp                        |
| 158             |         | grunts and gasps in rhythmical sequence                  |
| 159, 160        |         | diagrams of structured call sequences                    |
| 161—163         | Leopon  | main call with grunt-element                             |
| 164, 165        |         | gasp and subsequent grunt                                |
| 166, 167        |         | gasp and subsequent main call with grunt-element         |
| 168, 169        |         | diagrams of call series                                  |

## b) juvenile animals

AK

|          |                 |     |   |
|----------|-----------------|-----|---|
| 170—172  | Puma            | I   | bleating                                      |
| 173—182  |                 | II  | whistle                                       |
| 183—189  |                 | III | whistle                                       |
| 190—194  |                 | IV  | whistle                                       |
| 195      |                 | IV  | purring                                       |
| 196—198  | Clouded leopard | II  | bleating                                      |
| 199—205  |                 | III | mew (No. 205 coupled form)                    |
| 206—209  |                 | IV  | mew   |
| 210, 211 |                 | V   | mew   |
| 212      |                 | III | prusten                                       |
| 213, 214 |                 | IV  | prusten coupled with mew                      |
| 215—218  | Snow leopard    | III | bleating (No. 218 intermediate form with mew) |
| 219, 220 |                 | III | mew   |
| 221, 222 |                 | V   | mew   |
| 223—228  |                 | V   | main call                                     |
| 229—233  | Tiger           | I   | bleating                                      |
| 234—236  |                 | II  | bleating (No. 236 intermediate form with mew) |

| Fig. (Abb.) No. | Species  | AK  | Vocalization  |
|-----------------|--|-----|---|
| 237             |  | II  | mew   |
| 238—240         |  | III | bleating (No. 240 intermediate form with mew)   |
| 241, 242        |  | III | mew   |
| 243—245         |  | III | main call (No. 245 coupled form)  |
| 246—248         |  | IV  | mew   |
| 249, 250        |  | IV  | main call with grunt-element  |
| 251, 252        |  | V   | mew (No. 252 coupled form)  |
| 253             |  | II  | prusten   |
| 254             |  | III | prusten   |
| 255, 256        | Jaguar   | I   | bleating  |
| 257, 258        |  | II  | bleating  |
| 259—262         |  | III | bleating (Nos. 260—262 intermediate forms with mew)   |
| 263, 264        |  | III | mew (No. 264 coupled form)  |
| 265, 266        |  | V   | mew   |
| 267—270         |  | V   | main call with grunt-element (No. 267 with incipient grunt-element)   |
| 271             |  | V   | main call with grunt-element with following separate grunt  |
| 272—274         | Leopard  | I   | bleating  |
| 275             |  | I   | intermediate form bleating/mew  |
| 276—278         |  | I   | mew   |
| 279—281         |  | II  | bleating (No. 280 intermediate form with mew)   |
| 282             |  | II  | mew   |
| 283—287         |  | III | mew (No. 287 clear tonal form)  |
| 288             |  | V   | mew   |
| 289—292         | Lion   | I   | bleating  |
| 293—297         |  | II  | mew   |
| 298—309         |  | III | mew (showing the variability in form of this call in juvenile lions from tone [No. 301] to noise [No. 299] and all bipartite stages [Nos. 304—308]) |
| 310—313         |  | IV  | mew (different bipartite stages)  |
| 314—317         |  | IV  | main call with grunt-element  |
| 318—320         | Leopon   | IV  | mew   |
| 321, 322        |  | IV  | main call   |
| 323             | Frequencies of highest amplitude in the calls of a) puma, b) tiger, c) lion during vocal development in their first year of life |     |   |
| 324             | Vocalizations and their relative intensity in the course of ontogenesis  |     |   |

## 12. Summary

1. A survey of the vocal repertoires of puma (*Puma concolor*), clouded leopard (*Neofelis nebulosa*), snow leopard (*Uncia uncia*), tiger (*Panthera tigris*), jaguar (*Panthera onca*), leopard (*Panthera pardus*) and lion (*Panthera leo*), excluding all vocalizations specific to agonistic behaviour (spitting, hissing etc.), reveals some identical composition but also significant differences in occurrence and structure of special vocalizations among these species. It is possible to group several species together according to the concordance of these vocal characteristics. Within different groups there is at least one species in each which, although clearly belonging to one group, has some similarities in vocalization with species in another.  
There is no evidence for the supposition of Pocock (1916) that there is a relationship between the vocalization of a cat species and the morphology of its hyoidean apparatus. Furthermore the body size of a cat species is no direct clue to the pitch of its vocalizations.
2. All vocalizations are defined according to their structural parameters, which are described in detail.
3. All vocalizations given the same name in the same and in different species are homologous in structure. There are several vocalizations named differently at the moment which further recording and analysis may also show to be homologous.
4. All species form the mew, which is common amongst the Felidae and probably constitutes the origin of all call-like vocalizations from low to high intensity in this family.
5. The mew and its intense form, the main call, are homologous, belonging to the same graded system of calls. Probably further systems, which are similar to it or extended by the integration of new structural elements, also exist.
6. The hybrids tigon (parental species: ♂ tiger × ♀ lion), leopuar (parental species: ♂ leopard × ♀ jaguar) and leopon (parental species: ♂ leopard × ♀ lion) may have vocal repertoires with a reduced number of elements compared with those of their respective parental species, but this result is not yet fully established on the basis of the tape recordings available for analysis at present. The vocalizations of the hybrids generally show intermediate structural characteristics in comparison to those of their respective parental species. Other characteristics are more similar to only one of them. Within the same vocalization one structural characteristic may reflect one parent and another the other. Some hybrids form calls in an arrangement not found in either of the parental species but in another species related to these. The vocalizations of the hybrids are homologous to those of their respective parental species and the others in this survey.
7. All vocalizations occurring during ontogenetic development which are given the same name are homologous, and the same applies to the equivalent vocalizations of the adult animals.
8. Ontogenesis of vocal behaviour follows a general pattern in all species in this survey. During the first weeks of life there is only one predominantly intense and atonal call, bleating. About the second or third week the tonal mew (including whistle in puma) develops as a low intensity call. Bleating does not occur after the end of the first six months — in some species even earlier — when it is replaced by other high intensity calls.
9. The group of sounds comprising gurgling (puma), prusten (snow leopard, clouded leopard, tiger, jaguar), sneezing sound (leopard) and puffing (lion) probably develops before the end of the first month of life and in some species undergoes only minor structural changes until the animals are adult.
10. During vocal development all calls undergo a similar drop in pitch after a short rise in it during the first weeks of life. These changes are absolutely and relatively different

among the species in this survey. Other vocalizations undergo a similar but less significant change in pitch.

11. By the end of the first year of life all vocalizations except those specific to reproductive behaviour are developed, although there is lack of evidence concerning one call each in puma and clouded leopard. Jaguar, leopard and lion are significant exceptions in this respect because they do not form their vocalizations grunt, separate grunt, vocalized gasp and the structured call sequence before their second year, the structured call sequence in its full rhythmical form probably only after the end of the second year when these calls constituting it are developed. Separate grunts first occur about the first half of the second year and therefore can be regarded as a prerequisite for the development of grunts and the structured call sequence mainly built up of grunts.
12. There are strong arguments for the assumption that all vocalizations are innate in their species-specific structure, i. e. in addition to the morphology of the vocal apparatus the neuromotoric processes underlying articulation are laid down in the genotype. Learning may play a role in the final development of individual-specific rhythm and/or composition of the structured call sequences in jaguar, leopard and lion. Probably all vocalizations have individual-specific characteristics in respect of frequency composition and in particular relative intensity distribution within the frequency composition. With the method of analysis applied in this survey these two parameters cannot be established with satisfactory accuracy.
13. Some vocalizations, such as prusten, show a clear line of differentiation when the species forming this sound are compared. Similar structural relationship among further vocalizations not correlated structurally and functionally with each other and the different composition of the respective vocal repertoires in the species in this investigation allow their grouping according to the level of concordance in this complex of characteristics, including ontogenetic development. Within each group there is at least one species which in the composition of its characteristics is related to other species in another group. All results from different sources of evidence in this survey on vocalization are consistent in respect of the systematic relationship of the species.
14. The genus *Panthera* Oken, 1816 should comprise only the species jaguar (*Panthera onca*), leopard (*Panthera pardus*) and lion (*Panthera leo*). Within this genus leopard and lion are more closely related to each other than either is to the jaguar. The composition of characteristics in the vocalization of the tiger is so different from these three species that it should not be kept in the same genus with them. Its definitive systematic status is not yet clear. Clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) and snow leopard (*Uncia uncia*) must each remain the only species in its respective genus. The clouded leopard shows close relationship with the tiger in its vocalization, while the snow leopard has similarities both with these two species and with the puma. The vocalization of the puma (*Puma concolor*) differs so significantly from all the other species in this survey except the snow leopard that it cannot be grouped with any of them; there are, however, evident similarities with smaller felids of the genus *Profelis*. A definitive systematic scheme of the Felidae is not given here because, in addition to the results of this survey on vocalization, others from morphology, behaviour and other fields of investigation must be incorporated if a reasonable three-dimensional family tree is to be produced.
15. The vocalizations described in this investigation make it clear that there is no general and unequivocal relationship between their structure and their function.

## 13. Literaturverzeichnis

- ADAMSON, J. 1960: *Born Free*. London.
- ALEXANDER, R. D. 1962: Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution* 16, 443—467.
- — 1968: Communication in arthropods. In: SEBEOK, T. A. (ed.): *Animal Communication*. Bloomington and London. 167—216.
- ANDREW, R. J. 1963 a: The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour* 20, 1—109.
- — 1963 b: Trends apparent in the evolution of vocalization in the old world monkeys and apes. *Symp. Zool. Soc. London* 10, 89—101.
- ATZ, J. W. 1970: The application of the idea of homology to behavior. In: ARONSON, L. R., TOBACH, E., LEHRMAN, D. S., and J. S. ROSENBLATT (eds.): *Development and Evolution of Behavior*. San Francisco. 53—74.
- BAERENDS, G. P. 1958: Comparative methods and the concept of homology in the study of behaviour. *Arch. Néerl. Zool.* 13, 1. Suppl., 401—417
- BAIKOV, N. 1925: *Mantschurskij Tigr. Obschtschestwo Isutschenija mantschurskogo kraja, Sekzija Estestvosnanuja*, 1—18.
- BARTHOLOMEW, G. A. and N. E. COLLIS 1962: The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal. *Anim. Behav.* 10, 7—14.
- BERGMANN, H.-H. 1972: Eine vergleichende Untersuchung von Alarmrufen mediterraner Grasmückenarten (*Sylvia cantillans*, *S. conspicillata*, *S. undata*, *S. melanocephala*). *Z. Tierpsychol.* 30, 113—131.
- BLAIR, W. F. 1963: Acoustic behaviour of amphibia. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): *Acoustic Behaviour of Animals*. Amsterdam, London, and New York. 694—708
- — 1968: Communication in amphibians and reptiles. In: SEBEOK, T. A. (ed.): *Animal Communication*. Bloomington and London. 289—310
- — and M. J. LITTLEJOHN 1960: Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs (*Pseudacris*). *Evolution* 14, 82—87.
- BLANFORD, W. 1888—1891: *The Fauna of British India: Mammalia*. London.
- BOGERT, C. M. 1960: The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In: LANYON, W. E. and W. N. TAVOLGA (eds.): *Animal Sounds and Communication*. Washington, D. C., 137—320.
- BREHM, A. 1915: *Tierleben*. 4. Aufl. Hrsg. O. ZUR STRASSEN, neubearb. von L. HECK und M. HILZHEIMER. 12. Bd. Säugetiere III. Leipzig und Wien.
- BREMOND, J. C. 1963: Acoustic behaviour of birds. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): *Acoustic Behaviour of Animals*. Amsterdam, London, and New York. 709—750.
- CARPENTER, C. R. 1934: A field study of the behavior and social relations of the howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp. Psychol. Monogr.* 10, 1—168.
- — 1940: A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comp. Psychol. Monogr.* 16, 1—212
- COOPER, J. B. 1942: An exploratory study on African lions. *Comp. Psychol. Monogr.* 17, 1—48.
- CORBETT, J. 1949: *Menschenfresser — Erlebnisse eines Tigerjägers*. Zürich.
- CRANDALL, L. S. 1964: *The Management of Wild Mammals in Captivity*. Chicago and London.
- DENIS, A. 1964: *Cats of the World*. Paulton (Somerset) and London.
- DUMORTIER, B. 1963: Ethological and physiological study of sound emissions in arthropoda. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): *Acoustic Behaviour of Animals*. Amsterdam, London, and New York. 583—654.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1967: *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. 2. Aufl. München.

- EISENBERG, J. F. 1974: The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations. *Symp. Zool. Soc. London* **34**, 211—247.
- — and M. LOCKHART 1972: An Ecological Reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **101**.
- EPPLE, G. 1968: Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (Hapalidae). *Folia primat.* **8**, 1—40.
- EWER, R. F. 1973: *The Carnivores*. London.
- FABER, A. 1953: Ausdrucksbewegungen und besondere Lautäußerungen bei Insekten als Beispiel für eine vergleichend-morphologische Betrachtung der Zeitgestalten. *Zool. Anz., Suppl.*, **16**, 106—115
- FELLNER, K. 1968: Erste natürliche Aufzucht von Nebelpardern (*Neofelis nebulosa*) in einem Zoo. *Der Zool. Garten (NF)* **35**, 105—137.
- FUEH, R. J. 1968: A note on breeding snow leopards (*Panthera uncia*) at St. Louis Zoo. *Int. Zoo Yearbook* **8**, 74—76.
- GOSSOW, H. 1970: Vergleichende Verhaltensstudien an Marderartigen I. Über Lautäußerungen und zum Beuteverhalten. *Z. Tierpsychol.* **27**, 405—480.
- GRAY, A. P. 1954: *Mammalian Hybrids*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal.
- GUGGISBERG, C. A. W. 1960: *Simba — eine Löwenmonographie*. Bern und Stuttgart.
- HAAS, G. 1958: 24-Stunden-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. *Säugetierkndl. Mitt.* **6**, 113—117.
- HÄRTEL, R. 1975: Zur Struktur und Funktion akustischer Signale im Pflegesystem der Hauskatze (*Felis catus* L.). *Biol. Zbl.* **94**, 187—204.
- HALTENORTH, Th. 1936: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander I. *Z. Säugetierkde.* **11**, 32—105.
- — 1937: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander II. *Z. Säugetierkde.* **12**, 97—240.
- HEMMER, H. 1966: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (*Pantherinae*) Teil I. *Veröff. Zool. Staatssamml. München* **11**, 1—121.
- — 1968: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (*Pantherinae*) Teil II: Studien zur Ethologie des Nebelparders *Neofelis nebulosa* (Griffith 1821) und des Irbis *Uncia uncia* (Schreber 1775). *Veröff. Zool. Staatssamml. München* **12**, 155—247.
- HINDE, R. A. 1956: The behaviour of certain cardueline F<sub>1</sub> interspecies hybrids. *Behaviour* **9**, 202—213.
- — 1969 (ed.): *Bird Vocalizations in Relation to Current Problems in Biology and Psychology*. London.
- HÖRMANN-HECK, S. VON 1957: Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden (*Gryllus campestris* L. ~ *Gryllus bimaculatus* de Geer). *Z. Tierpsychol.* **14**, 137—183.
- HUFF, J. N. and E. O. PRICE 1968: Vocalisations of the least weasel, *Mustela nivalis*. *J. Mammal.* **49**, 548—550.
- HUNSAKER, D. and T. C. HAHN 1965: Vocalization in the South American tapir, *Tapirus terrestris*. *Anim. Behav.* **13**, 69—74.
- JACOBS, W. 1953: *Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken*. Beih. 1, *Z. Tierpsychol.*, Berlin und Hamburg.
- KILEY, M. 1972: The vocalizations of the ungulates, their causation and function. *Z. Tierpsychol.* **31**, 171—222.
- KLEIMAN, D. G. 1974: The estrous cycle in the tiger (*Panthera tigris*). In: EATON, R. L. (ed.): *The World's Cats. vol. II: Biology, Behavior, and Management of Reproduction*. Seattle. 60—75.
- LADE, B. I. and W. H. THORPE 1964: Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature* **202**, 366—368.

- LAMPRECHT, J. 1970: Duettgesang beim Siamang, *Symphalangus syndactylus* (Hominoidea, Hylobatinae). Z. Tierpsychol. 27, 186—204.
- LEYHAUSEN, P. 1950: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden, mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. Z. Tierpsychol. 7, 46—83.
- — 1956: Das Verhalten der Katzen (Felidae). Handb. Zool. 8, 10 (21), 1—34. Berlin.
- — 1973: Verhaltensstudien an Katzen. Beih. 2, Z. Tierpsychol., 3. Aufl., Berlin und Hamburg.
- LITTLEJOHN, M. J. 1959: Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). Evolution 13, 452—468.
- LORENZ, K. 1958: The evolution of behavior. Sci. Amer. 199, 67—78.
- MARLER, P. 1957: Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour 11, 13—39.
- — 1959: Developments in the study of animal communication. In: BELL, P. R. (ed.): Darwin's Biological Work. London. 150—206.
- — 1963: Inheritance and learning in the development of animal vocalizations. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 228—243.
- MARMA, B. B. and V. V. YUNCHIS 1968: Observations on the breeding, management, and physiology of snow leopards (*P. uncia uncia*) at Kaunas Zoo from 1962 to 1967. Int. Zoo Yearbook 8, 66—74.
- MAZAK, V. 1965: Der Tiger. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 356. Wittenberg Lutherstadt.
- MEISSNER, K. 1976: Homologieforschung in der Ethologie. Jena.
- PERDECK, A. C. 1958: The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). Behaviour 12, 1—75.
- POCOCK, R. I. 1916: On the hyoidean apparatus of the lion (*F. leo*) and related species of the Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 8th series, 18, 222—229.
- — 1917: The classification of existing Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 8th series, 20, 329—350.
- RABB, G. B. 1959: Reproductive and vocal behavior in captive pumas. J. Mammal. 40, 616—617.
- REMANE, A. 1952: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.
- RESCHKE, B. 1960: Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. Zool. Inst. d. Humboldt-Universität. Berlin, Diplomarbeit (unveröffentl.).
- — 1966: Vergleichende Untersuchungen an Lautfolgen der Pantherinen. Wiss. Z. Karl-Marx-Universität. Leipzig, Math.-Nat., 15, 499—505.
- ROWELL, T. E. and R. A. HINDE 1962: Vocal communication by the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). Proc. Zool. Soc. London 138, 279—294.
- SANKHALA, K. S. 1967: Breeding behaviour of the tiger (*Panthera tigris*) in Rajasthan. Int. Zoo Yearbook 7, 133—147.
- SCHALLER, G. B. 1967: The Deer and the Tiger — A Study of Wildlife in India. Chicago and London.
- — 1972: The Serengeti Lion — A Study of Predator-Prey Relations. Chicago and London.
- SCHENKEL, R. 1966: Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. 23, 593—626.
- SCHNEIDER, K. M. 1932: Das Flehmen III. Der Zool. Garten (NF) 5, 200—226.
- — 1959: Zum Zahndurchbruch des Löwen (*Panthera leo*) nebst Bemerkungen über das Zehnen einiger anderer Großkatzen und der Hauskatze (*Felis catus*). Der Zool. Garten (NF) 22, 240—361.
- SCHUBERT, G. and M. SCHUBERT (1969): Lautformen und verwandtschaftliche Beziehungen einiger Laubsänger (*Phylloscopus*). Z. Tierpsychol. 26, 7—22.



- SIMPSON, G. G. 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, I—XVI, 1—350.
- STANĚK, V. J. 1956: Simba, das Löwenjunge. Prag.
- STRUHSAKER, T. T. 1967: Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In: ALTMANN, S. A. (ed.): Social Communication among Primates. Chicago and London. 281—324.
- TEMBROCK, G. 1960 a: Homologie-Forschung an Caniden-Lauten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Münster/Westf. 1959. Leipzig, Zool. Anz., Suppl. 23, 320—326.
- — 1960 b: Struktur- und Homologie-Probleme bei Lauten höherer Wirbeltiere. In: Forschungen und Wirken Bd. II, Festschrift zur 150-Jahr-Feier der Humboldt-Universität zu Berlin, 329—352.
- — 1962: Methoden der vergleichenden Lautforschung. In: Symposium theriologicum, Brno 1960. Praha. 329—338.
- — 1963 a: Acoustic behaviour of mammals. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 751—786
- — 1963 b: Probleme der Stammesgeschichte der Lautgebung. Biol. Rdsch. 1, 97—104.
- — 1965: Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität von Lautäußerungen bei Säugetieren. Z. Säugetierkde. 30, 257—273.
- — 1966: Probleme der Lautgestaltung bei höheren Wirbeltieren. Milu 2, 133—149.
- — 1967: Probleme der Phylogenie der Lautgebung der Säugetiere. Zool. Beitr. (NF) 13, 409—439.
- — 1968: Communication in land mammals. In: SEBEOK, T. A. (ed.): Animal Communication. Bloomington and London. 338—404.
- — 1970: Bioakustische Untersuchungen an Säugetieren des Berliner Tierparkes. Milu 3, 78—96.
- — 1971: Biokommunikation. Berlin.
- THEBERGE, J. B. and J. B. FALLS 1967: Howling as a means of communication in timber wolves. Amer. Zool. 7, 331—338.
- THIELCKE, G. 1970: Vogelstimmen. Berlin, Heidelberg und New York.
- THORPE, W. H. 1961: Bird Song: The Biology of Vocal Communication and Expression in Birds. London.
- TRENDELENBURG, F. 1950: Einführung in die Akustik. 2. Aufl. Berlin, Göttingen und Heidelberg.
- ULMER, F. 1966: Voices of the Felidae. Int. Zoo Yearbook 6, 259—262.
- VERBERNE, G. 1970: Beobachtungen und Versuche über das Flehmen katzenartiger Raubtiere. Z. Tierpsychol. 27, 807—827.
- VINCENT, F. 1963: Acoustic signals for auto-information or echolocation. In: BUSNEL, R.-G. (ed.): Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, and New York. 183 bis 227.
- WALTHER, F. 1963: Über die Möglichkeiten der Verhaltensforschung in Tiergärten. Säugetierkundl. Mitt. 11, 62—68.
- WEIGEL, I. 1961: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Sicht. Säugetierkundl. Mitt. 9, Sonderheft, 1—120.
- WICKLER, W. 1961: Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. 13, 303—365
- — 1965: Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. Naturwiss. 52, 441—444.
- — 1967: Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: HEBERER, G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. 3. Aufl. Bd. I. Stuttgart. 420—508.
- WINTER, P., PLOOG, D. W., and J. LATTA 1966: Vocal repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*), its analysis and significance. Exper. Brain Res. 1, 359—384.

- WOLFF, P. H. 1969: The natural history of crying and other vocalizations in early infancy. In: Foss, B. M. (ed.): Determinants of Infant Behaviour. vol. IV. London. 81 bis 109.
- WOLTER, B. und H.-M. LINKE 1967: Vergleichende Untersuchungen der Lautgebung von Feliden unter besonderer Berücksichtigung der Ontogenese. Zool. Inst. d. Humboldt-Univ. Berlin, Staatsexamensarbeit (unveröffentl.).
- WÜRDINGER, I. 1970: Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten (*Anser indicus*, *A. caeruleus*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*). Z. Tierpsychol. 27, 257—302.
- YOUNG, S. P. and E. A. GOLDMAN 1946: The Puma, Mysterious American Cat. Amer. Wildlife Inst., Washington, D. C.
- ZARAPKIN, S. 1939: Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zueinander. Z. Säugetierkde. 14, 220—224.
- ZIMEN, E. 1971: Wölfe und Königspudel — vergleichende Verhaltensbeobachtungen. München.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gustav Peters  
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie  
Arbeitsgruppe Wuppertal  
Boettingerweg 37  
5600 Wuppertal — BRD

Angenommen am 6. November 1977

## 14. Abbildungen und Tabellen

### Vorbemerkung

Nahezu alle Lautformen sind in zwei Darstellungsweisen, zuerst „contour (quantize)“/WB (s. Abb. 1 a) und dann „normal“/NB (s. Abb. 1 b), abgebildet. Lautelemente in der gleichen Darstellungsweise innerhalb derselben Abbildung (Abb. 95 b ≠ Abb. 95 c) folgen in ihrem ursprünglichen zeitlichen Abstand aufeinander, ansonsten sind die Laute fortlaufend in die Koordinatensysteme einmontiert.

Die relative Intensitätsabstufung der Frequenzanteile innerhalb eines Lautes geben im „quantize display“ die Konturflächen unterschiedlicher Graustufe wieder. Die einzelnen Intensitätsniveaus umfassen jeweils ein Intervall von 6 dB, bei maximaler Aussteuerung lassen sich 8 solcher Niveaus erfassen. Bisweilen ergeben sich unterschiedliche relative Graustufen in den verschiedenen Lautspektrogrammen durch das mehrfache Umkopieren für die Herstellung der Abbildungen, diese Unterschiede besagen nichts über das Intensitätsverhältnis der Laute.

Teilweise ergeben sich ebenso Unterschiede in der abgebildeten Frequenzzusammensetzung desselben Lautes zwischen den beiden Darstellungsweisen, auch dies ist auf das mehrfache Umkopieren zurückzuführen. In den Rufreihendiagrammen sind die Ruf- und Pausenlängen sowie die relativen Intensitätsstufen der Einzelrufe erfasst. Die Rufe sind als schwarze, die zwischen ihnen liegenden Pausen als weiße Säulen dargestellt, die Intensitätsstufen der Rufe sind zu einem Graph des Intensitätsverlaufs innerhalb der Rufreihe im selben Koordinatensystem zusammengestellt. Beim Leopard und beim Leguar sind im unteren Koordinatensystem in dieser Weise (der einleitende Hauptruf mit Nachstoßelement und) die Nachstoßer mit den dazwischenliegenden Pausen dargestellt, im oberen entsprechend in diesen Pausenräumen die Vorstoßer.

Vor den Abbildungen der Lautformen einer Art befindet sich jeweils eine tabellarische Zusammenstellung mit deren wichtigsten Strukturmerkmalen.

### Zeichenerklärung

- (I) : Innenaufnahme  
 (Das abgebildete Lautspektrum zeigt einen Laut, der innerhalb eines geschlossenen Raumes [Gebäudes] aufgezeichnet wurde; daher sind geringfügige strukturelle Veränderungen aufgrund des Halleffektes zu bedenken.)
- + : Merkmal ausgebildet
- (+) : Merkmal nur schwach oder selten ausgebildet
- ? : Merkmal wahrscheinlich nicht ausgebildet
- : Merkmal nicht vorhanden bzw. nicht anwendbar
- ? : keine Aussage zur Merkmalsausprägung möglich
- ↙ : regelmäßige Veränderung eines Merkmals in Pfeilrichtung
- < : kleiner als bzw. unterhalb von
- > : größer als bzw. oberhalb von

## Abkürzungsverzeichnis

1. Atmungsphase:  
ex — expirativ; in — inspirativ
2. Frequenzverteilung:  
kl — klangartig; sp — spektral
3. interner Intensitätswechsel:  
rh — rhythmisch
4. relative Intensität:  
g — gering; m — mittel; h — hoch
5. Lauterzeugung/-ausformung:  
k — kehlig/oral; n — nasal
6. Lautformen:  
Cop — spezifische Lautformen im Zusammenhang der Kopula  
G — Gurren  
H — Hauptruf  
Hm — Hauptruf mit Nachstoßelement  
M — Mauzen  
N — Nachstoßer  
Nel — Nachstoßelement im Hauptruf mit Nachstoßelement  
Ni — Nieslaut  
Pr — Prusten  
Pu — Puffing  
Q — Quären  
Sch — Schnurren  
sN — separater Nachstoßer  
sR — strukturierte Rufreihe  
V — Vorstoßer  
Vr — Vogelruf  
W — Wah-wah-Laut  
Z — zusammengesetzter Rolligkeitslaut  
(Abweichende Abkürzungen sind in den jeweiligen Abbildungen oder Tabellen vermerkt.)
7. Reihung:  
ar — arhythmisch; rh — rhythmisch

|                          | AK I |    |      | AK II |    |      | AK III |    |      | AK IV |    |      | AK V |    |      | AK VI |    |      |    |     |
|--------------------------|------|----|------|-------|----|------|--------|----|------|-------|----|------|------|----|------|-------|----|------|----|-----|
|                          | w    | m  | ges. | w     | m  | ges. | w      | m  | ges. | w     | m  | ges. | w    | m  | ges. | w     | m  | ges. |    |     |
| <i>Puma concolor</i>     | I    | 2  | -    | 2     | 3  | -    | 5      | 1  | 2    | 4     | 7  | 2    | 3    | -  | 5    | -     | 8  | 4    | -  | 12  |
|                          | A    | 6  | -    | 6     | 4  | -    | 8      | 2  | 19   | 2     | 23 | 2    | 35   | -  | 37   | -     | 76 | 19   | -  | 95  |
| <i>Neofelis nebulosa</i> | I    | -  | -    | -     | -  | -    | 2      | 2  | -    | -     | 2  | 2    | -    | -  | 2    | 1     | 1  | 7    | -  | 8   |
|                          | A    | -  | -    | -     | -  | -    | 15     | 19 | -    | -     | 19 | 31   | -    | -  | 31   | 4     | 2  | 62   | -  | 68  |
| <i>Uncia uncia</i>       | I    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | 2  | 2    | -     | 4  | -    | -    | -  | 2    | -     | 3  | 3    | -  | 6   |
|                          | A    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | 5  | 5    | -     | 10 | -    | -    | -  | 7    | 30    | 15 | -    | 45 |     |
| <i>Panthera tigris</i>   | I    | 6  | 1    | -     | 2  | 1    | 2      | 5  | 1    | 6     | 1  | 8    | 2    | 3  | 1    | 6     | 1  | 2    | -  | 21  |
|                          | A    | 26 | 5    | -     | 31 | 8    | 7      | 5  | 20   | 1     | 56 | 7    | 64   | 8  | 9    | 8     | 25 | 4    | 3  | 114 |
| <i>Panthera onca</i>     | I    | 1  | -    | -     | 2  | -    | 2      | 1  | 1    | -     | 2  | -    | -    | -  | 2    | 1     | 3  | 4    | 5  | 9   |
|                          | A    | 11 | -    | -     | 11 | -    | 6      | -  | 6    | 9     | 3  | -    | 12   | -  | 11   | 21    | -  | 32   | 73 | 102 |
| <i>Panthera pardus</i>   | I    | 2  | 1    | -     | 3  | -    | 3      | 1  | 2    | 1     | 4  | -    | -    | -  | 1    | -     | 1  | 9    | 8  | 17  |
|                          | A    | 9  | 5    | -     | 14 | -    | 20     | 20 | 1    | 11    | 2  | 14   | -    | -  | 1    | -     | 1  | 80   | 59 | 139 |
| <i>Panthera leo</i>      | I    | 1  | -    | 4     | 5  | 2    | 2      | -  | 4    | 4     | 1  | -    | 5    | 3  | 1    | 1     | 5  | -    | -  | 15  |
|                          | A    | 1  | -    | 4     | 5  | 12   | 7      | -  | 19   | 58    | 3  | -    | 61   | 4  | 13   | 5     | 22 | -    | 23 | 106 |
| Tigon                    | I    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | -  | -    | -     | -  | -    | -    | -  | -    | -     | -  | 3    | -  | 3   |
|                          | A    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | -  | -    | -     | -  | -    | -    | -  | -    | -     | -  | 39   | -  | 39  |
| Leguar                   | I    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | -  | -    | -     | -  | -    | -    | -  | -    | -     | -  | 1    | -  | 1   |
|                          | A    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | -  | -    | -     | -  | -    | -    | -  | -    | -     | -  | 11   | -  | 11  |
| Leopon                   | I    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | -  | -    | -     | -  | -    | -    | -  | 2    | 1     | -  | 3    | -  | 6   |
|                          | A    | -  | -    | -     | -  | -    | -      | -  | -    | -     | -  | -    | -    | 29 | 10   | -     | 39 | -    | 73 | 118 |

Tab. 1: Analysiertes Tonbandmaterial (eine Aufnahme enthält meist mehrere Laute)

Zeichenerklärung: I: Anzahl der Individuen

A: Anzahl der Tonbandaufnahmen

w: weiblich

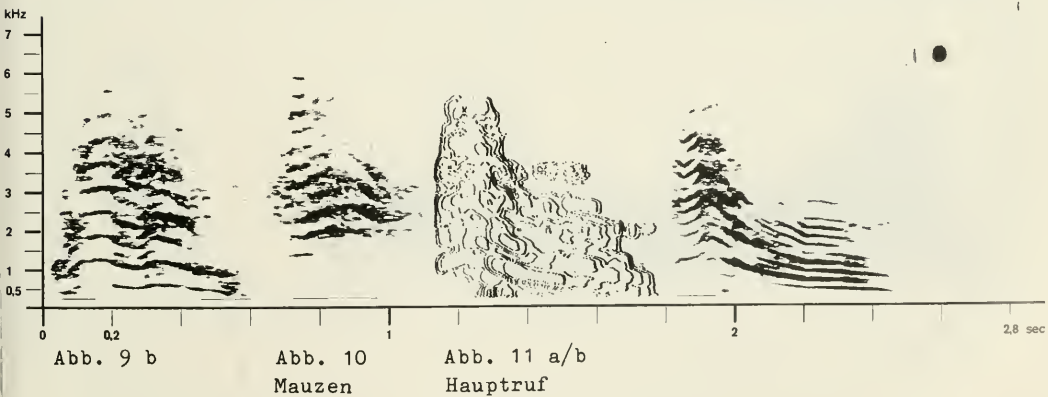
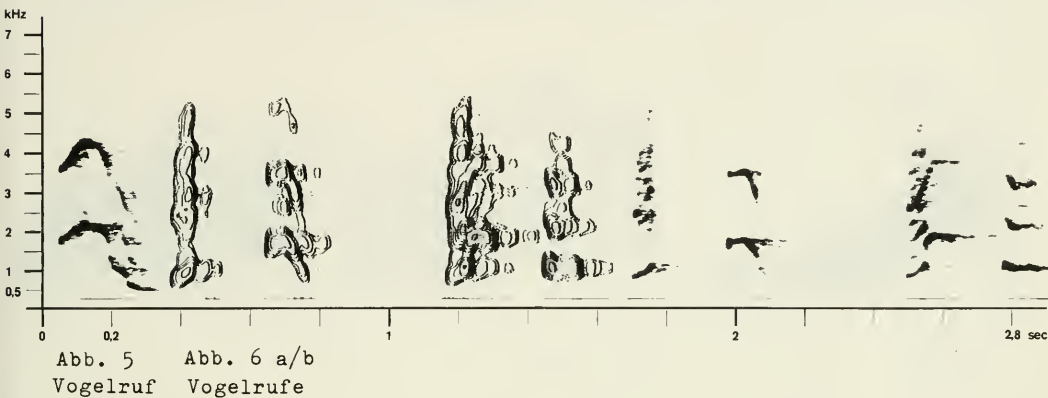
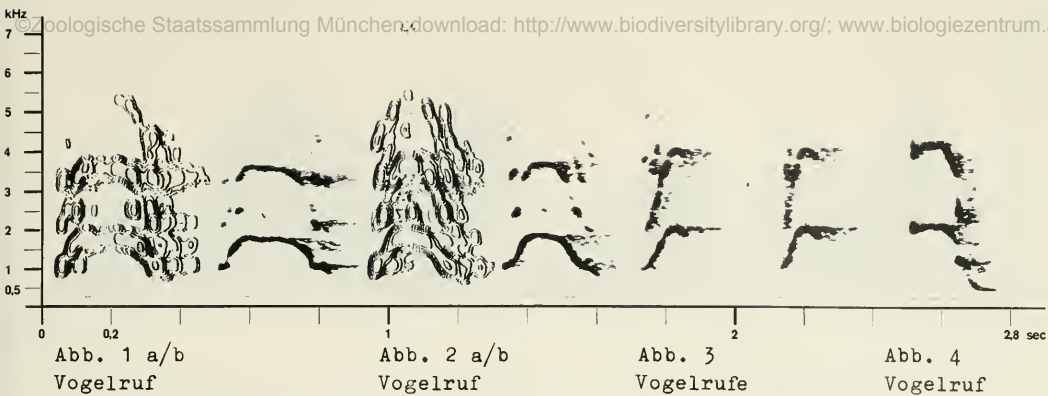
m: männlich

u: Geschlecht unbestimmt

ges.: Gesamtzahl

|                             | Vr       | M       | H       | Z              | Sch            | G            | W              |
|-----------------------------|----------|---------|---------|----------------|----------------|--------------|----------------|
| Lauterzeugung               | k        | k       | k       | k              | k              | k            | k              |
| Atmungsphase                | ex       | ex      | ex      | ex/in          | ex/in          | ex           | ex             |
| rel. Intens.                | g - m    | g - m   | m - h   | g - m - h      | g              | g            | g              |
| interner Intens. wechsel    | (+)      | (+)     | (+)     | + rh           | + rh           | + rh         | (+)            |
| Lautdauer [sec]             | 0.15-0.7 | 0.3-1.2 | 0.6-3.4 | <1 bis mehrere | <1 bis mehrere | 0.3-0.5      | -              |
| Kopplung                    | ?        | (+)     | +       | +              | +              | (an Vr u. M) | +              |
| Reihung                     | ar       | ar      | ar      | ar             | ar             | ar           | ar             |
| Pausendauer [sec]           | -        | -       | -       | -              | -              | -            | -              |
| Silbigkeit                  | (+)      | (+)     | +       | +              | -              | -            | (+)            |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.5->7   | 0.3-7   | 0.2-7   | 0.2->7         | 0.2-5          | 0.2-4        | -              |
| Grundanteile [kHz]          | 1-5      | 0.5-5   | 0.6-5   | 1-5            | <1             | <3           | -              |
| Intens. max. [kHz]          | 1.2-4.2  | 1.5-2.5 | 2.5-3.0 | 1.5-4          | 0.3            | 0.2-0.5      | -              |
| Frequenzverteilung          | kl/(sp)  | kl/sp   | kl/(sp) | kl/sp          | sp             | sp           | sp             |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 4:1  | bis 2:1 | bis 3:1 | bis 3:1        | -              | -            | -              |
| Bemerkungen                 | -        | -       | -       | -              | -              | -            | keine Analysen |

Tab. 2: *Puma (Puma concolor)* Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere



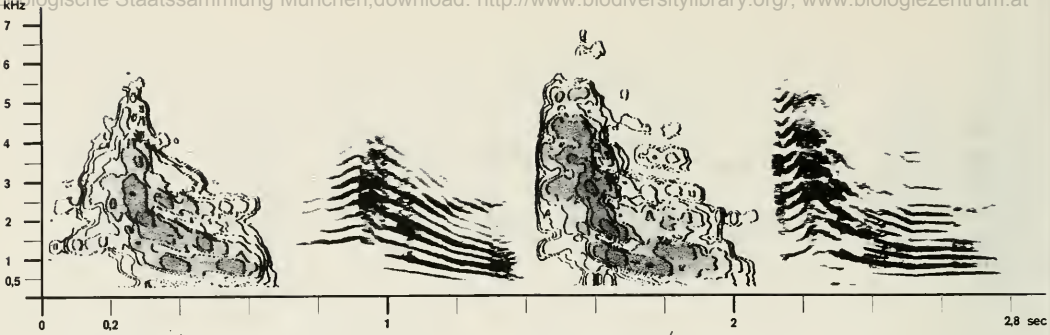


Abb. 12 a/b  
Hauptruf

Abb. 13 a/b  
Hauptruf

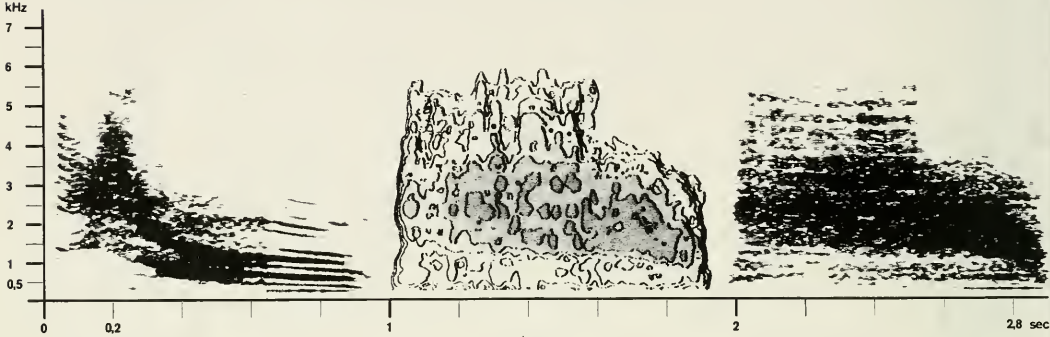


Abb. 14  
Hauptruf

Abb. 15 a/b  
Hauptruf

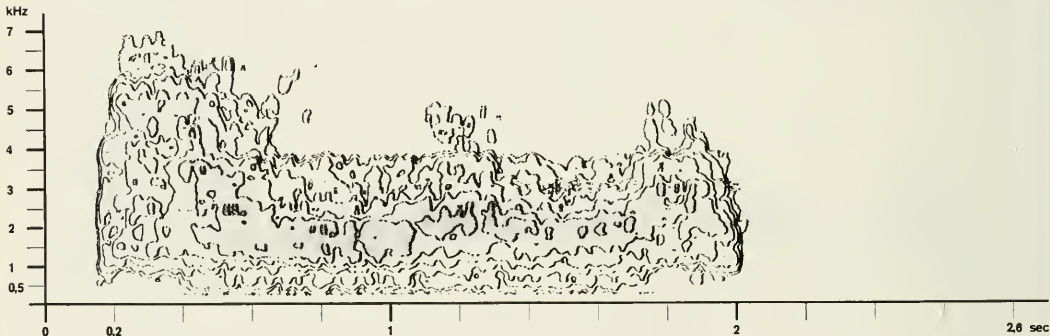


Abb. 16 a  
Hauptruf, gekoppelte Form

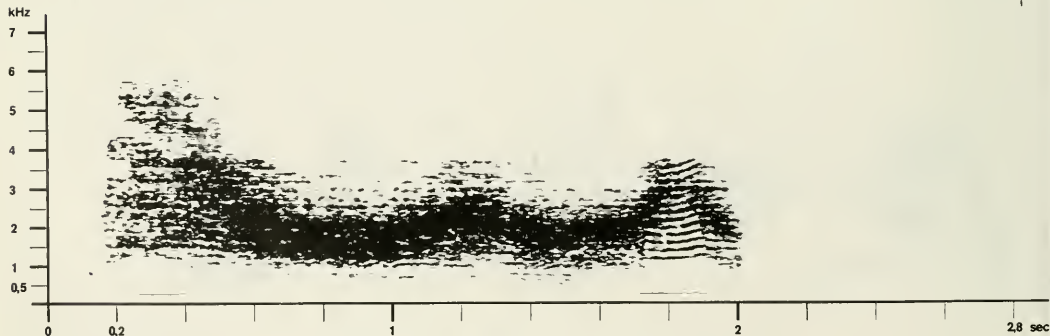


Abb. 16 b



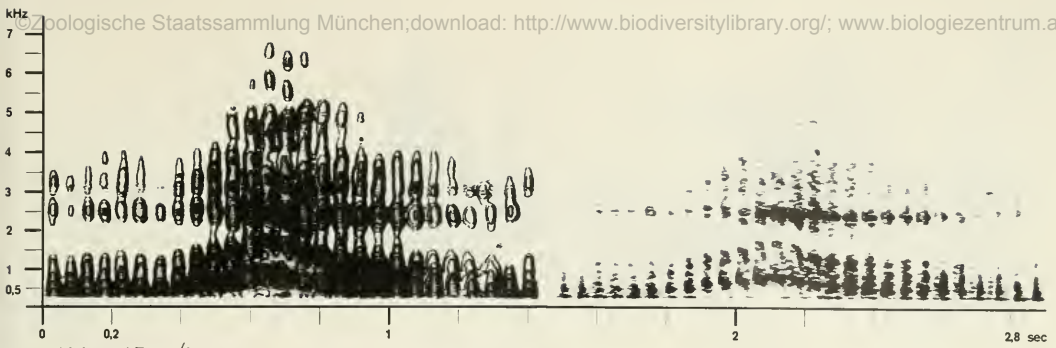


Abb. 17 a/b

zusammengesetzter Rolligkeitslaut mit überwiegendem Schnurranteil



Abb. 18

Abb. 19

Abb. 20

zusammengesetzter Rolligkeitslaut aus Vogelruf und Schnurren



Abb. 21 die anschließenden Abbildungen zeigen den Übergang zu einer strukturell dem Hauptruf entsprechenden Ausbildung des Mauzanteiles

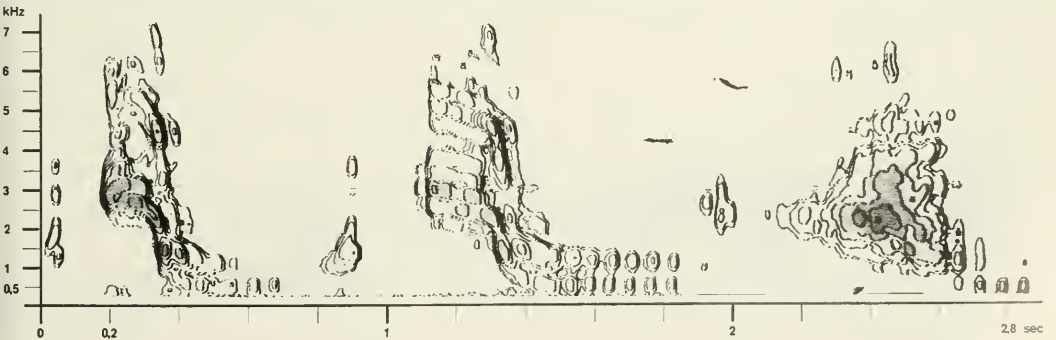
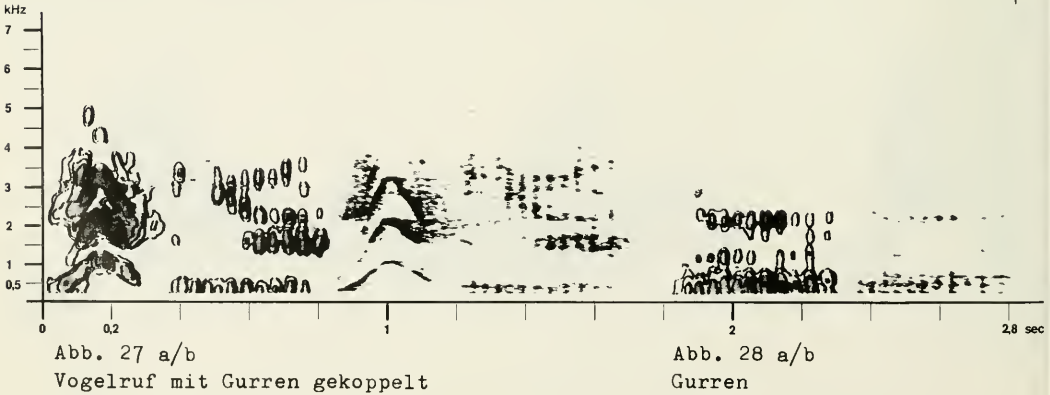
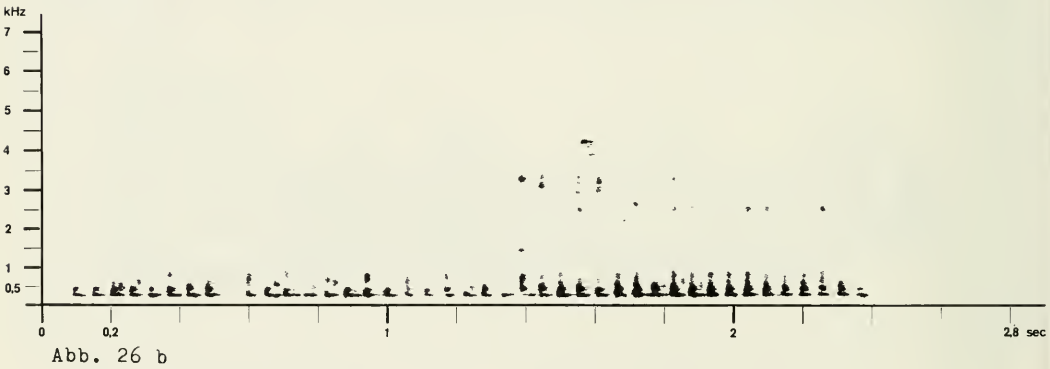
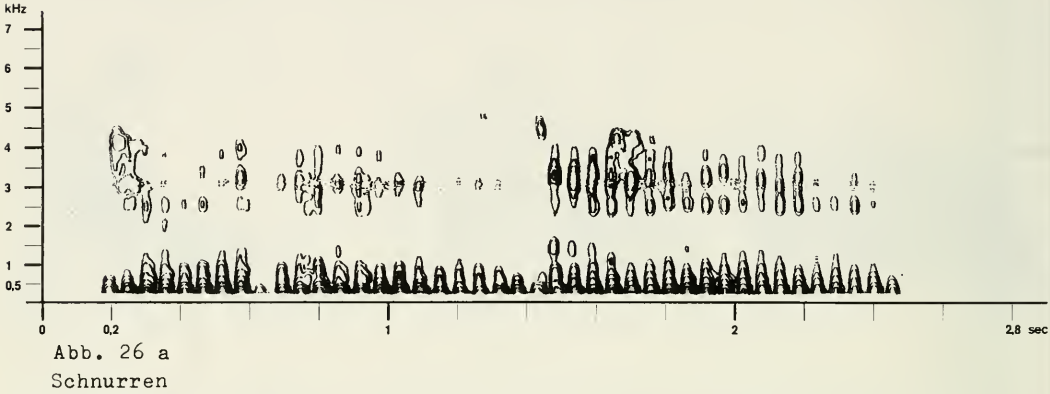
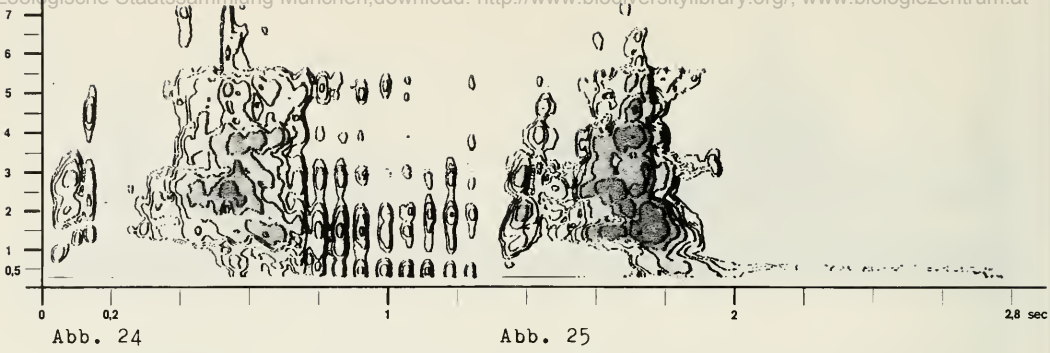


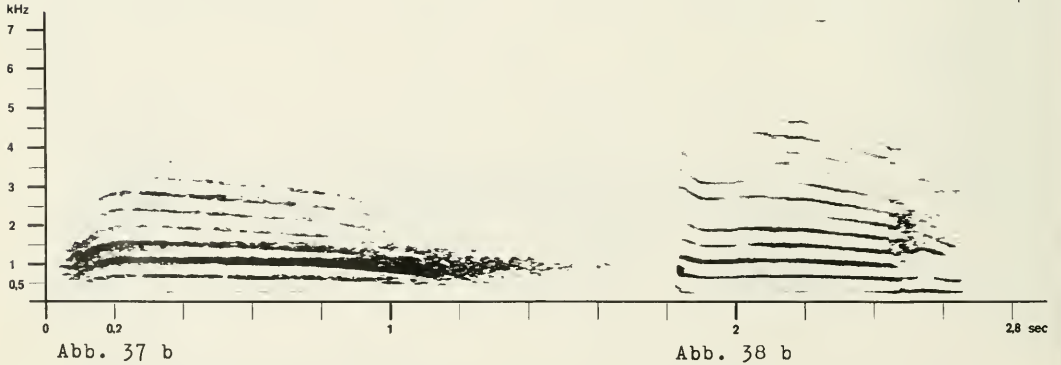
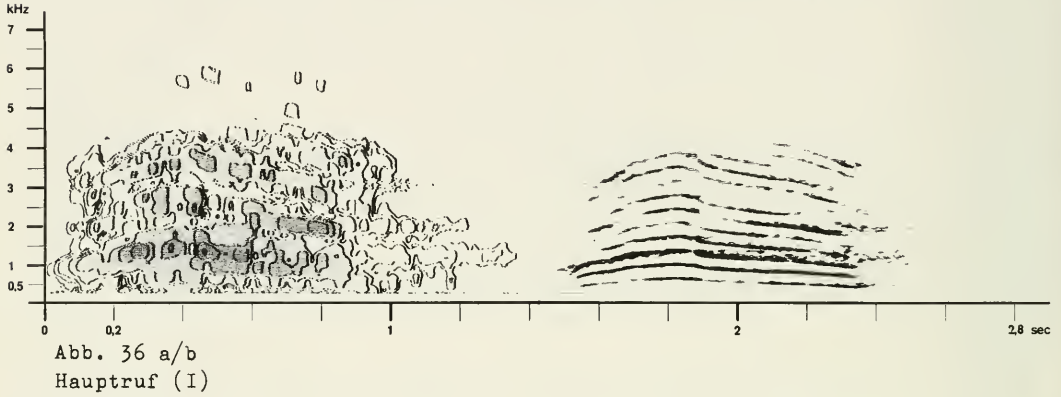
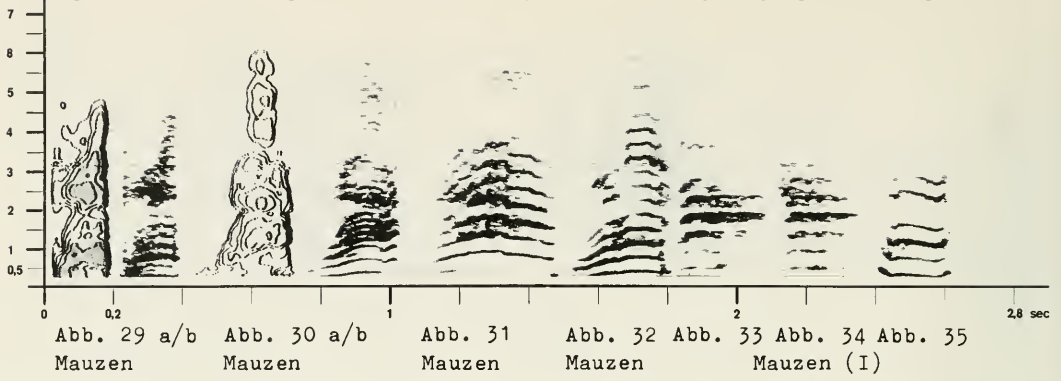
Abb. 22

Abb. 23



|                                     | M       | H       | Hm             | Pr               |
|-------------------------------------|---------|---------|----------------|------------------|
| Laut-<br>erzeugung                  | k       | k       | k              | k/n              |
| Atmungs-<br>phase                   | ex      | ex      | ex             | ex               |
| rel.<br>Intens.                     | g - m   | m - (h) | m - (h)        | g                |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | (+)     | (+)     | +<br>rh im Nel | +<br>rh          |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.2-0.7 | 0.4-4.6 | 1.0-2.4        | 0.5-0.7          |
| Kopplung                            | +       | +       | (+)            | +<br>(an Mauzen) |
| Reihung                             | ar      | ar      | ar             | ar               |
| Pausendauer<br>[sec]                | -       | -       | -              | -                |
| Silbig-<br>keit                     | (+)     | (+)     | +              | -                |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.25-6  | 0.2-7   | 0.2-7          | 0.1->7           |
| Grundanteile<br>[kHz]               | 0.5-3   | <3      | <4             | <3               |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 1.1-2.4 | 1.0-1.2 | 1.0-1.4        | <0.5             |
| Frequenz-<br>verteilung             | kl/(sp) | kl/(sp) | kl u. sp       | sp               |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | 5:4     | bis 3:2 | 3:2            | -                |
| Bemerkungen                         | -       | -       | selten         | -                |

Tab. 3: Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere



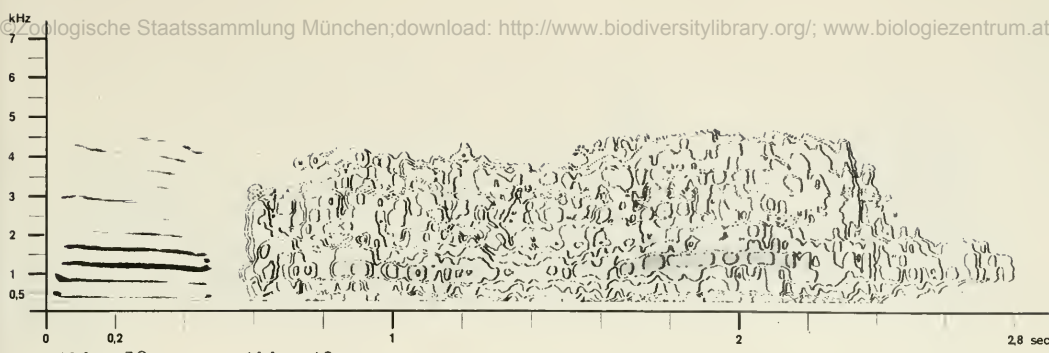


Abb. 39 Hauptruf (I)      Abb. 40 a Hauptruf, gekoppelte Form (I)

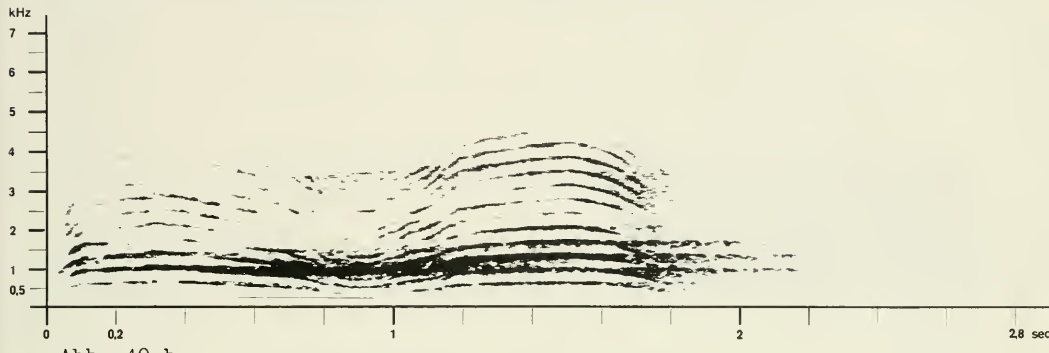


Abb. 40 b

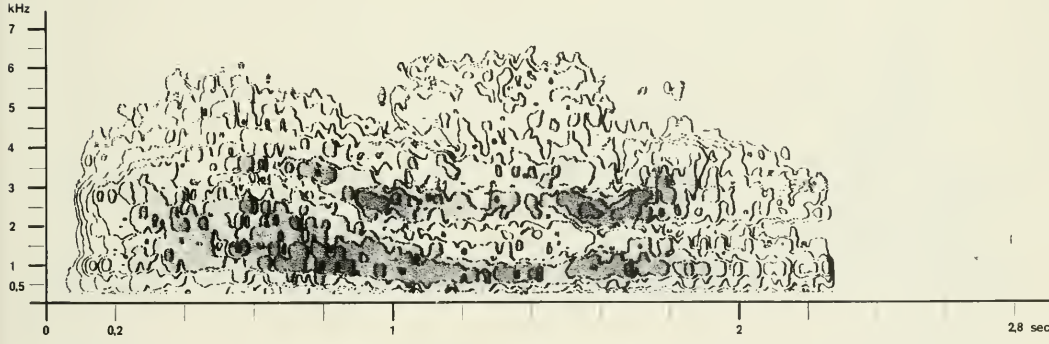


Abb. 41 a Hauptruf mit NachstoBelement (I)

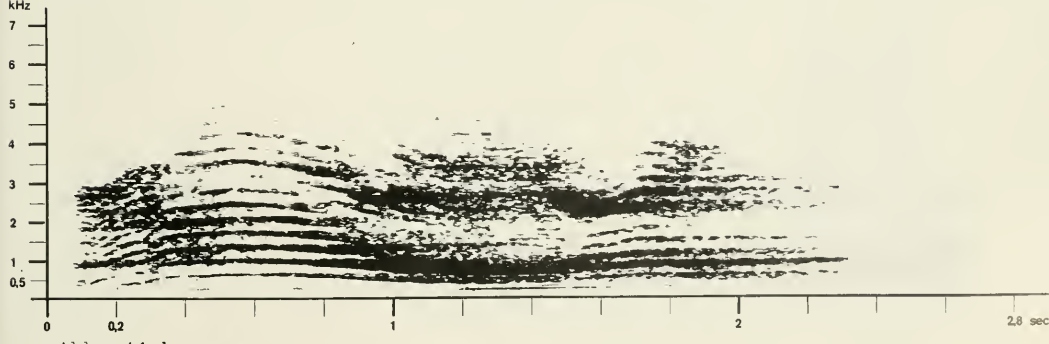


Abb. 41 b

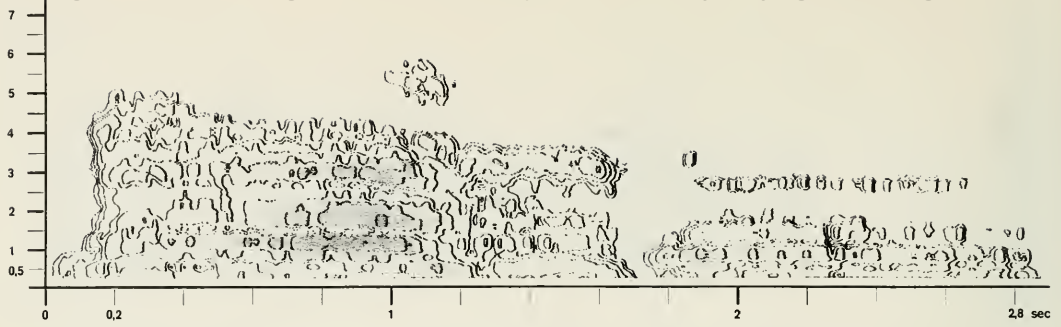


Abb. 42 a  
Hauptruf mit Ansatz zu NachstoBelement (I)

Abb. 43 a  
Hauptruf (I)

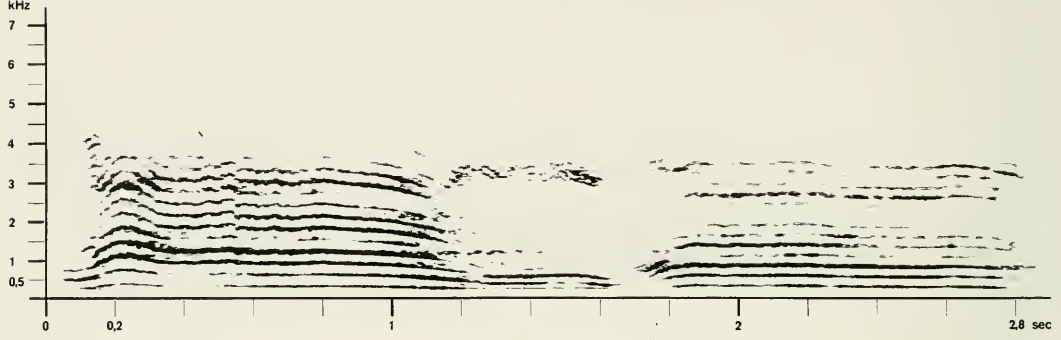


Abb. 42 b

Abb. 43 b



Abb. 44 a/b  
Mauzen mit Prusten gekoppelt

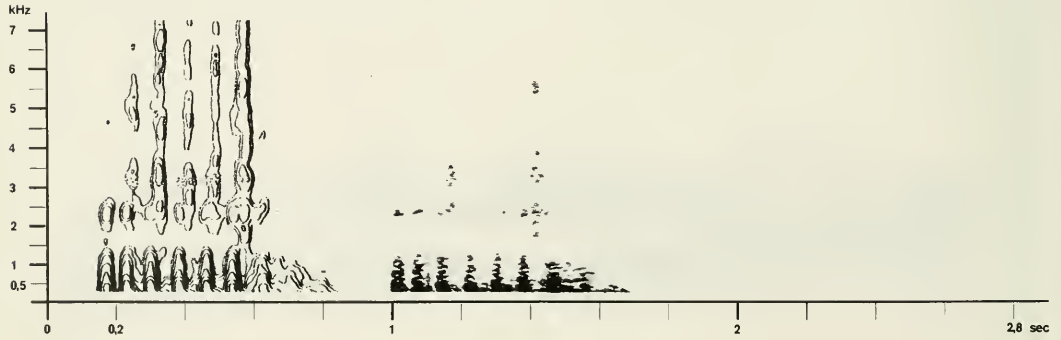
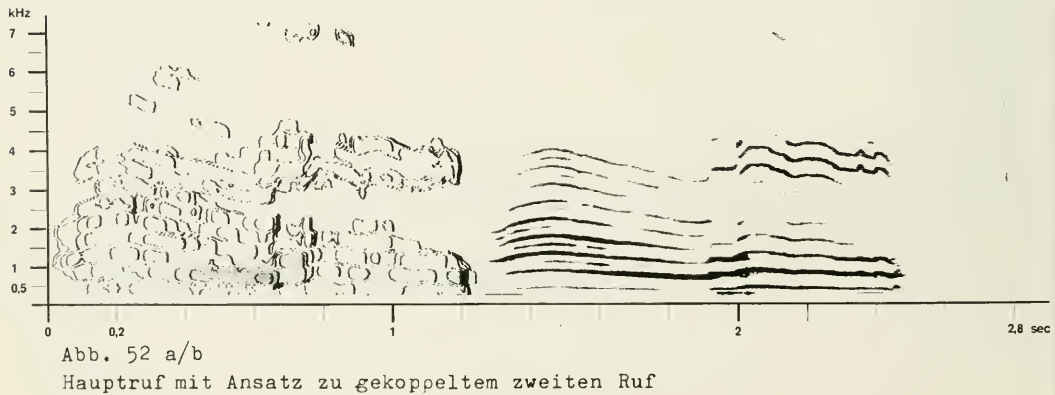
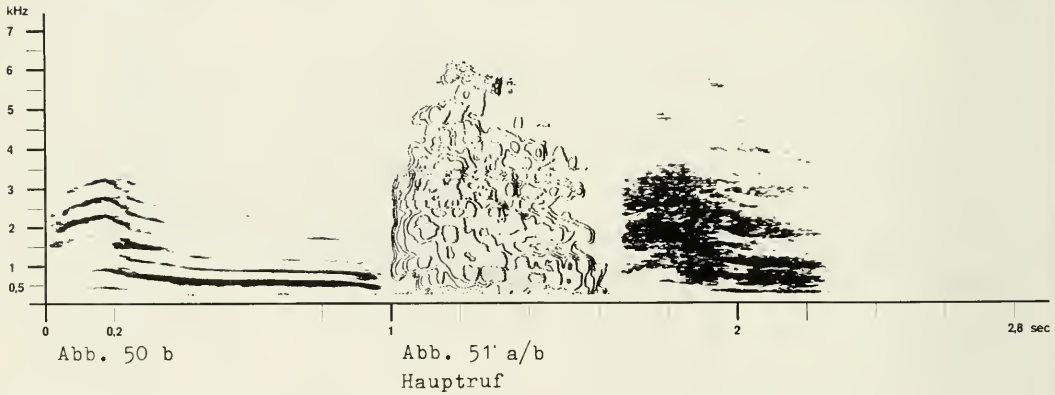
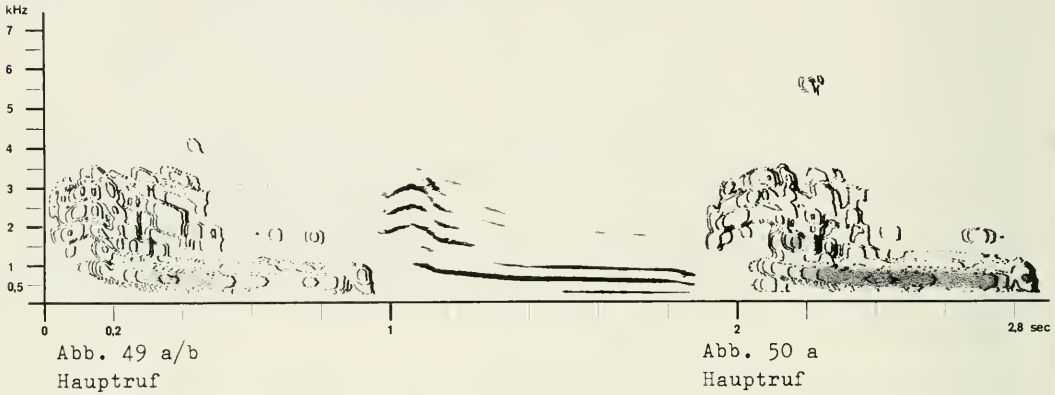
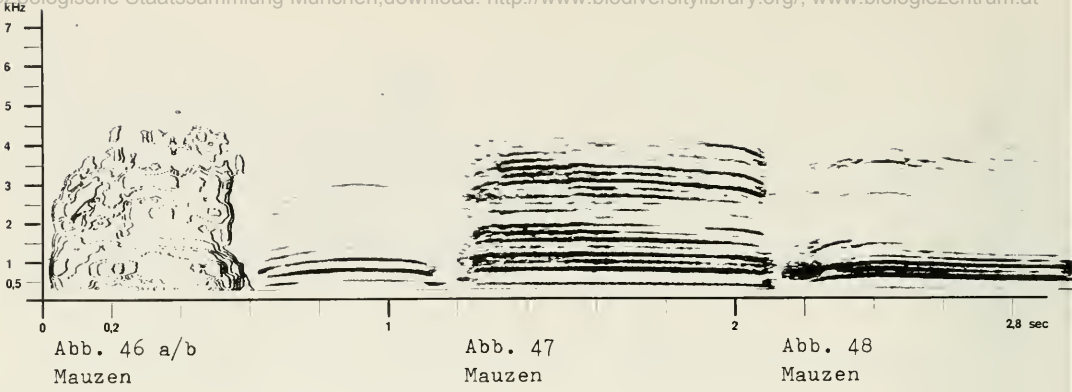


Abb. 45 a/b  
Prusten

|                                     | M       | H        | Pr                 |
|-------------------------------------|---------|----------|--------------------|
| Laut-<br>erzeugung                  | k       | k        | k/n                |
| Atmungs-<br>phase                   | ex      | ex       | ex                 |
| rel.<br>Intens.                     | g - m   | m - h    | g                  |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | (+)     | (+)      | +<br>rh            |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.4-1.5 | 0.5-5    | 0.5-0.7            |
| Kopplung                            | +       | +        | (+)<br>(an Mauzen) |
| Reihung                             | ar      | ar       | ar                 |
| Pausendauer<br>[sec]                | -       | -        | -                  |
| Silbig-<br>keit                     | (+)     | +        | -                  |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.2-7   | 0.2-7    | 0.2->7             |
| Grundanteile<br>[kHz]               | <3      | <3       | <5                 |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 0.6-1   | 0.6-0.85 | 0.5                |
| Frequenz-<br>verteilung             | kl/(sp) | kl/(sp)  | sp                 |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | 4:3     | bis 2:1  | -                  |
| Bemerkungen                         | -       | -        | -                  |

Tab. 4: Schneeleopard (*Uncia uncia*) Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere





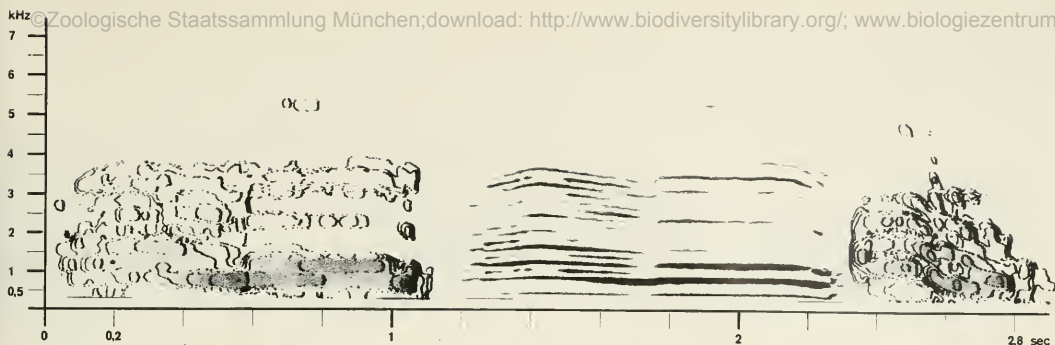


Abb. 53 a/b  
Hauptruf

Abb. 54 a  
Hauptruf



Abb. 54 b

Abb. 55 a/b  
Hauptruf

Abb. 56 a/b  
Hauptruf



Abb. 57  
Hauptruf

Abb. 58  
Hauptruf

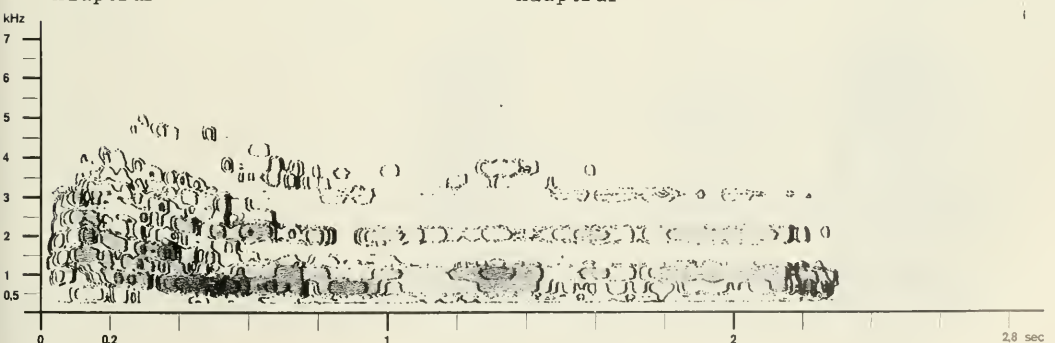


Abb. 59  
Hauptruf

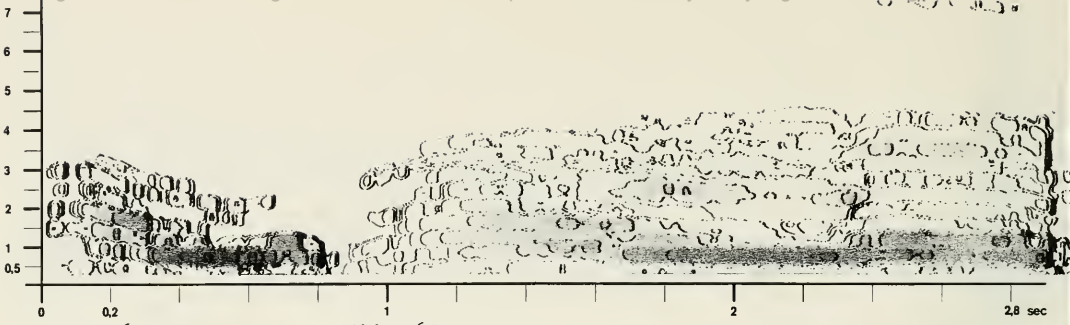


Abb. 60  
Hauptruf

Abb. 61  
Hauptruf mit hochfrequenter Zusammensetzung des Lautendes

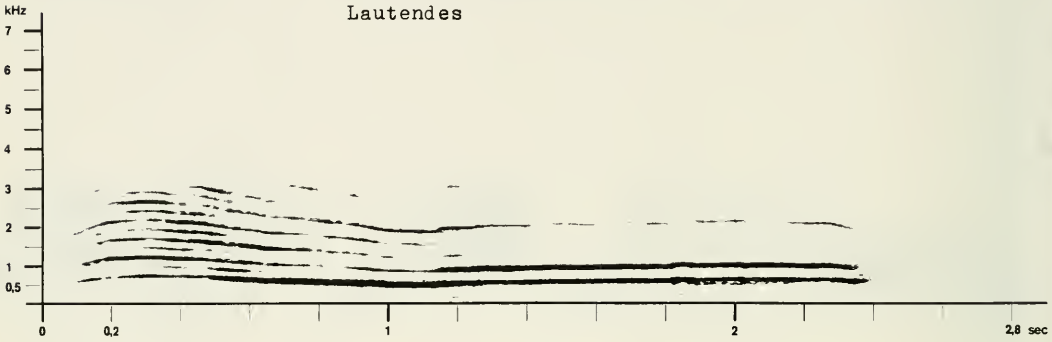


Abb. 62  
Hauptruf

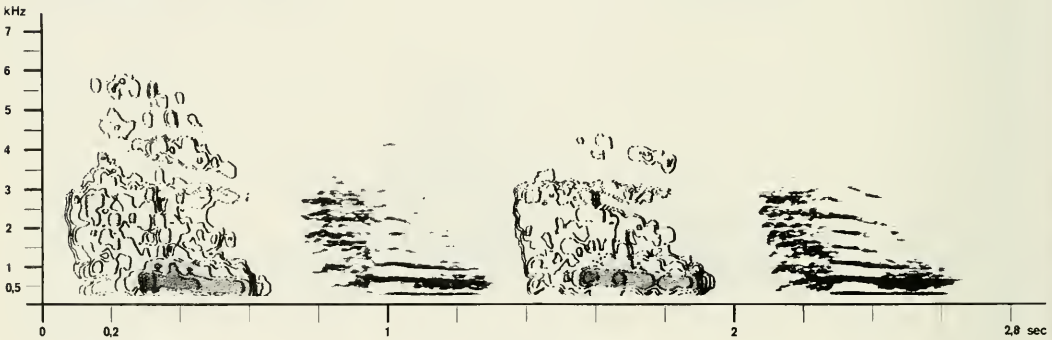


Abb. 63 a/b  
Hauptruf

Abb. 64 a/b  
Hauptruf

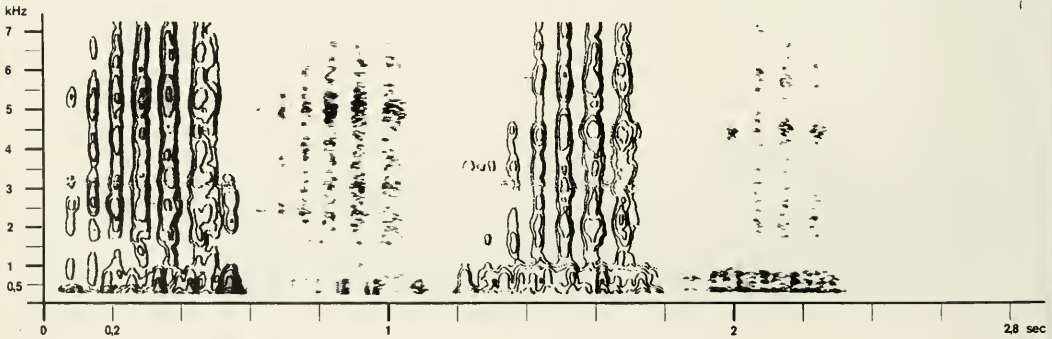


Abb. 65 a/b  
Prusten

Abb. 66 a/b  
Prusten (I)

|                                     | M       | H       | Hm             | Pr                 |
|-------------------------------------|---------|---------|----------------|--------------------|
| Laut-<br>erzeugung                  | k       | k       | k              | k/n                |
| Atmungs-<br>phase                   | ex      | ex      | ex             | ex                 |
| rel.<br>Intens.                     | g – m   | m – h   | (g–m) – h      | g                  |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | (+)     | (+)     | +<br>rh im Nel | +<br>rh            |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.6–4.5 | 0.7–4.9 | 0.7–2.4        | 0.5–0.8            |
| Kopplung                            | +       | +       | –              | (+)<br>(an Mauzen) |
| Reihung                             | ar      | ar      | ar             | ar                 |
| Pausendauer<br>[sec]                | –       | –       | –              | –                  |
| Silbigkeit                          | (+)     | (+)     | +              | –                  |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.15–4  | 0.1–6   | 0.1–>7         | 0.1–>7             |
| Grundanteile<br>[kHz]               | <1      | <1.5    | <3             | 1–6                |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 0.3–0.7 | 0.5–0.8 | 0.2–0.4        | 2–4                |
| Frequenz-<br>verteilung             | kl/(sp) | kl/(sp) | kl u. sp       | sp                 |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | gering  | gering  | bis 7:5        | –                  |
| Bemer-<br>kungen                    | –<br>–  | –       | –              | –                  |

Tab. 5: Tiger (*Panthera tigris*) Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere

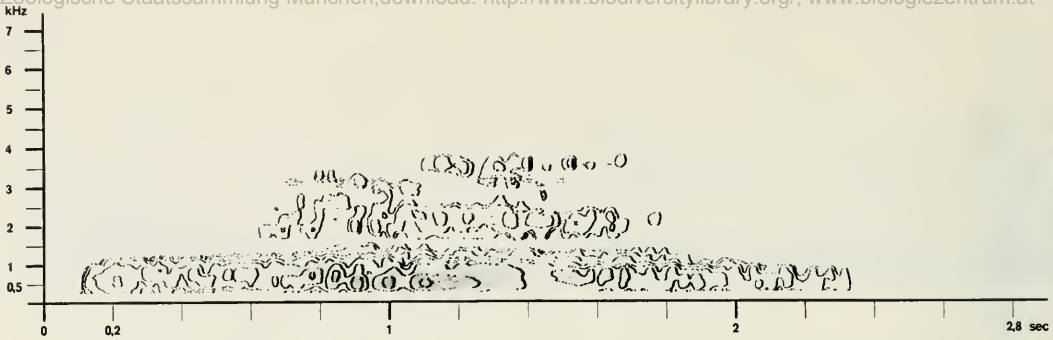


Abb. 67 a  
Mauzen (I)

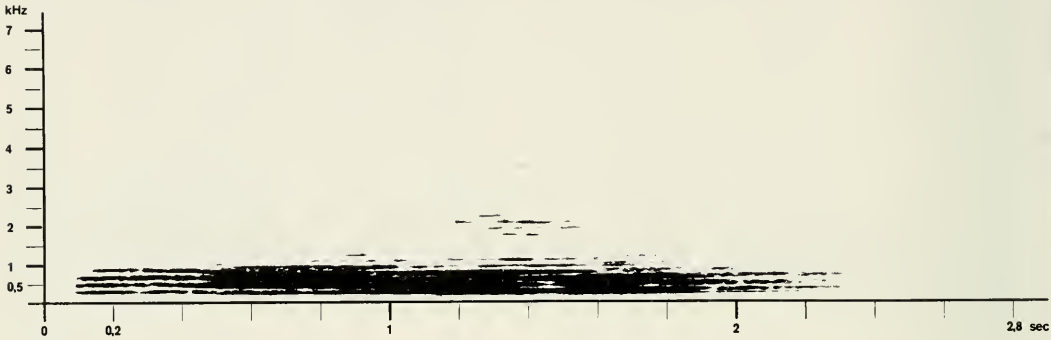


Abb. 67 b

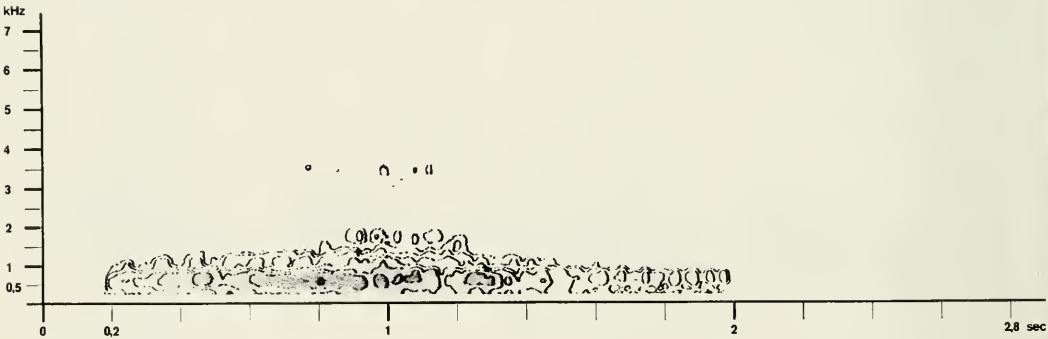


Abb. 68 a  
Mauzen (I)

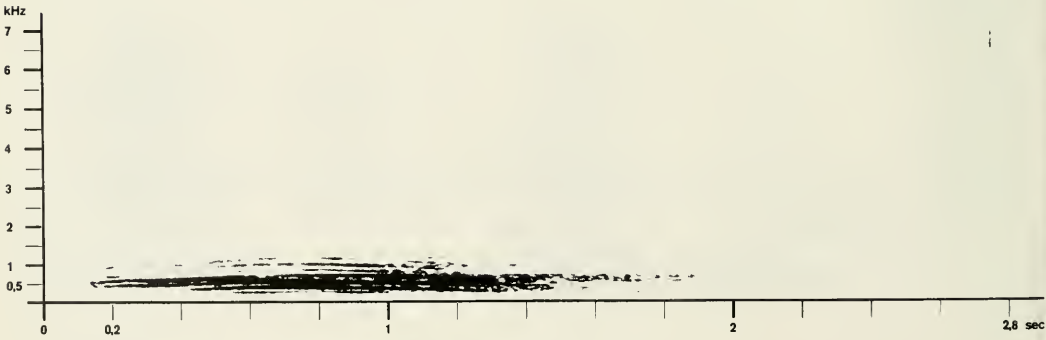


Abb. 68 b

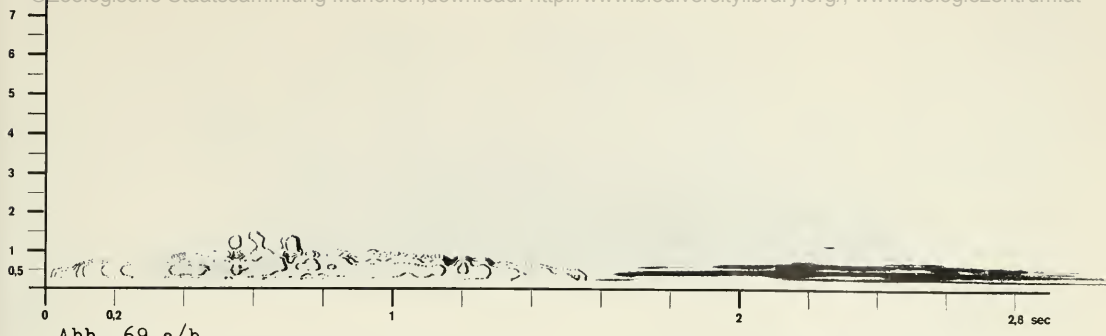


Abb. 69 a/b  
Mauzen



Abb. 70 a  
Hauptruf (I)

Abb. 71 a  
Hauptruf

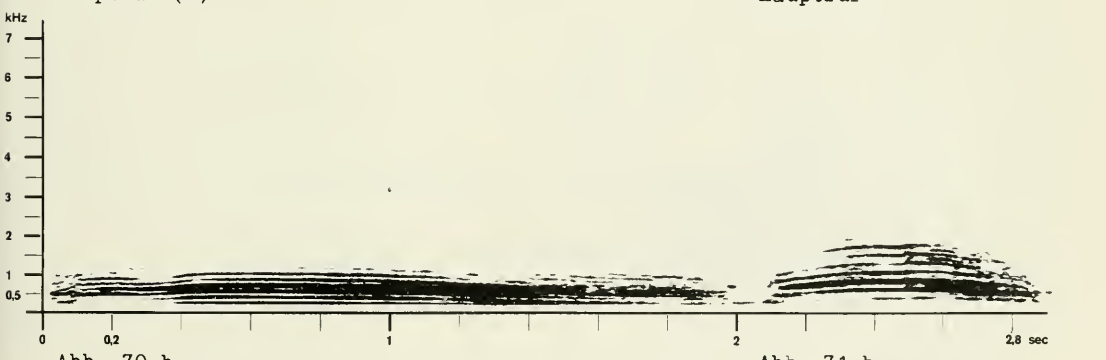


Abb. 70 b

Abb. 71 b



Abb. 72  
Hauptruf (I)

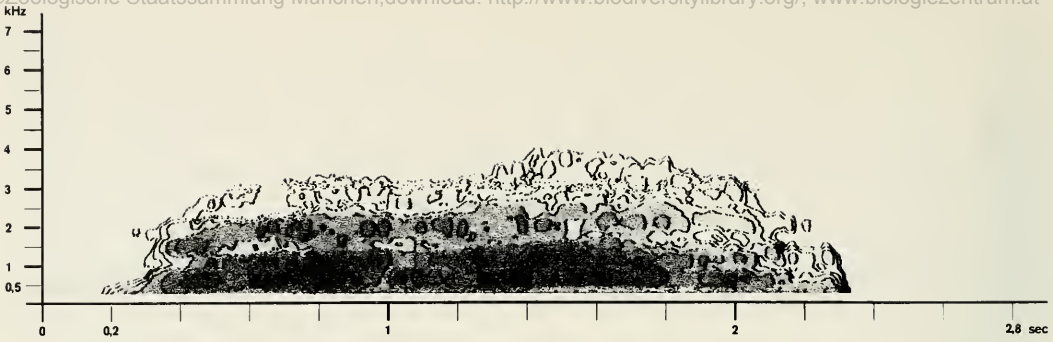


Abb. 73 a  
Hauptruf, gekoppelte Form (I)

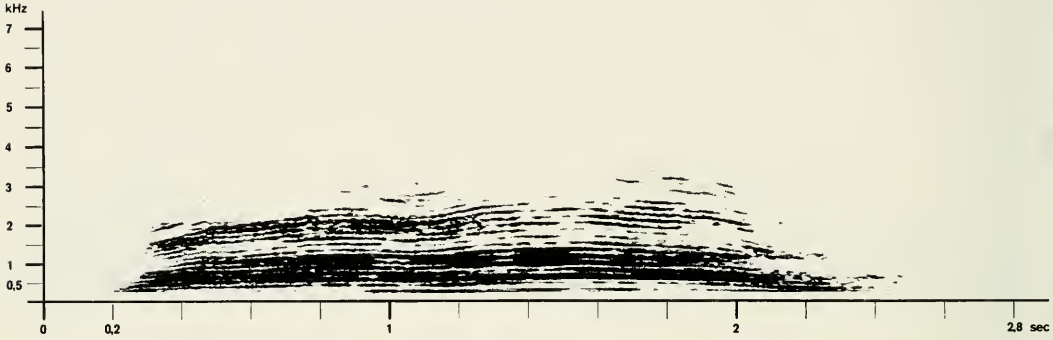


Abb. 73 b

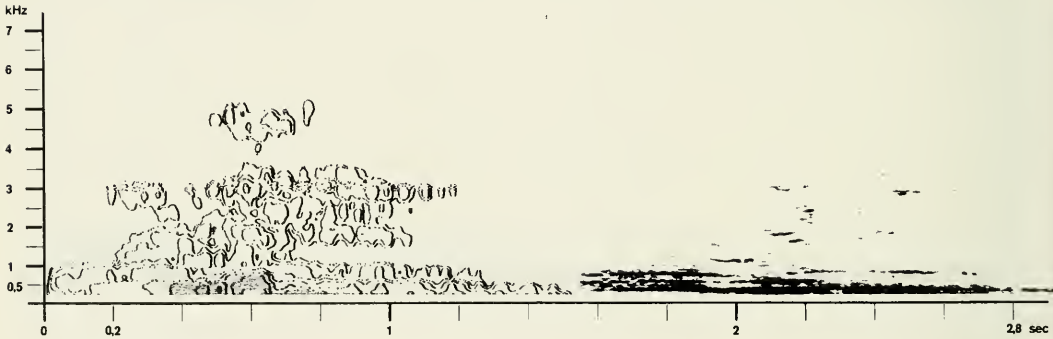


Abb. 74 a/b  
Hauptruf mit Nachstoßelement

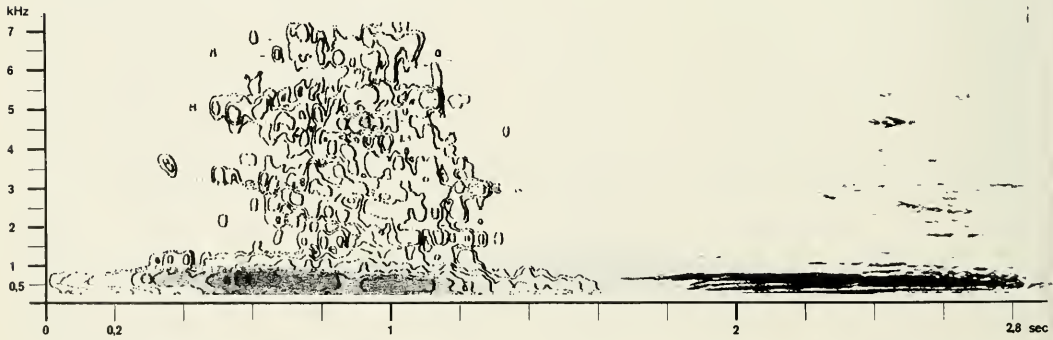


Abb. 75 a/b  
Hauptruf mit Nachstoßelement



Abb. 76 a  
Hauptruf mit NachstoBelement

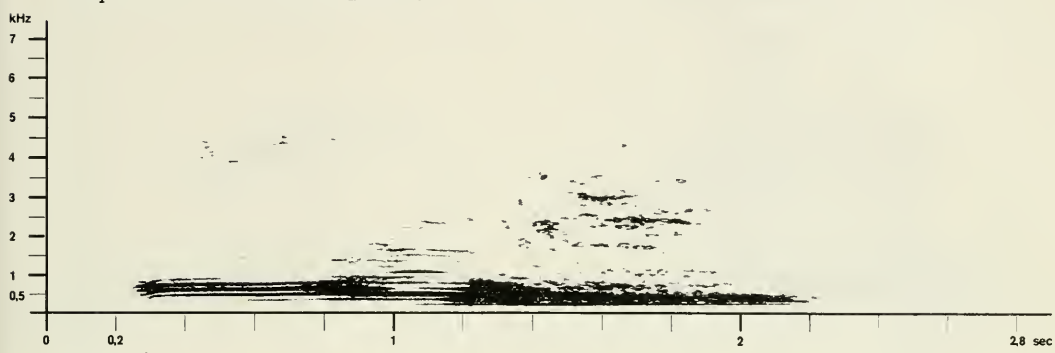


Abb. 76 b

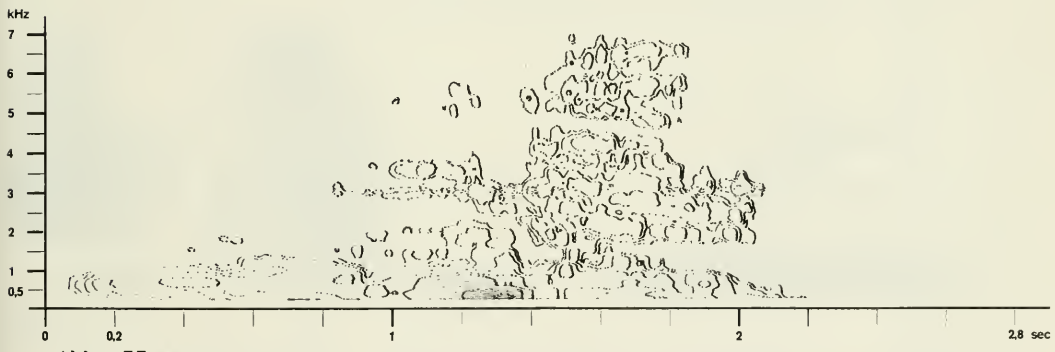


Abb. 77 a  
Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit NachstoBelement



Abb. 77 b

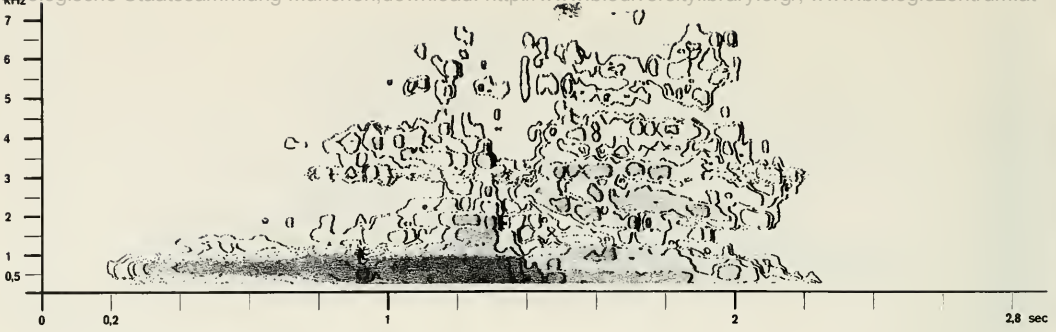


Abb. 78  
Hauptruf mit NachstoBelement

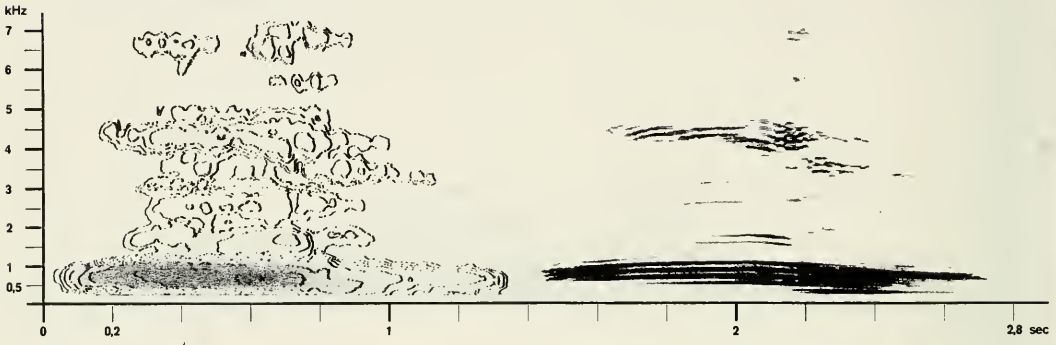


Abb. 79 a/b  
Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit NachstoBelement

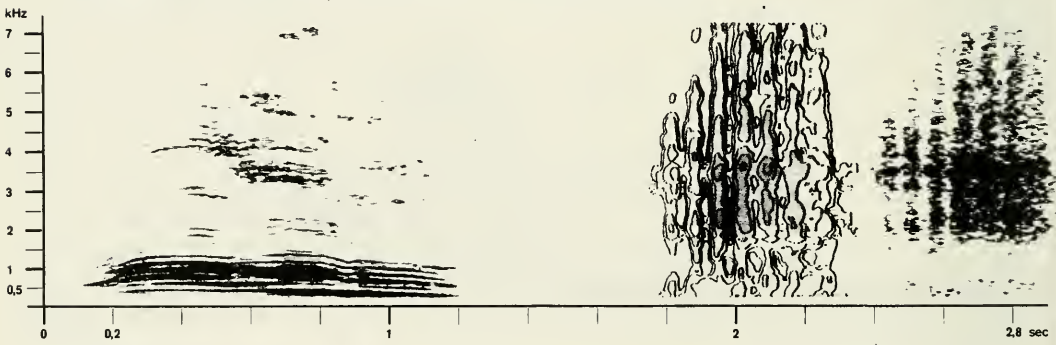


Abb. 80  
Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit NachstoBelement

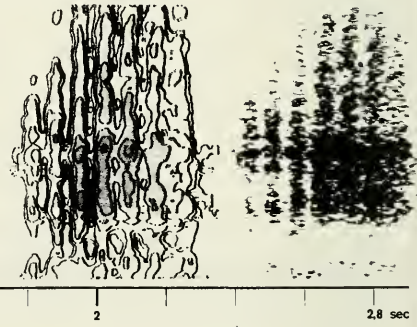


Abb. 81 a/b  
Prusten (I)

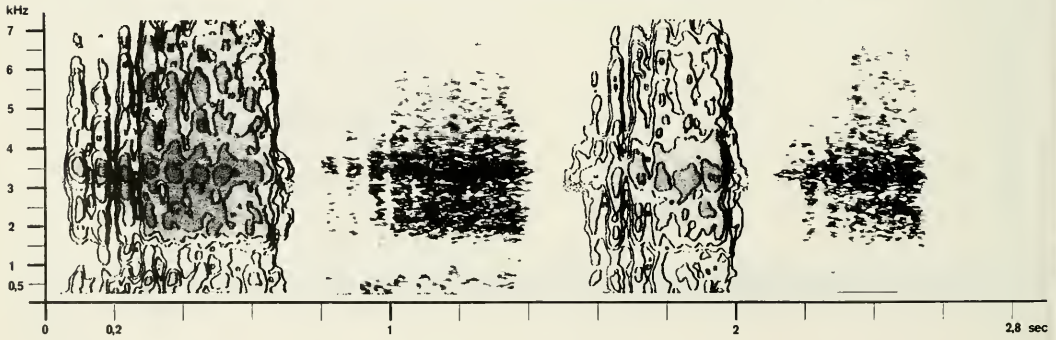


Abb. 82 a/b  
Prusten (I)

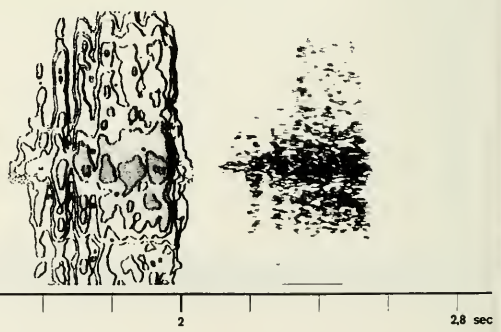


Abb. 83 a/b  
Prusten (I)



|                             | M       | H       | Hm             | sN      | N         | V        | sR                | Pr                 |
|-----------------------------|---------|---------|----------------|---------|-----------|----------|-------------------|--------------------|
| Lauterzeugung               | k       | k       | k              | k       | k         | k        | k                 | k/n                |
| Atmungsphase                | ex      | ex      | ex             | ex      | ex        | in       | ex/(in)           | ex                 |
| rel. Intens.                | g - m   | m - h   | (g-m) - h      | g - m   | g - m - h | g        | (g-m) - h         | g                  |
| interner Intens. wechsel    | (+)     | (+)     | +<br>rh im Nel | +<br>rh | +<br>rh   | +<br>rh  | (+)               | +<br>rh            |
| Lautdauer [sec]             | 0.3-2.2 | 0.7-1.3 | 0.6-1.4        | 0.3-0.6 | 0.2-0.25  | 0.1      | 12-40             | 0.4-0.8            |
| Kopplung                    | (+)     | -?      | -              | -       | -         | -        | -                 | (+)<br>(an Mauzen) |
| Reihung                     | ar      | ar      | ar/rh          | ar/rh   | rh        | rh       | rh                | ar                 |
| Pausendauer [sec]           | -       | -       | -              | -       | 0.1       | 0.3      | -                 | -                  |
| Silbigkeit                  | (+)     | (+)     | +              | -       | -         | -        | -                 | -                  |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.15-7  | 0.15-7  | 0.15->7        | 0.15->5 | 0.15->7   | 0.15-3.5 | -                 | 0.2->7             |
| Grundanteile [kHz]          | <4      | <4      | <3             | <3      | <3.5      | <1       | -                 | 1.5-4.5            |
| Intens. max. [kHz]          | 0.7-1   | 0.6-1.2 | 0.6-2.1        | 0.25    | 0.25      | 0.3      | -                 | 2.0-4.0            |
| Frequenzverteilung          | kl/(sp) | kl/(sp) | kl u. sp       | sp      | sp/(kl)   | sp       | -                 | sp                 |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | 3:2     | 3:2     | 3:2            | -       | 4:3       | -        | -                 | -                  |
| Bemerkungen                 | -       | -       | -              | -       | -         | -        | geb. aus Hm, N, V | -                  |

Tab. 6: Jaguar (*Panthera onca*) Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere

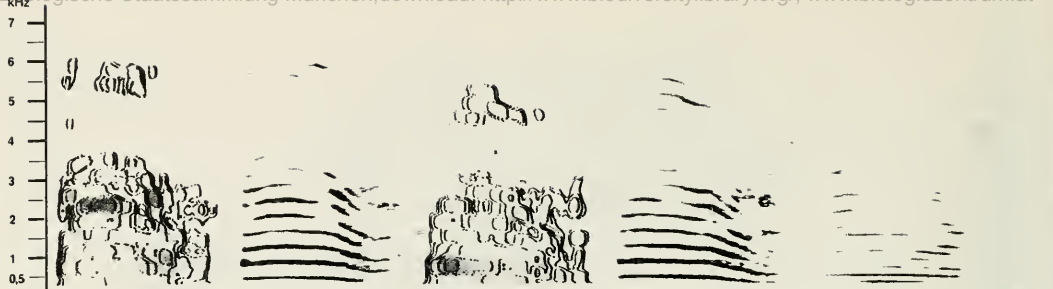


Abb. 84 a/b  
Mauzen

Abb. 85 a/b  
Mauzen

Abb. 86  
Mauzen



Abb. 87  
Mauzen

Abb. 88 a/b  
Mauzen



Abb. 89 a/b  
Hauptruf

Abb. 90  
Hauptruf



Abb. 91  
Hauptruf

Abb. 92 a/b  
Hauptruf mit NachstoBelement

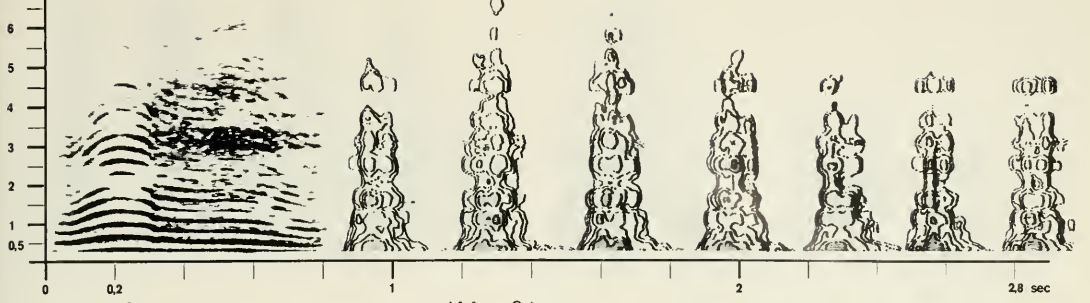


Abb. 93 Hauptruf mit Nachstoßelement  
Abb. 94 a Nachstoßerserie

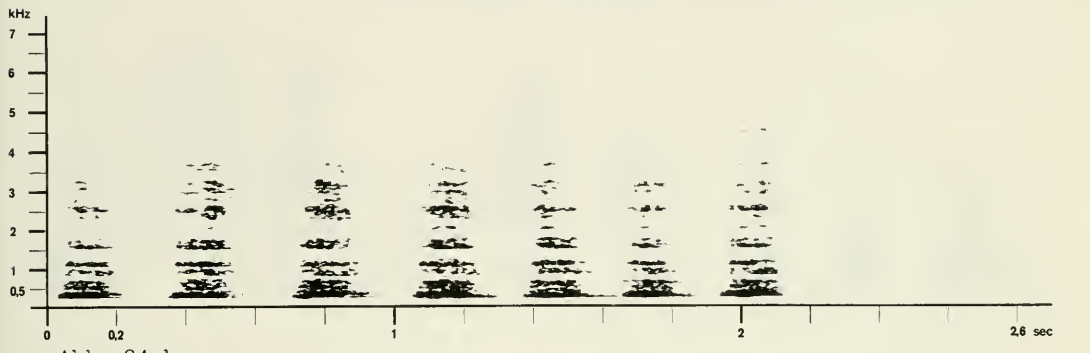


Abb. 94 b

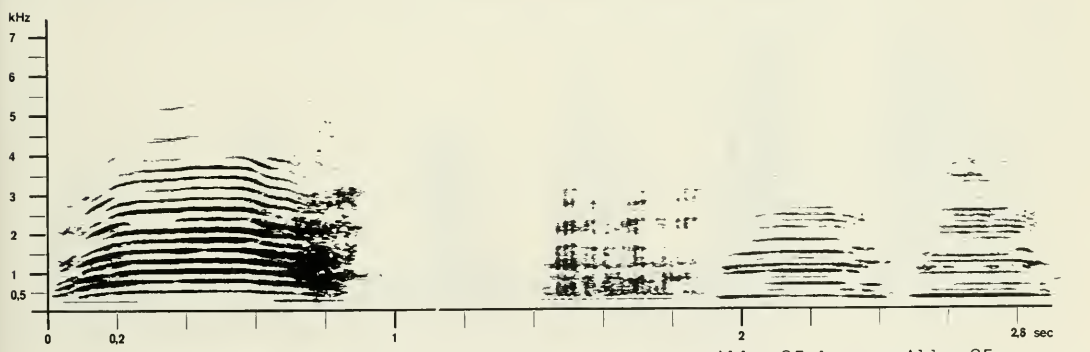


Abb. 95 a Zwischenform Hauptruf/Hauptruf mit Nachstoßelement mit anschließendem separaten Nachstoßer  
Abb. 95 b  
Abb. 95 c

die Abbildungen zeigen den Übergang von einer mauzartigen Struktur zu voller Ausbildung des internen rhythmischen Intensitätswechsels im separaten Nachstoßer

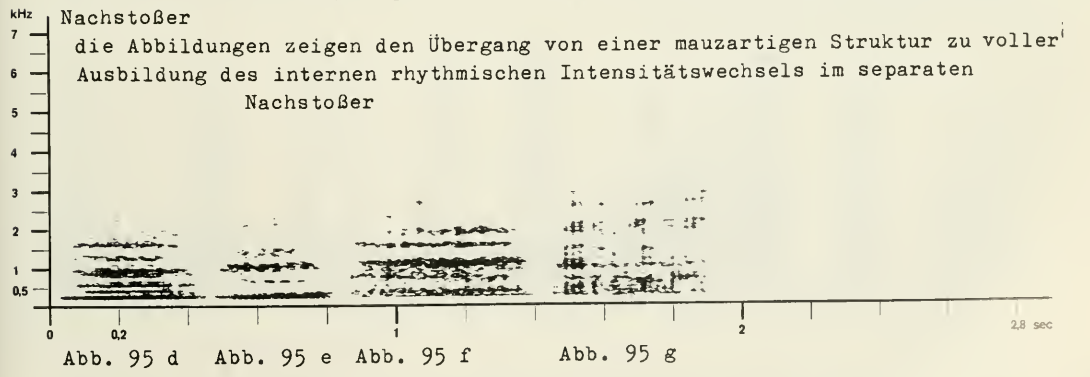


Abb. 95 d Abb. 95 e Abb. 95 f Abb. 95 g

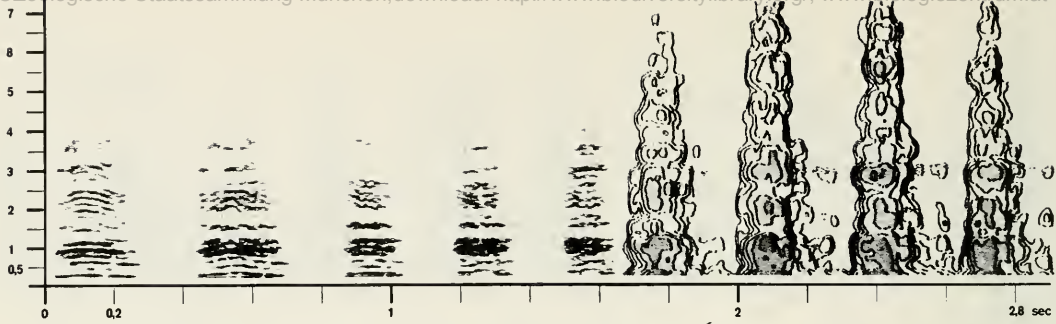


Abb. 95 h

Abb. 96 a

Nachstoßer mit zunehmend spektraler Frequenzverteilung

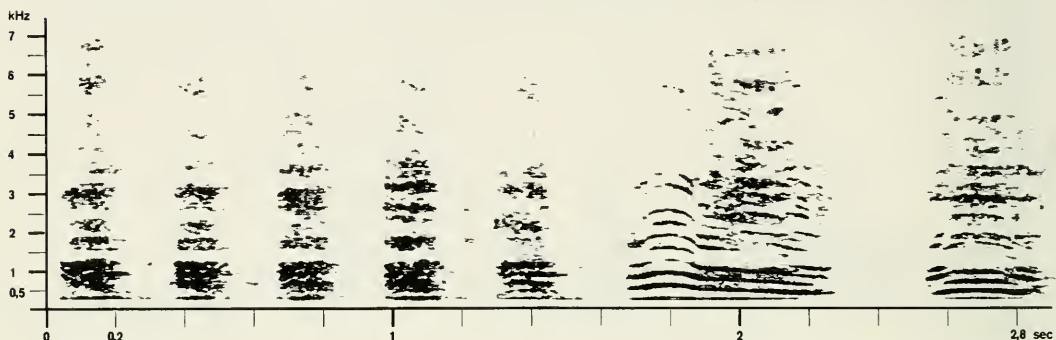


Abb. 96 b

Abb. 97

Nachstoßer mit jeweils anschließendem Vorstoßer und Nachstoßer Hauptruf mit Nachstoßelement

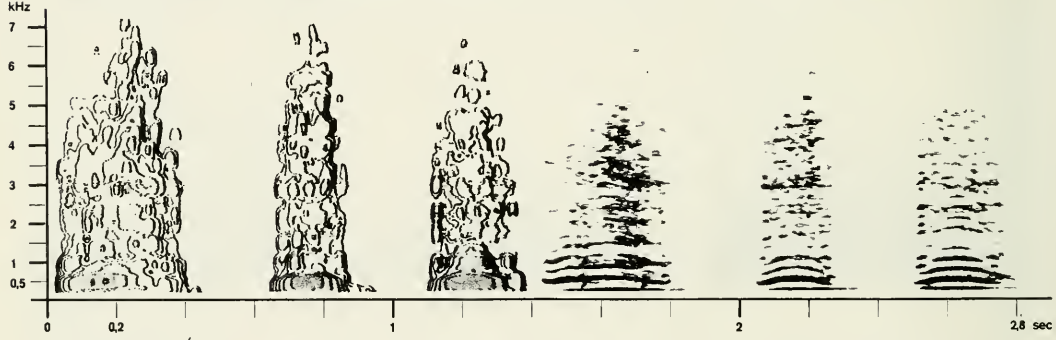


Abb. 98 a/b

Beginn einer strukturierten Rufreihe mit Hauptruf mit Nachstoßelement und anschließend Nachstoßern

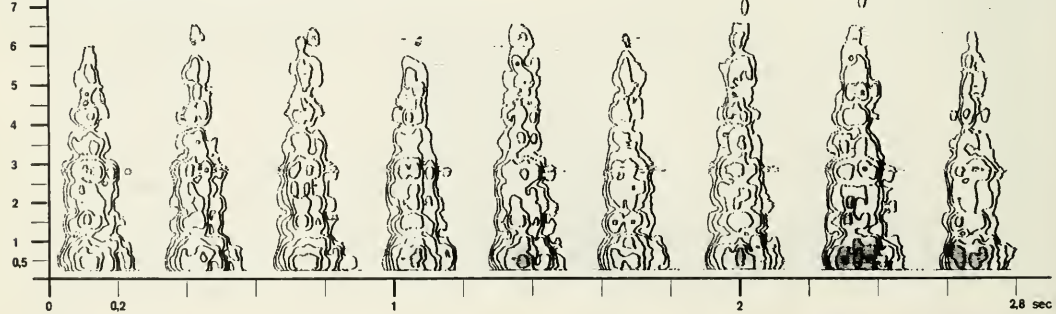


Abb. 99

Nachstoßerserie (aus dem mittleren Abschnitt einer strukturierten Rufreihe)

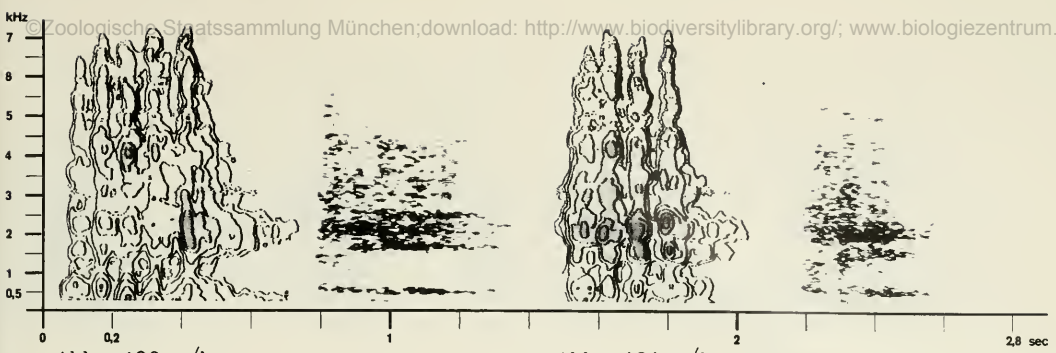


Abb. 100 a/b  
Prusten (I)

Abb. 101 a/b  
Prusten (I)

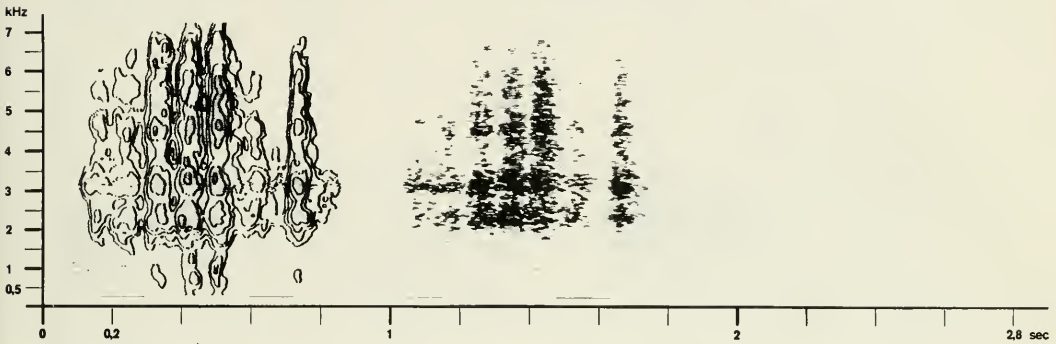


Abb. 102 a/b  
Prusten mit weitgehend abgelöstem letzten Einzellautstoß (I)

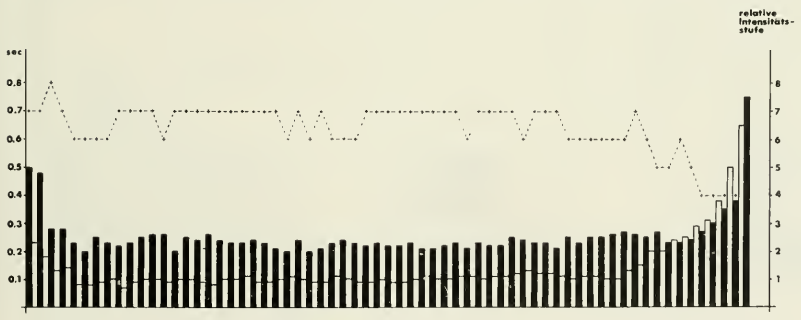


Abb. 103 Rufreihendiagramm

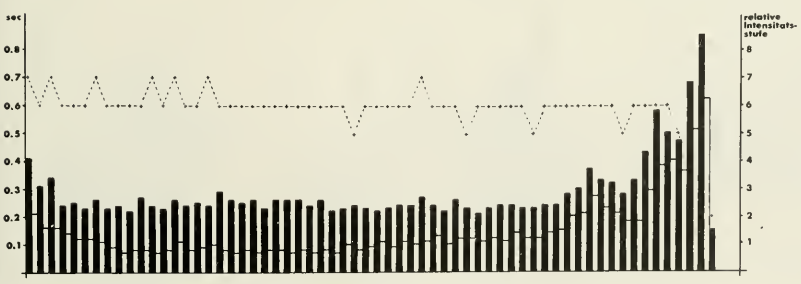


Abb. 104 Rufreihendiagramm

|                             | M       | H       | Hm             | sN      | N              | V             | sR                  | Ni        |
|-----------------------------|---------|---------|----------------|---------|----------------|---------------|---------------------|-----------|
| Lauterzeugung               | k       | k       | k              | k       | k              | k             | k                   | k/n       |
| Armungsphase                | ex      | ex      | ex             | ex      | ex             | in            | in u. ex            | ex        |
| rel. Intens.                | g - m   | m - h   | (g) - m - h    | g - m   | g - m - h      | g - m         | (g - m) - h         | g - m     |
| interner Intens. wechsel    | (+)     | (+)     | +<br>rh im Nel | +<br>rh | +<br>rh        | +<br>rh       | +                   | -         |
| Lautdauer [sec]             | 0.3-0.6 | 0.4-1.1 | 0.5-0.9        | 0.3-0.9 | 0.3-0.4        | 0.08-0.5      | 7-18                | 0.08-0.14 |
| Kopplung                    | (+)     | -       | -              | -       | -              | -             | -                   | -         |
| Reihung                     | ar      | ar      | ar/rh          | ar/rh   | rh             | rh            | rh                  | ar        |
| Pausendauer [sec]           | -       | -       | -              | -       | 0.3-0.5        | 0.4-0.5       | -                   | -         |
| Silbigkeit                  | (+)     | (+)     | +              | -       | -              | -             | -                   | -         |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.2-7   | 0.2-7   | 0.15-7         | 0.15-6  | 0.15->7        | 0.15->7       | -                   | 0.2->7    |
| Grundanteile [kHz]          | 0.5-3.5 | 0.4-3   | 0.5-4          | <3      | <4             | <1            | -                   | 2-5       |
| Intens. max. [kHz]          | 0.4-0.9 | 0.7     | 0.6            | <0.5    | 0.25 oder 0.85 | 0.25 und 0.85 | -                   | 3         |
| Frequenzverteilung          | kl/sp   | (kl)/sp | (kl) u. sp     | sp      | sp             | sp            | -                   | sp        |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | 5:4     | gering  | bis 2:1        | -       | -              | -             | -                   | -         |
| Bemerkungen                 | -       | -       | -              | -       | -              | -             | geb. aus (Hm), V, N | -         |

Tab. 7: Leopard (*Panthera pardus*) Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere

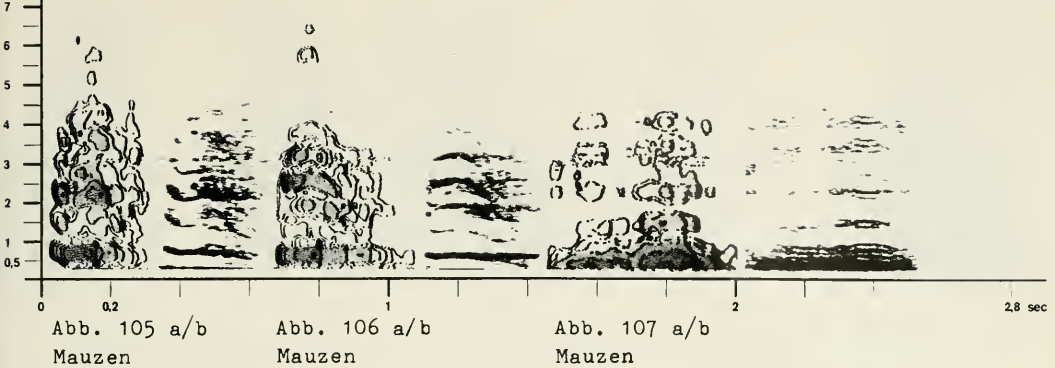


Abb. 105 a/b  
Mauzen

Abb. 106 a/b  
Mauzen

Abb. 107 a/b  
Mauzen

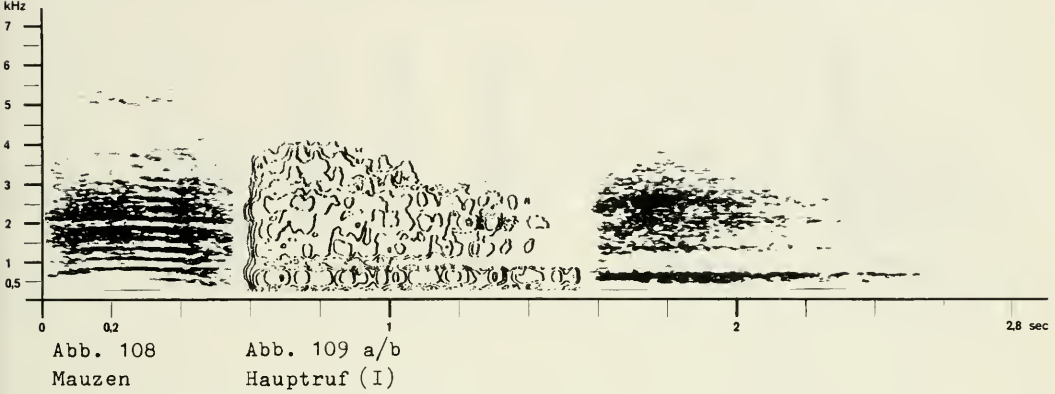


Abb. 108  
Mauzen

Abb. 109 a/b  
Hauptruf (I)

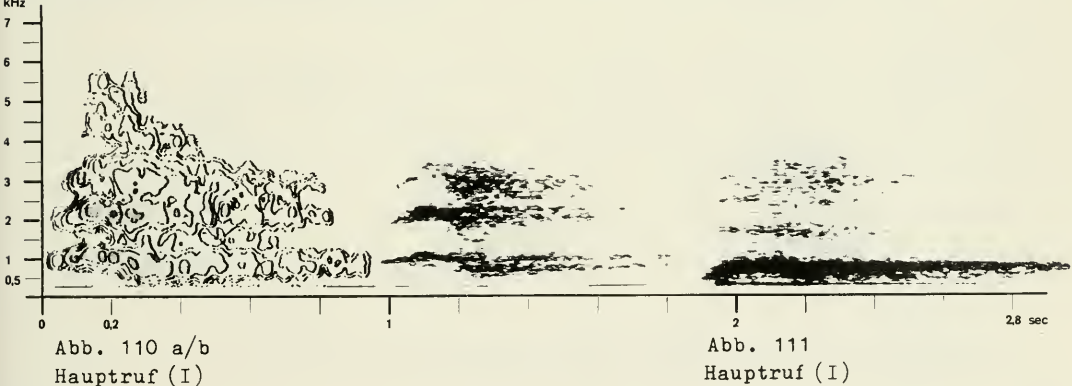


Abb. 110 a/b  
Hauptruf (I)

Abb. 111  
Hauptruf (I)

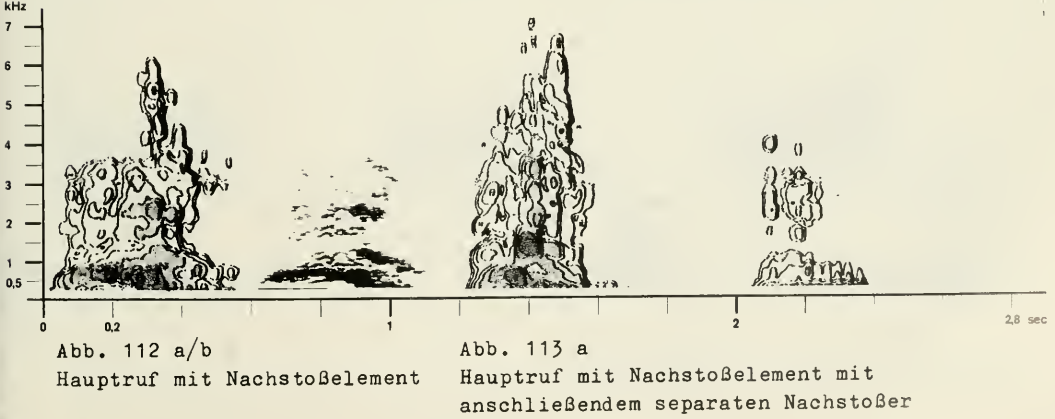


Abb. 112 a/b  
Hauptruf mit NachstoBelement

Abb. 113 a  
Hauptruf mit NachstoBelement mit  
anschließendem separaten NachstoBer



Abb. 113 b

Abb. 114 a

kurze Serie von Vor- und Nachstoßern



Abb. 114 b

Abb. 115

Vorstoßer und Nachstoßer (I)



Abb. 116  
separater Nachstoßer

Abb. 117 a

Beginn einer strukturierten Rufreihe mit  
Hauptruf mit Nachstoßelement



Abb. 118

Abb. 117 b

separater Nachstoßer, gedehnte Form



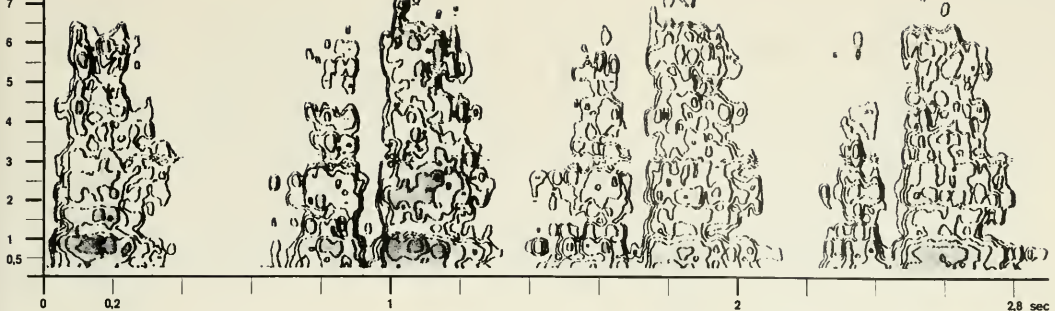


Abb. 119 Serie aus Vor- und Nachstoßern (aus dem mittleren Abschnitt einer strukturierten Rufreihe) mit relativ intensiven Vorstoßern



Abb. 120 a/b  
Nieslaute (I)

Abb. 121 a/b  
Nieslaute

Abb. 122 a/b  
Nieslaute (I)

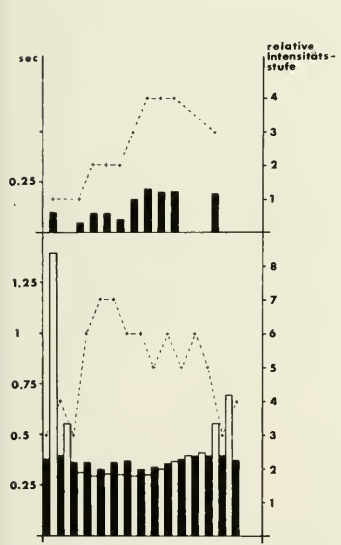


Abb. 123  
Rufreihendiagramm

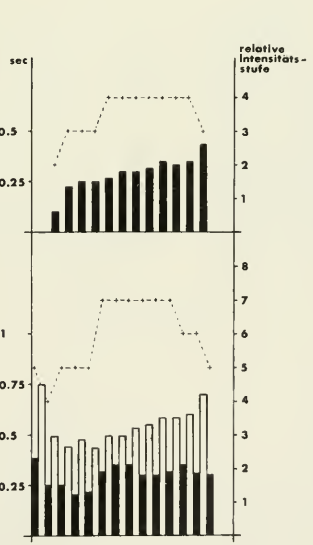


Abb. 124  
Rufreihendiagramm

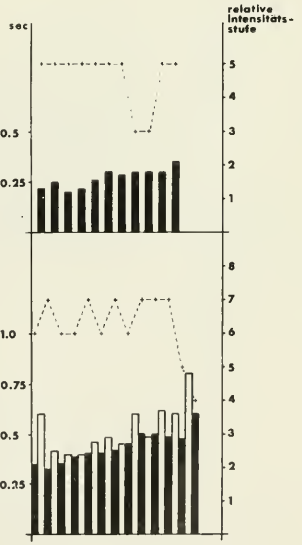


Abb. 125  
Rufreihendiagramm

|                             | M          | Hm                 | sN        | N         | V             | sR                     | Pu            |
|-----------------------------|------------|--------------------|-----------|-----------|---------------|------------------------|---------------|
| Lauterzeugung               | k          | k                  | k         | k         | k             | k                      | k/n           |
| Armungsphase                | ex         | ex                 | ex        | ex        | in            | (in) u. ex             | ex            |
| rel. Intens.                | g - m      | (g - m) - h        | g - m     | g - m - h | g             | (g - m) - h            | g             |
| interner Intens. wechsel    | (+)        | +<br>rh im Nel     | +<br>rh   | +<br>rh   | +<br>rh       | +                      | -             |
| Lautdauer [sec]             | 0.4 - 1.8  | 0.8 - 1.8          | 0.3 - 1.3 | 0.3 - 0.6 | -             | 25 - 90                | -             |
| Kopplung                    | (+)        | -                  | -         | -         | -             | -                      | -             |
| Reihung                     | ar/(rh)    | ar/rh              | ar/(rh)   | rh        | rh            | rh                     | ar            |
| Pausendauer [sec]           | -          | >3<br>↓<br>ca. 0.8 | -         | 0.5 - 0.7 | -             | -                      | -             |
| Silbigkeit                  | (+)        | +                  | -         | -         | -             | -                      | -             |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.2 - 7    | 0.1 - >7           | 0.1 - >7  | 0.1 - >7  | -             | -                      | -             |
| Grundanteile [kHz]          | <1         | <3.5               | <4        | <4        | -             | -                      | -             |
| Intens. max. [kHz]          | 0.3 - 0.45 | 0.25 - 0.45        | 0.3       | 0.3       | -             | -                      | -             |
| Frequenzverteilung          | kl/sp      | kl u. sp           | sp        | sp        | sp            | -                      | sp            |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 5:4    | bis 4:3            | -         | -         | -             | -                      | -             |
| Bemerkungen                 | -          | -                  | -         | -         | keine Analyse | geb. aus M, Hm, (V), N | keine Analyse |

Tab. 8: Löwe (*Panthera leo*) Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere

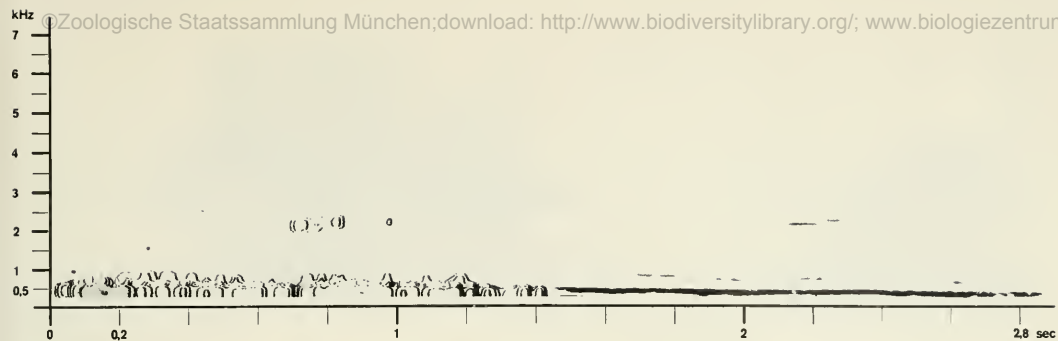


Abb. 126 a/b  
Mauzen (I)

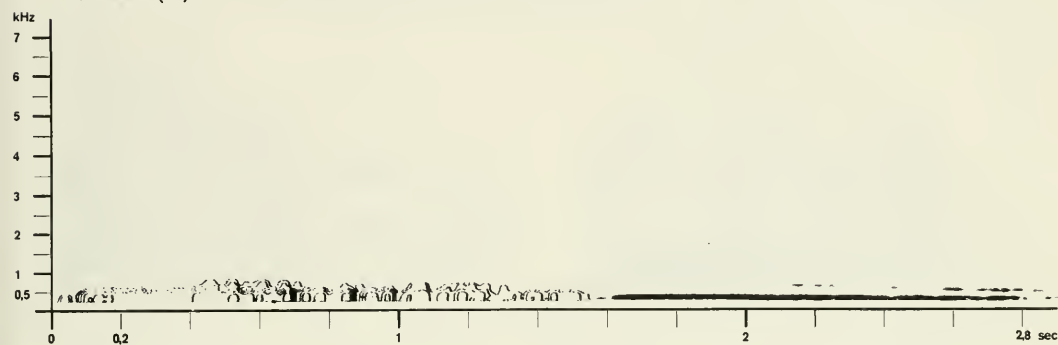


Abb. 127 a/b  
Mauzen (I)

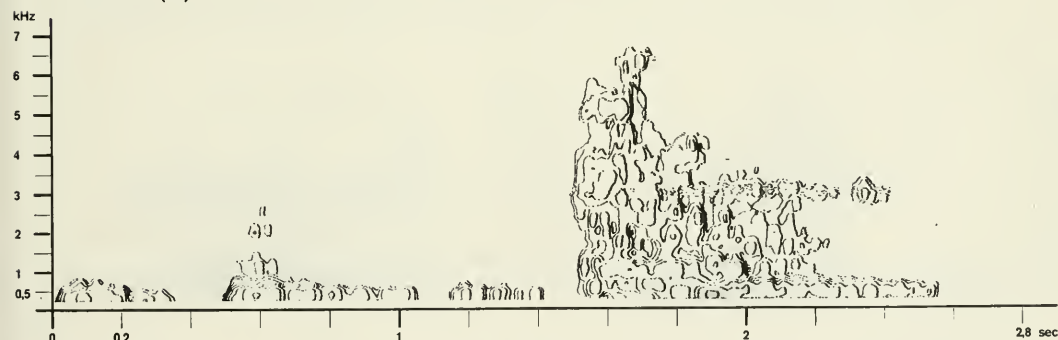


Abb. 128 a  
Mauzen (I)

Abb. 129 a  
Mauzen (I)

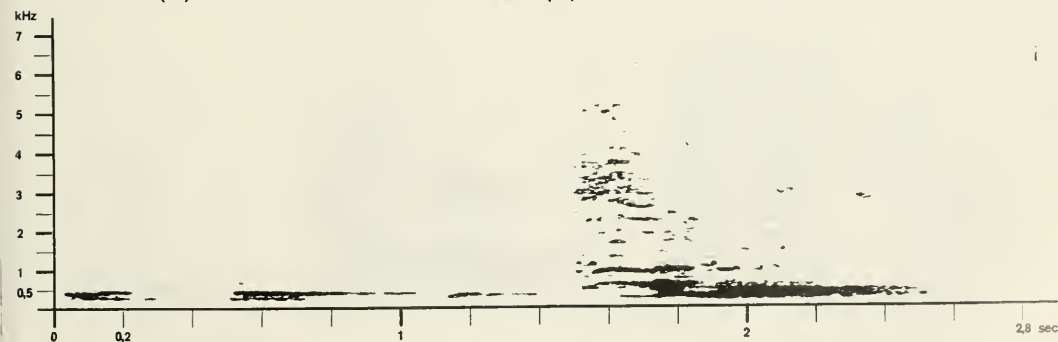
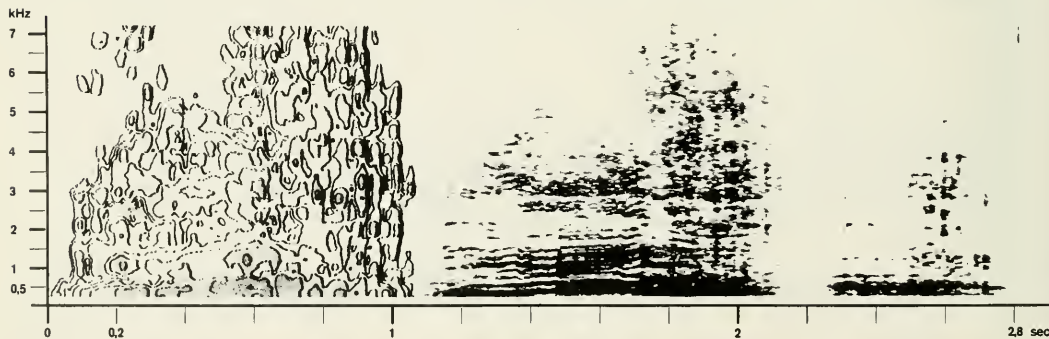
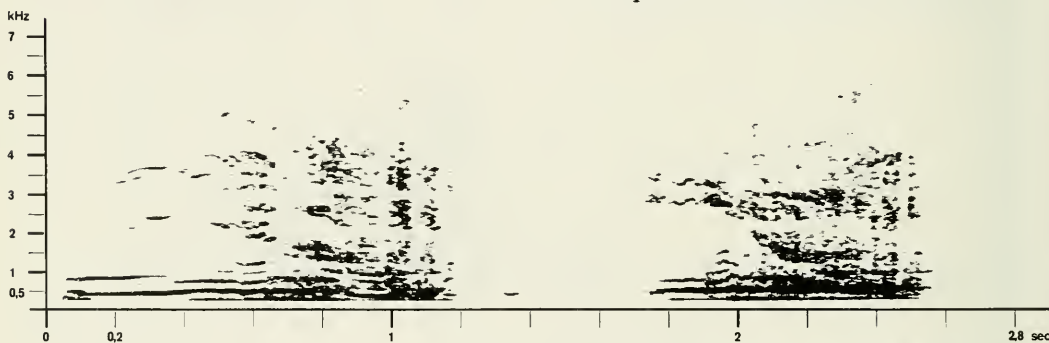
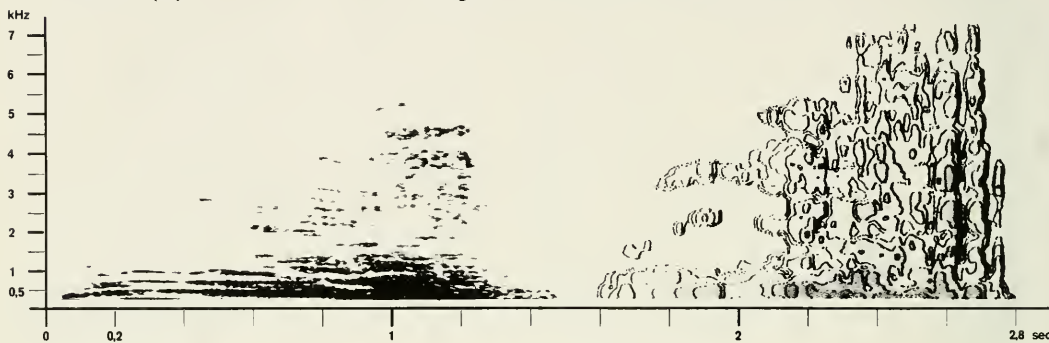
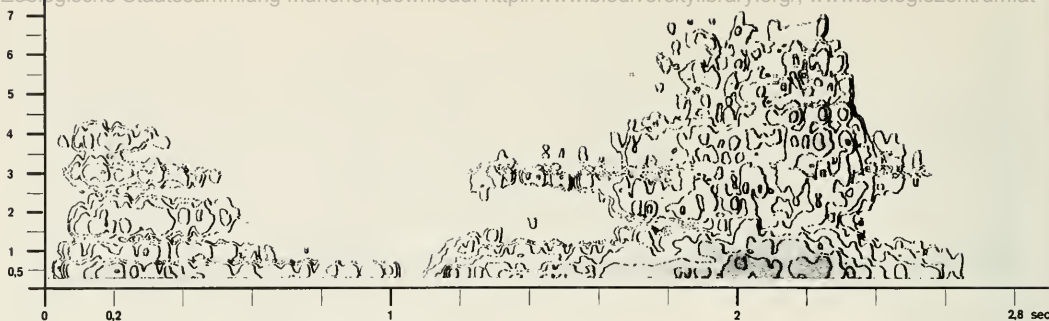


Abb. 128 b

Abb. 129 b





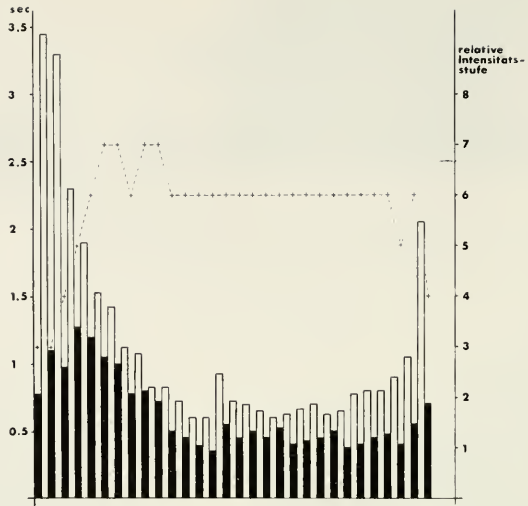


Abb. 143  
Rufreihendiagramm

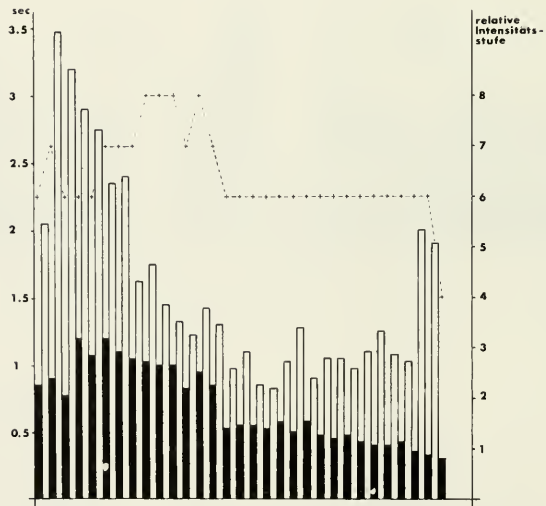


Abb. 144  
Rufreihendiagramm

|                                     | Hm          | N        | sR                         |
|-------------------------------------|-------------|----------|----------------------------|
| Laut-<br>erzeugung                  | k           | k        | k                          |
| Atmungs-<br>phase                   | ex          | ex       | ex                         |
| rel.<br>Intens.                     | (g-m) - h   | g - (m)  | (m) - h                    |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | +<br>im Nel | rh       | +                          |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.9-2.2     | 0.6-0.9  | 17-40                      |
| Kopp-<br>lung                       | -           | -        | -                          |
| Reihung                             | ar/(rh)     | (rh)     | (rh)                       |
| Pausendauer<br>[sec]                | 0.9-1.5     | 0.9-1.5  | -                          |
| Silbig-<br>keit                     | +           | -        | -                          |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.15-7      | 0.15-3.5 | -                          |
| Grundanteile<br>[kHz]               | <2          | <1       | -                          |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 0.3         | 0.2-0.3  | -                          |
| Frequenz-<br>verteilung             | kl u. sp    | sp       | -                          |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | 4:3         | -        | -                          |
| Bemerkungen                         | -           | selten   | nur in Ansätzen<br>ausgeb. |

Tab. 9: Tigon Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere

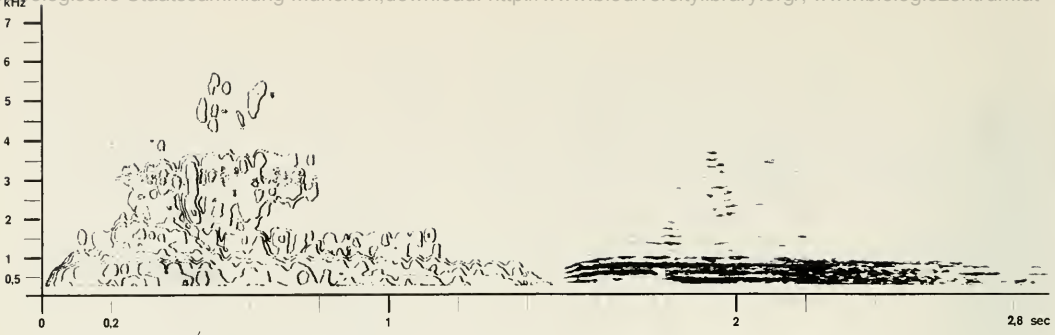


Abb. 145 a/b

Hauptruf mit NachstoBelement



Abb. 146

Hauptruf mit NachstoBelement

Abb. 147

Hauptruf mit NachstoBelement

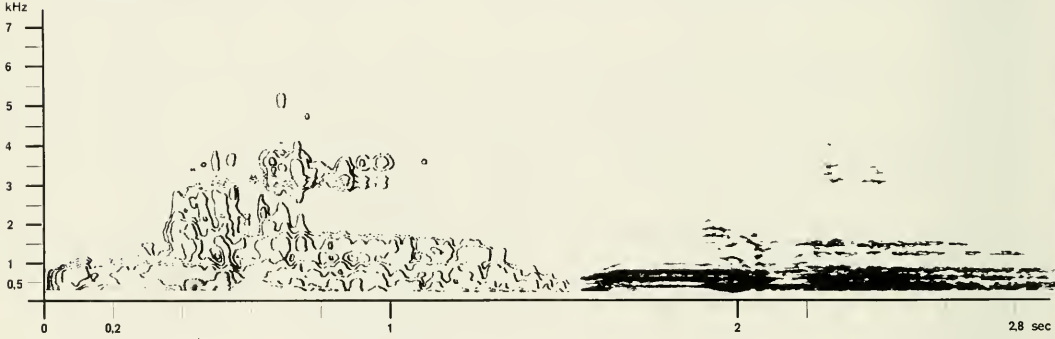


Abb. 148 a/b

Hauptruf mit NachstoBelement

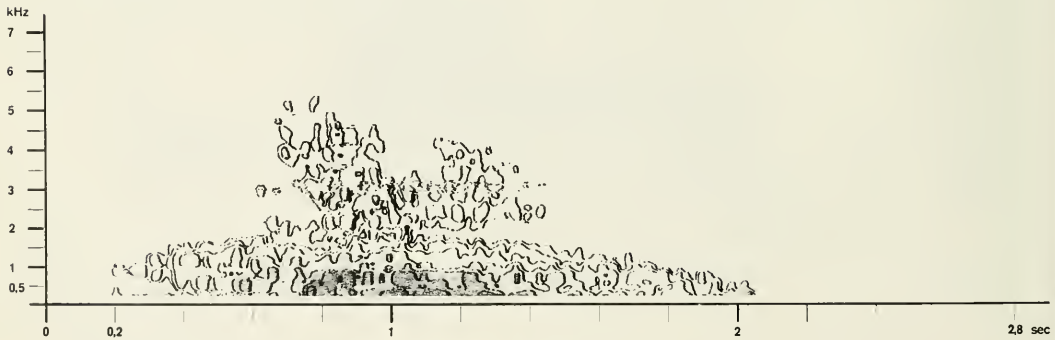


Abb. 149 a Hauptruf mit NachstoBelement



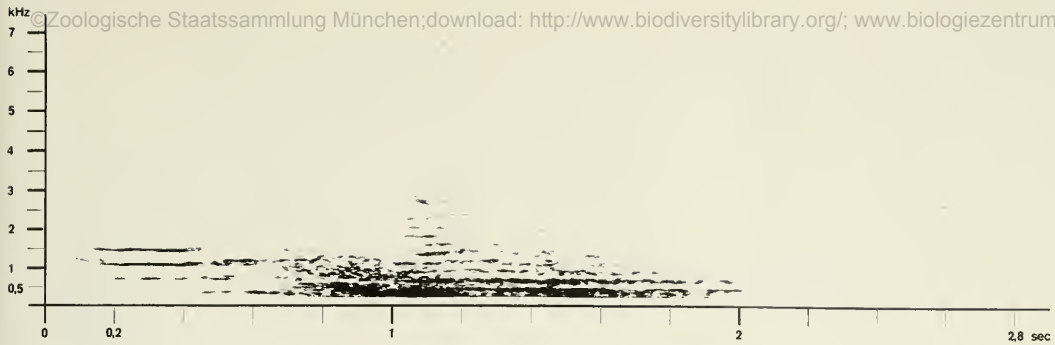


Abb. 149 b



Abb. 150  
Hauptruf mit Nachstoßelement

Abb. 151 a  
Hauptruf mit Nachstoßelement  
(Übergangsruf)

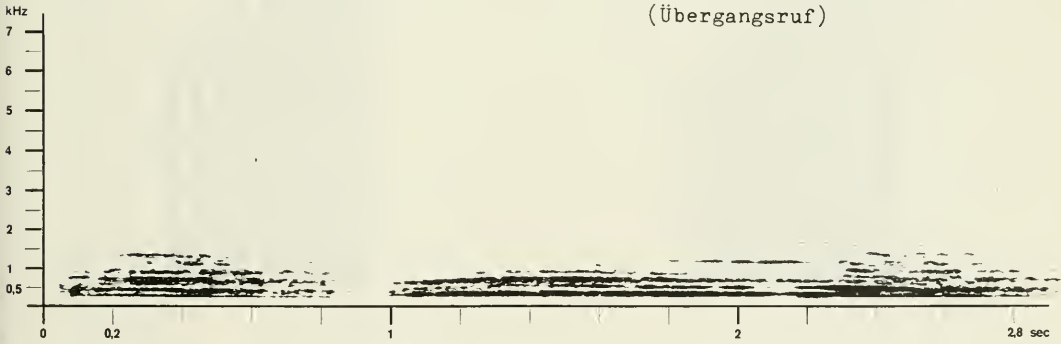


Abb. 151 b

Abb. 152  
Hauptruf mit Nachstoßelement



Abb. 153 a/b  
Nachstoßer

Abb. 154 a/b  
Nachstoßer

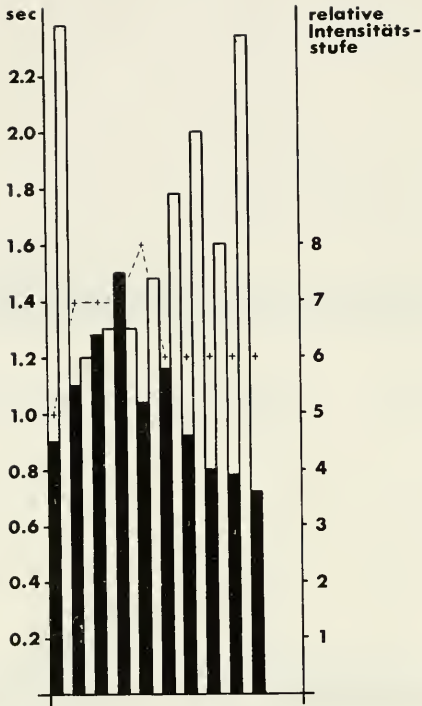


Abb. 155  
Rufreihendiagramm

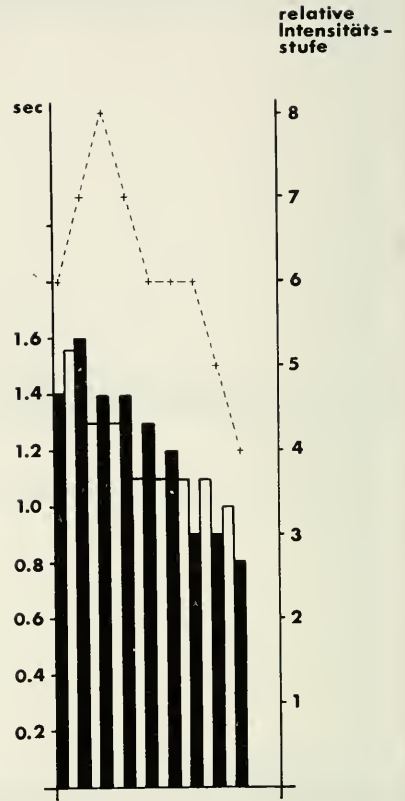


Abb. 156  
Rufreihendiagramm

|                                     | Hm                | N       | V          | sR                     |
|-------------------------------------|-------------------|---------|------------|------------------------|
| Laut-<br>erzeugung                  | k                 | k       | k          | k                      |
| Atmungs-<br>phase                   | ex                | ex      | in         | ex u. in               |
| rel.<br>Intens.                     | m – (h)           | g – m   | g          | m – (h)                |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | +<br>rh im Nel    | +<br>rh | +<br>rh    | +                      |
| Lautdauer<br>[sec]                  | –                 | 0.3     | 0.07 – 0.2 | 6 – 11.5               |
| Kopplung                            | –                 | –       | –          | –                      |
| Reihung                             | ar/rh             | rh      | rh         | rh                     |
| Pausendauer<br>[sec]                | –                 | 0.2–0.3 | 0.4        | –                      |
| Silbig-<br>keit                     | +                 | –       | –          | –                      |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | –                 | 0.2–7   | 0.4–5      | –                      |
| Grundanteile<br>[kHz]               | –                 | <2      | <1.5       | –                      |
| Intens. max.<br>[kHz]               | –                 | 0.5–0.6 | 0.6–0.8    | –                      |
| Frequenz-<br>verteilung             | kl u. sp          | sp      | sp         | –                      |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | –                 | –       | –          | –                      |
| Bemerkungen                         | keine<br>Analysen | –       | –          | geb. aus<br>(Hm), N, V |

Tab. 10: Leguar Strukturparameter der Lautelemente  
der adulten Tiere

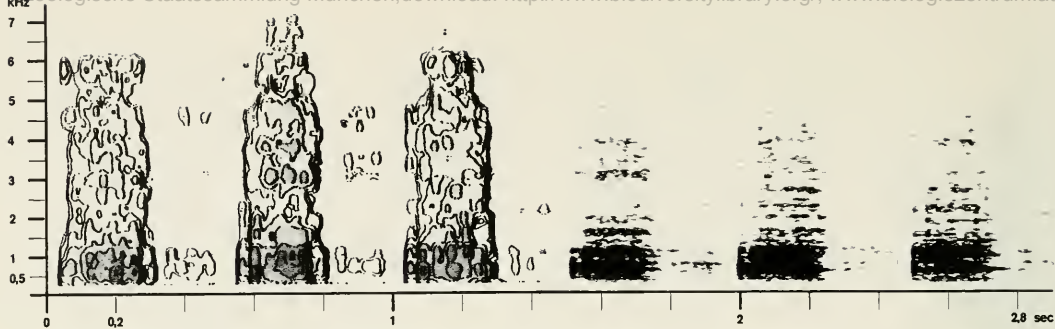


Abb. 157 a/b

Nachstoßer mit jeweils anschließendem Vorstoßer

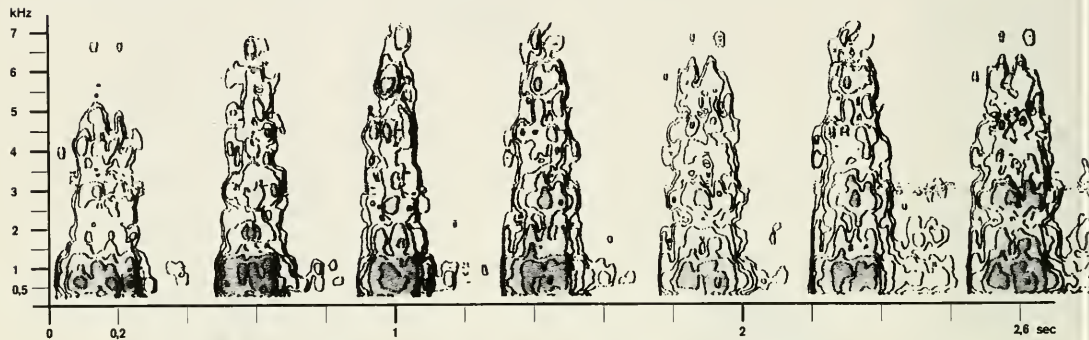


Abb. 158 Serie aus Nachstoßern mit jeweils anschließendem Vorstoßer unterschiedlicher relativer Intensität (aus dem vollrhythmischen Abschnitt einer strukturierten Rufreihe)

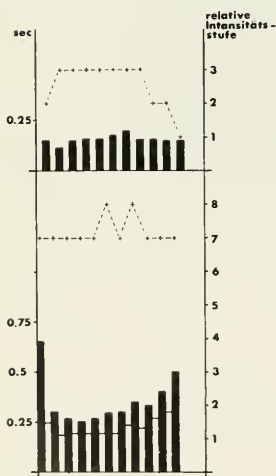


Abb. 159

Rufreihendiagramm

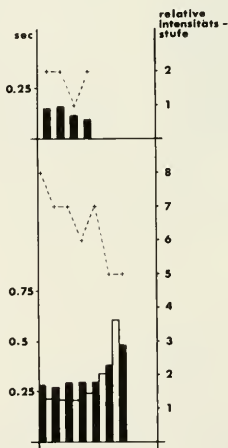


Abb. 160

Rufreihendiagramm

|                                     | Hm                  | N       | V          | sR                            |
|-------------------------------------|---------------------|---------|------------|-------------------------------|
| Laut-<br>erzeugung                  | k                   | k       | k          | k                             |
| Atmungs-<br>phase                   | ex                  | ex      | in         | ex u. in                      |
| rel.<br>Intens.                     | (g-m) - h           | (g) - m | g - (m)    | (g-m) - h                     |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | +<br>rh im Nel      | +<br>rh | +<br>rh    | +                             |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.6-1.3             | 0.5-0.9 | 0.075-0.25 | 7-30                          |
| Kopplung                            | -                   | -       | -          | -                             |
| Reihung                             | ar/(rh)             | (rh)    | (rh)       | (rh)                          |
| Pausendauer<br>[sec]                | 0.6<br>↓<br>0.2-0.3 | 0.2-0.3 | 0.7-1.0    | -                             |
| Silbig-<br>keit                     | +                   | -       | -          | -                             |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.15->7             | 0.15-7  | 0.15-4     | -                             |
| Grundanteile<br>[kHz]               | 0.15->3             | <4      | <2         | -                             |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 0.25-0.65           | 0.2-0.3 | 0.3        | -                             |
| Frequenz-<br>verteilung             | (kl) u. sp          | sp      | sp         | -                             |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | bis 3:2             | -       | -          | -                             |
| Bemerkungen                         | -                   | -       | -          | nur in<br>Ansätzen<br>ausgeb. |

Tab. 11: Leopon Strukturparameter der Lautelemente der adulten Tiere

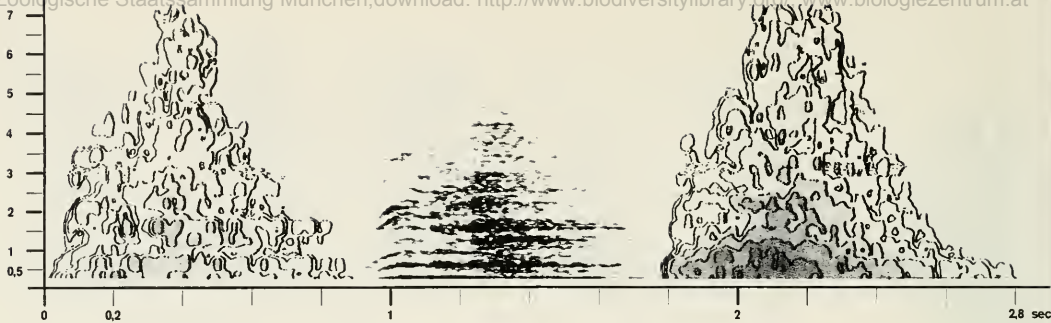


Abb. 161 a/b  
Hauptruf mit NachstoBelement (I)

Abb. 162  
Hauptruf mit NachstoBelement (I)

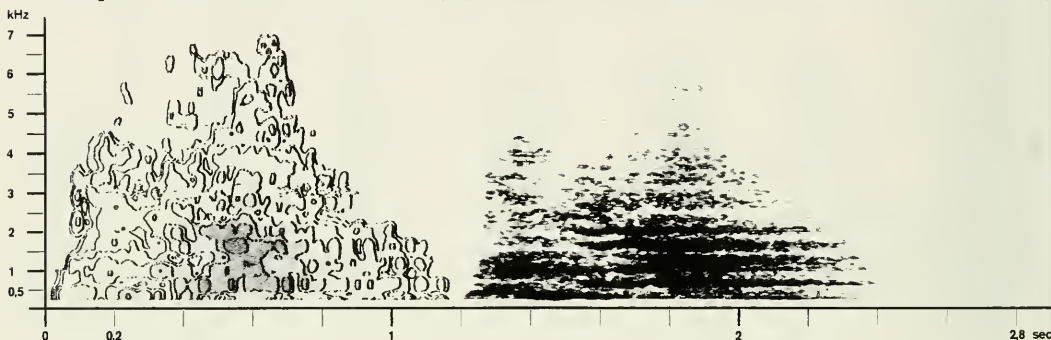


Abb. 163 a/b  
Hauptruf mit NachstoBelement (I)

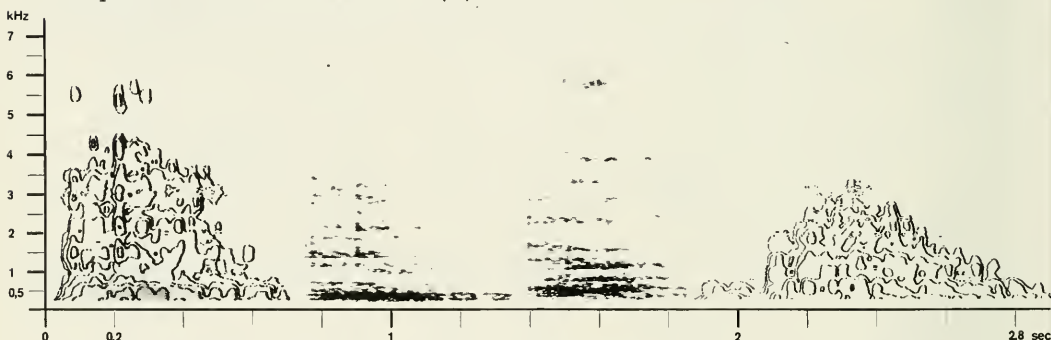


Abb. 164 a/b  
Vorstoßer und anschließender Nachstoßer (I)

Abb. 165

Abb. 166 a Vorstoßer mit  
anschließendem Hauptruf mit  
NachstoBelement (Übergangsruf)

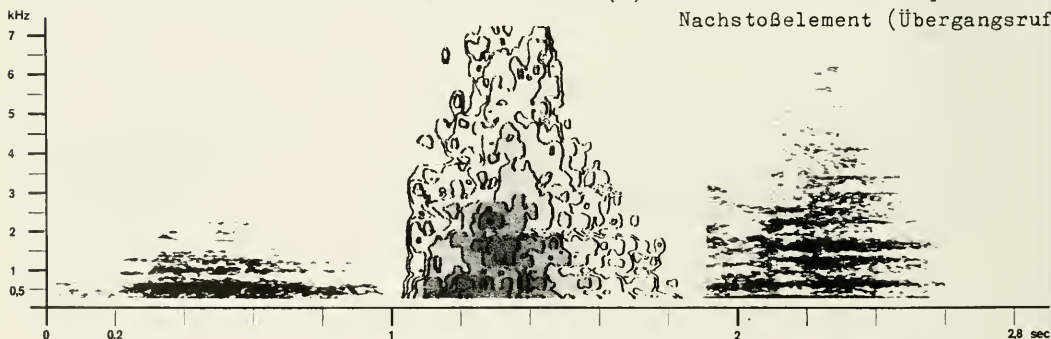


Abb. 166 b

Abb. 167 a/b  
Vorstoßer mit anschließendem  
Hauptruf mit NachstoBelement (I)

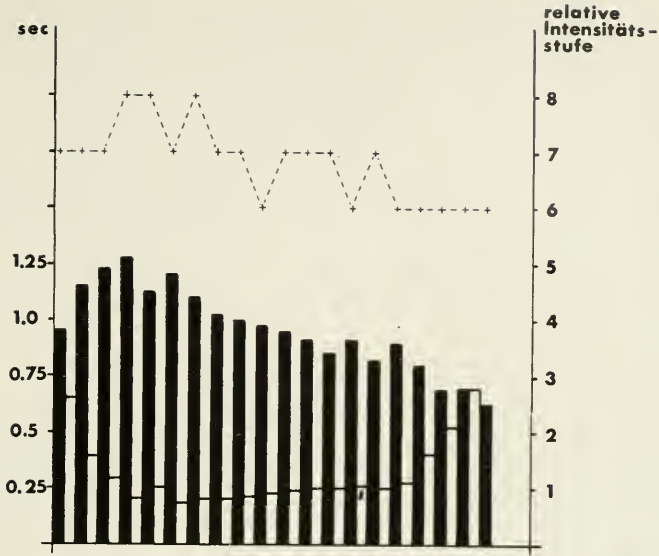


Abb. 168  
Rufreihendiagramm

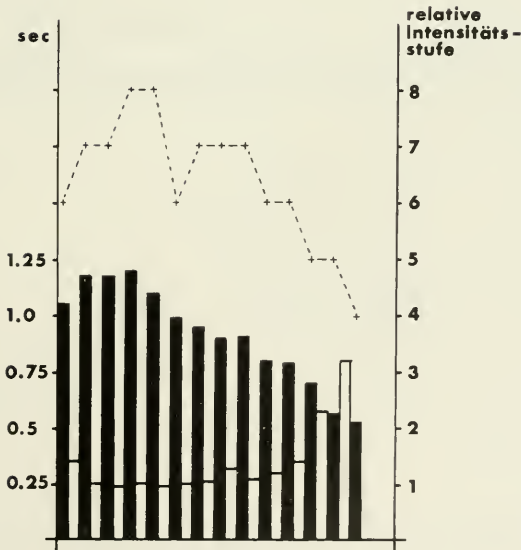


Abb. 169  
Rufreihendiagramm

|                          | M  | H  | Hm  | sN  | N   | V   | sR | Pr | Ni | Pu | Sch | G | W | Z | Cop |    |
|--------------------------|----|----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|-----|---|---|---|-----|----|
|                          |    |    |     |     |     |     |    |    |    |    |     |   |   |   | ♂   | ♀  |
| <i>Puma concolor</i>     | +  | +  | -   | -   | -   | -   | -  | -  | -  | -  | +   | + | + | + | +   | +  |
| <i>Uncia uncia</i>       | +  | +  | -   | -   | -   | -   | -  | +  | -  | -  | (-) | - | - | - | +   | +? |
| <i>Neofelis nebulosa</i> | +  | +  | (+) | -   | -   | -   | -  | +  | -  | -  | (-) | - | - | - | +?  | +? |
| <i>Panthera tigris</i>   | +  | +  | +   | -   | -   | -   | -  | +  | -  | -  | -?  | - | - | - | +   | +? |
| <i>Panthera onca</i>     | +  | +  | +   | +   | +   | (+) | +  | +  | -  | -  | -   | - | - | - | +   | +? |
| <i>Panthera pardus</i>   | +  | +  | +   | +   | +   | +   | +  | -  | +  | -  | -   | - | - | - | +   | +  |
| <i>Panthera leo</i>      | +  | -  | +   | +   | +   | (+) | +  | -  | -  | +  | -   | - | - | - | +   | +  |
| Tigon                    | +? | -? | +   | (-) | (+) | -?  | +* | -? | -  | -? | -?  | - | - | - | +?  | +? |
| Leguar                   | +? | +? | +   | +?  | +   | +   | +  | -? | -? | -  | -   | - | - | - | +?  | +? |
| Leopon                   | +? | -? | +   | +?  | +   | +   | +* | -  | -? | -? | -   | - | - | - | +?  | +? |

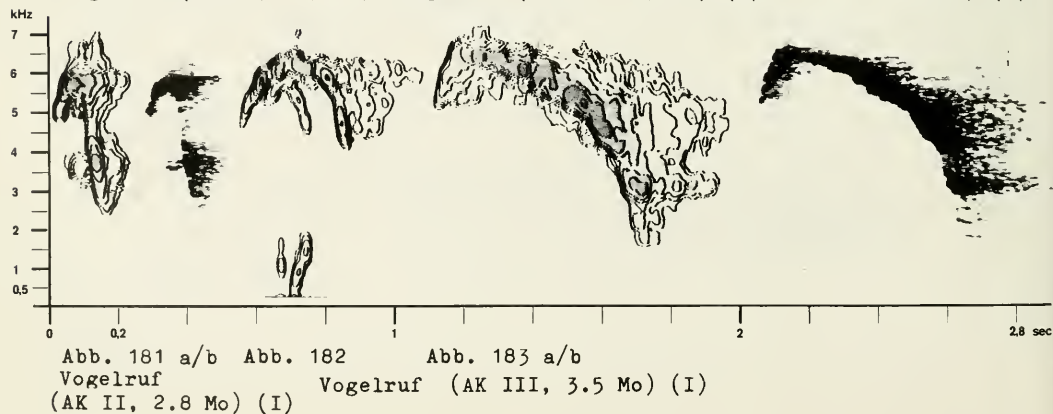
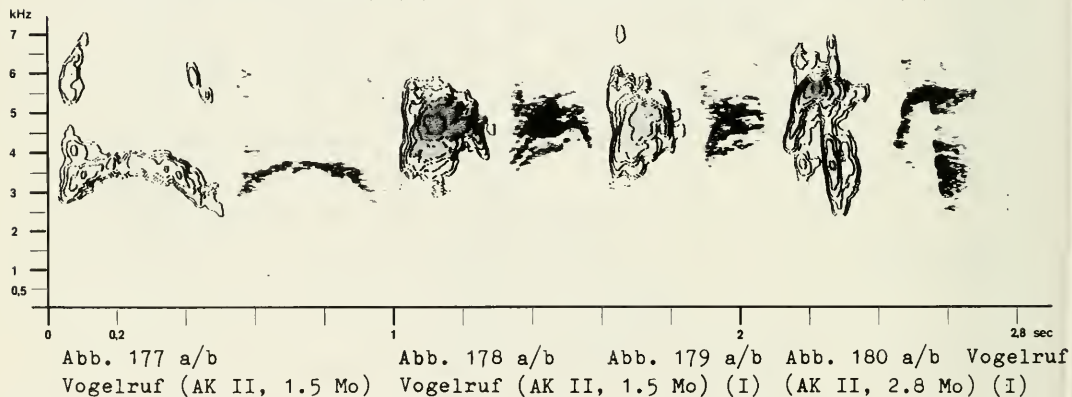
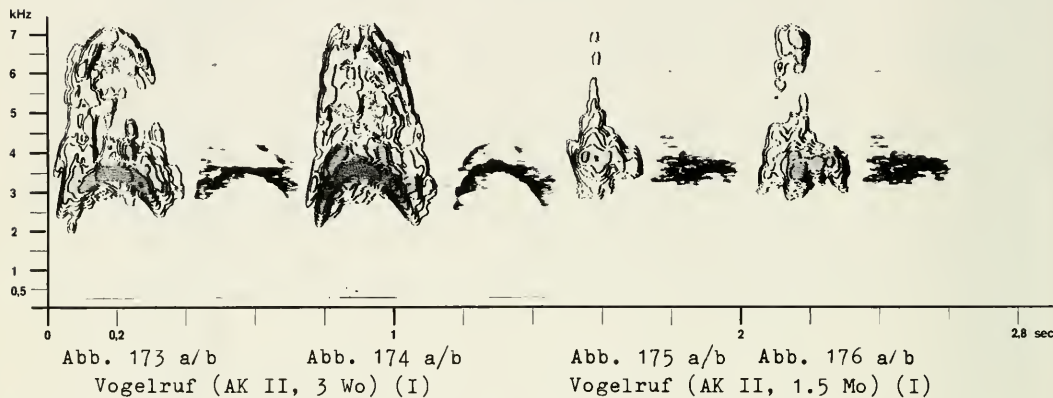
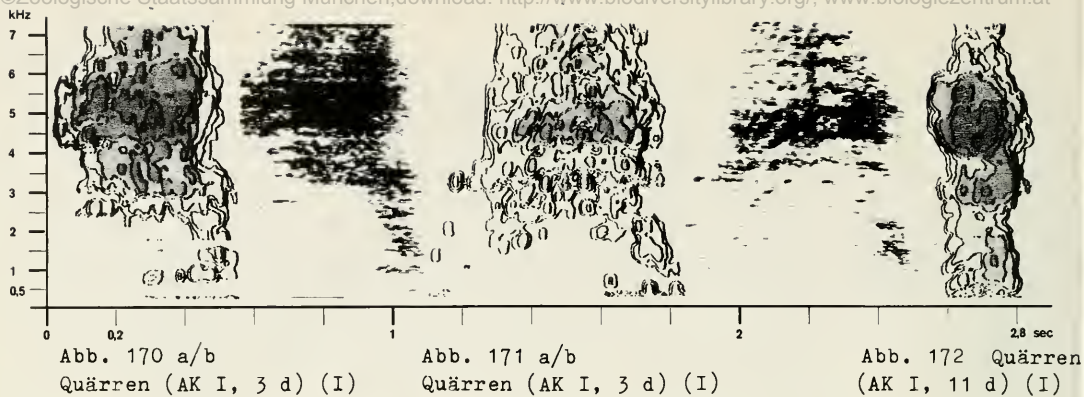
Tab. 12: Lautelemente der untersuchten Felidenarten und der Hybriden in der Altersklasse VI (adulte Tiere)

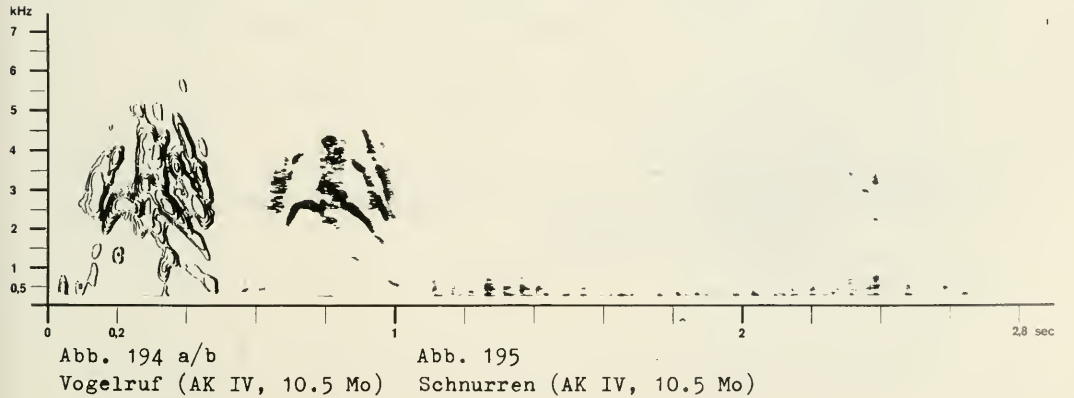
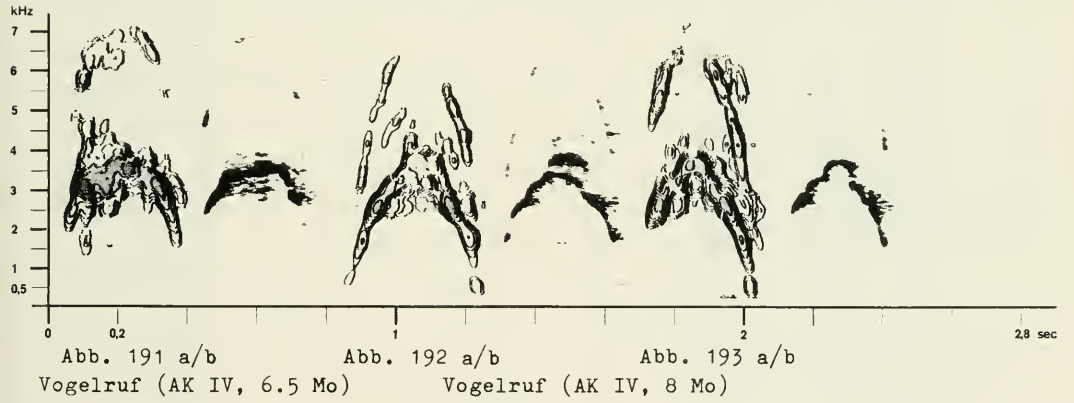
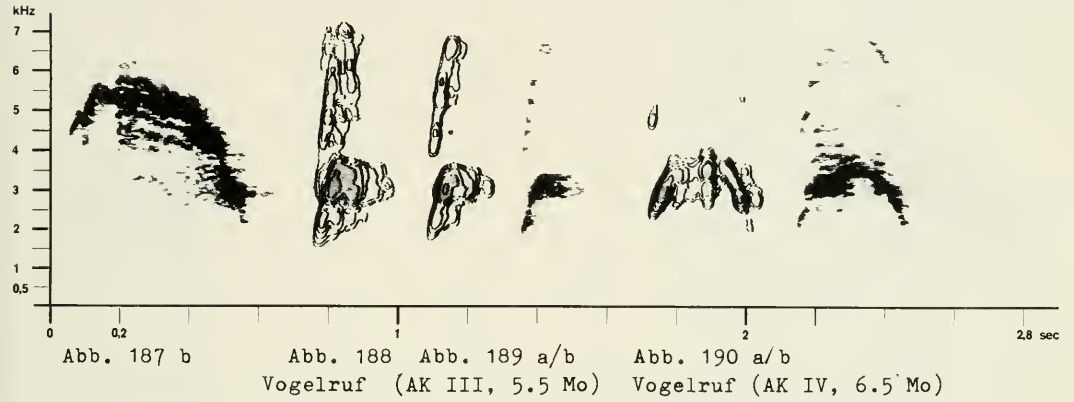
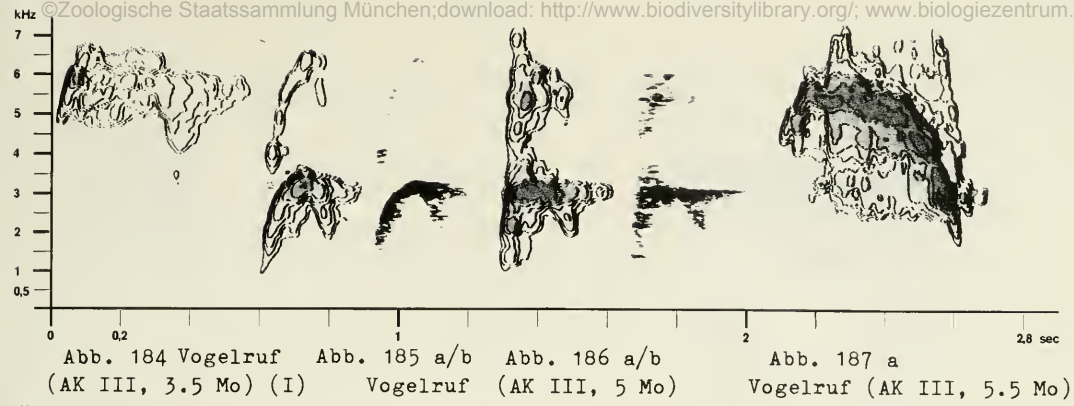
Zeichenerklärung: + : Lautform vorhanden  
 (+) : selten ausgebildet  
 +? : wahrscheinlich vorhanden  
 +\* : in Ansätzen ausgebildet  
 (-) : eventuell ausgebildet  
 -? : wahrscheinlich nicht vorhanden  
 - : nicht ausgebildet



|                                | AK I      | AK II     | AK III            | AK IV           |                       |
|--------------------------------|-----------|-----------|-------------------|-----------------|-----------------------|
|                                | Q         | Vr        | Vr                | Vr              | Sch                   |
| Laut-<br>erzeugung             | k         | k         | k                 | k               | k                     |
| Atmungsphase                   | ex        | ex        | ex                | ex              | ex/in                 |
| rel.<br>Intens.                | (g-m) - h | g - m - h | g - m - h         | g - m - h       | g                     |
| interner<br>Intens.<br>wechsel | (+)       | (+)       | (+)               | (+)             | +<br>rh               |
| Lautdauer<br>[sec]             | 0.25-0.7  | 0.25-0.5  | 0.25-0.75         | 0.15-0.55       | <1 bis<br>mehrere     |
| Kopplung                       | ?         | ?         | ?                 | ?               | +                     |
| Reihung                        | ar        | ar        | ar                | ar              | ar                    |
| Pausendauer<br>[sec]           | -         | -         | -                 | -               | -                     |
| Silbig-<br>keit                | (+)       | (+)       | (+)               | (+)             | -                     |
| Frequenzbereich<br>[kHz]       | 0.3->7    | 2->7      | 1-7               | 0.3->7          | 0.2-3                 |
| Grundanteile<br>[kHz]          | 3-6       | 3-5       | 2-6               | 2-5             | <1                    |
| Intens. max.<br>[kHz]          | 4-5       | 3-4       | 5.5-6.5<br>↓<br>3 | 3.0<br>↓<br>2.5 | 0.3                   |
| Frequenz-<br>verteilung        | sp        | kl/(sp)   | kl/sp             | kl/(sp)         | sp                    |
| Tonhöhenwechsel<br>i. Formante | -         | bis 2:1   | bis 4:1           | bis 4:1         | -                     |
| Bemerkungen                    | -         | -         | -                 | -               | Analysen<br>unvollst. |

Tab. 13: *Puma (Puma concolor)* Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese





|                             | AK II              | AK III      | AK IV    | AK V    |                  |
|-----------------------------|--------------------|-------------|----------|---------|------------------|
|                             | Q                  | M           | M        | M       | Pr               |
| Lauterzeugung               | k                  | k           | k        | k       | k/n              |
| Atmungsphase                | ex                 | ex          | ex       | ex      | ex               |
| rel. Intens.                | (g) - m - h        | g - m - (h) | g - m    | g - m   | g                |
| interner Intens. wechsel    | (+)                | (+)         | (+)      | (+)     | +<br>rh          |
| Lautdauer [sec]             | 0.3-1.5            | 0.15-1      | 0.2-0.75 | 0.3-0.6 | 0.3-0.7          |
| Kopplung                    | +                  | +           | +        | +       | +<br>(an Mauzen) |
| Reihung                     | ar                 | ar          | ar       | ar      | ar               |
| Pausendauer [sec]           | -                  | -           | -        | -       | -                |
| Silbigkeit                  | (+)                | (+)         | (+)      | (+)     | -                |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.4-4.5            | 0.25-7      | 0.2->7   | 0.2-6   | 0.1->7           |
| Grundanteile [kHz]          | 1.5-4              | 1.8-4       | 1-3      | 1.5-3   | <3               |
| Intens. max. [kHz]          | 2-3                | 2.8         | 1.6-2.7  | 1.9     | 0.4-0.5          |
| Frequenzverteilung          | sp/(kl)            | kl          | kl       | kl      | sp               |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 3:1 ?          | bis >2:1    | bis 2:1  | bis 5:3 | -                |
| Bemerkungen                 | Analysen unvollst. | -           | -        | -       | -                |

Tab. 14: Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese

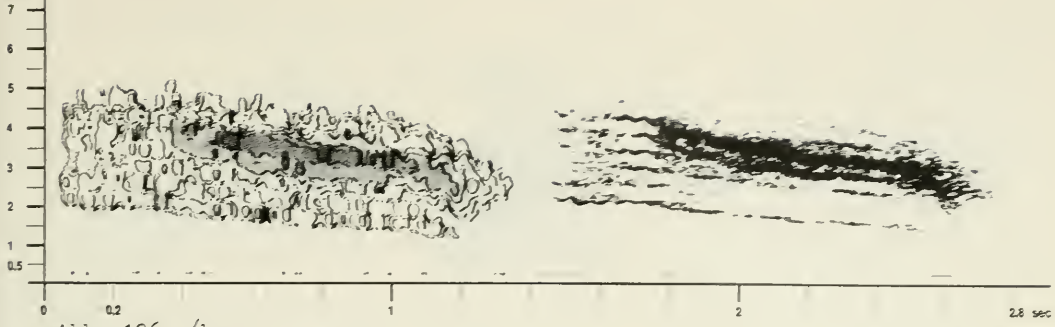


Abb. 196 a/b  
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)



Abb. 197 a/b  
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 198  
Quärren (AK II, 2 Mo) (I)



Abb. 199 a/b  
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 200 a/b

Abb. 201  
Abb. 202  
Abb. 203 a  
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

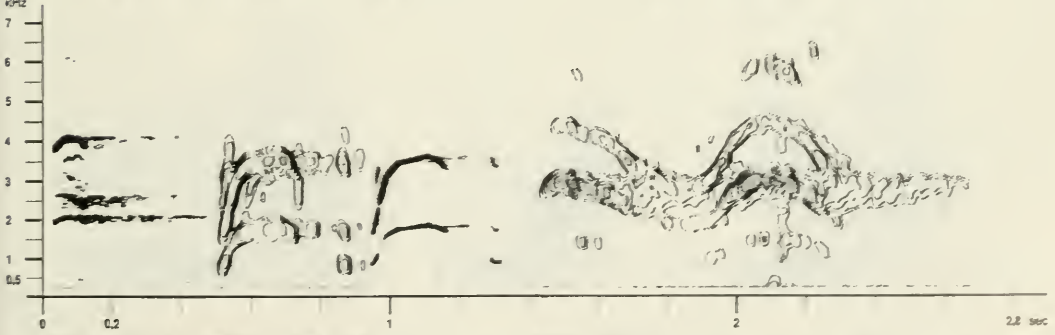
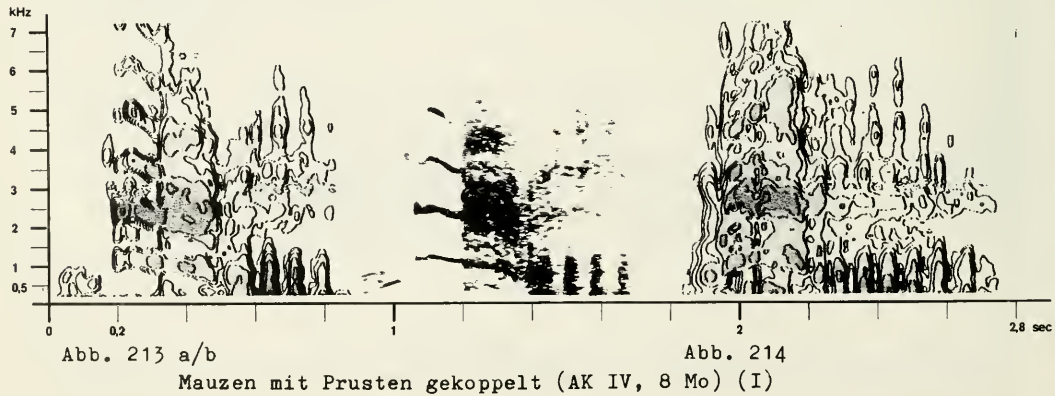
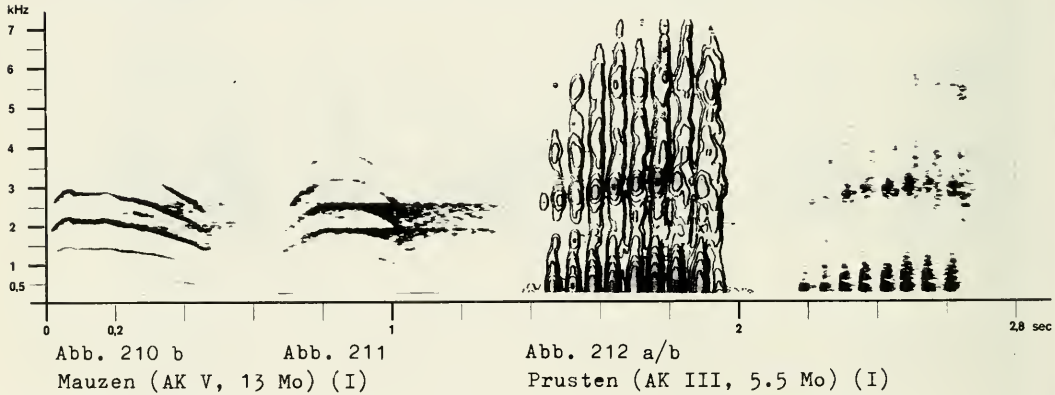
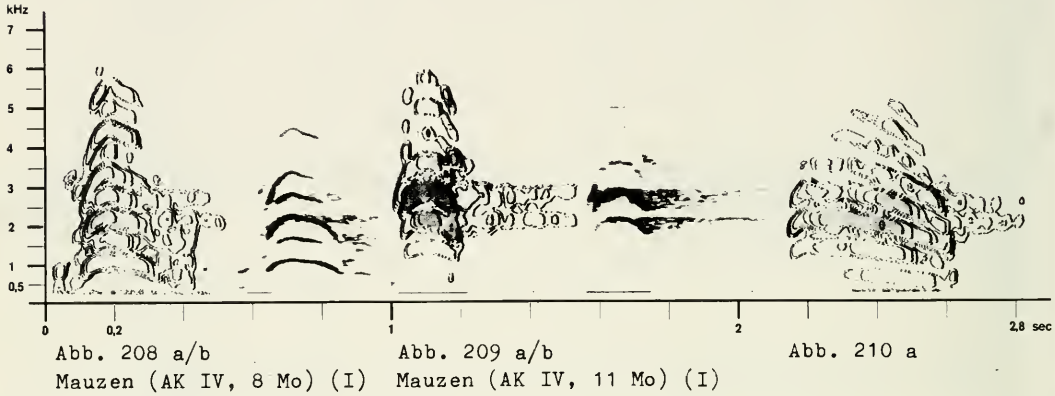
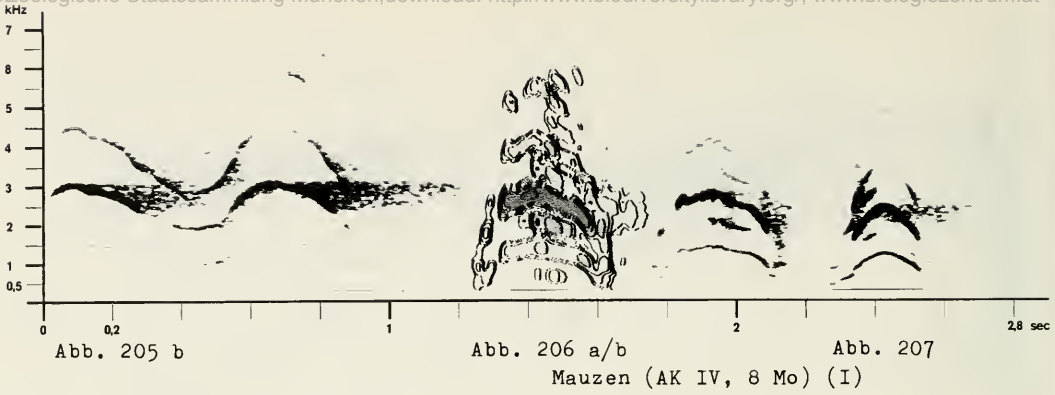


Abb. 203 b  
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

Abb. 204 a/b

Abb. 205 a  
Mauzen, gekoppelte Form (AK III, 5.5 Mo) (I)



|                                     | AK III    |          | AK V    |          |
|-------------------------------------|-----------|----------|---------|----------|
|                                     | Q         | M        | M       | H        |
| Laut-<br>erzeugung                  | k         | k        | k       | k        |
| Atmungs-<br>phase                   | ex        | ex       | ex      | ex       |
| rel.<br>Intens.                     | (g-m) - h | g - m    | g - m   | m - h    |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | (+)       | (+)      | (+)     | (+)      |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.4-1.2   | 0.3-0.8  | 0.3-0.8 | 0.4-1.5  |
| Kopplung                            | (+)       | +        | +       | +        |
| Reihung                             | ar        | ar       | ar      | ar       |
| Pausendauer<br>[sec]                | -         | -        | -       | -        |
| Silbig-<br>keit                     | (+)       | (+)      | (+)     | +        |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.5->7    | 0.5->7   | 0.2->7  | 0.2->7   |
| Grundanteile<br>[kHz]               | 1.5-6     | 3-5      | 0.3-3   | <3.5     |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 2-4       | 2.8-3.3  | 0.6-2.2 | 0.7-1    |
| Frequenz-<br>verteilung             | sp        | kl/(sp)  | kl/(sp) | kl/(sp)  |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | -         | bis >2:1 | ca. 7:5 | bis >2:1 |
| Bemerkungen                         | -         | -        | -       | -        |

Tab. 15: Schneeleopard (*Uncia uncia*) Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese

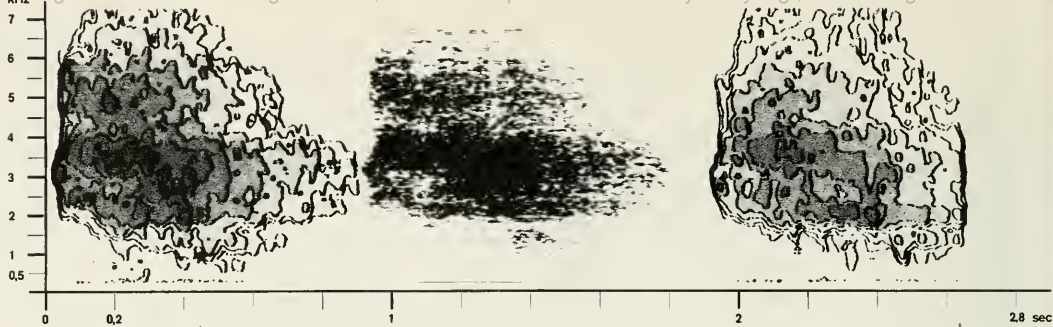


Abb. 215 a/b  
Quärren (AK III, 3.5 Mo) (I)

Abb. 216 a  
Quärren (AK III, 3.5 Mo) (I)

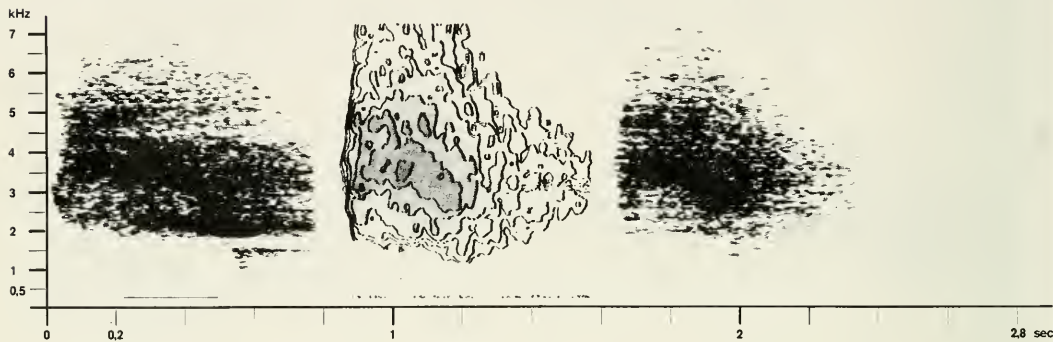


Abb. 216 b

Abb. 217 a/b  
Quärren (AK III, 5 Mo) (I)

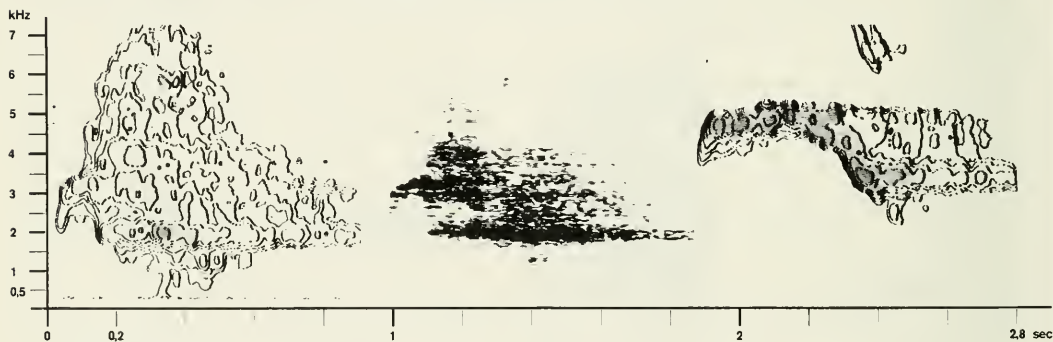


Abb. 218 a/b  
Mauzen/Quärren (AK III, 3.5 Mo) (I)

Abb. 219 a  
Mauzen (AK III, 3.5 Mo) (I)

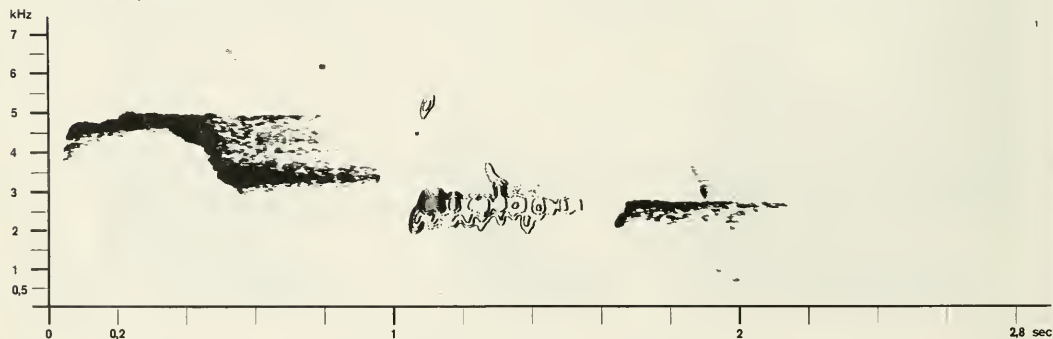
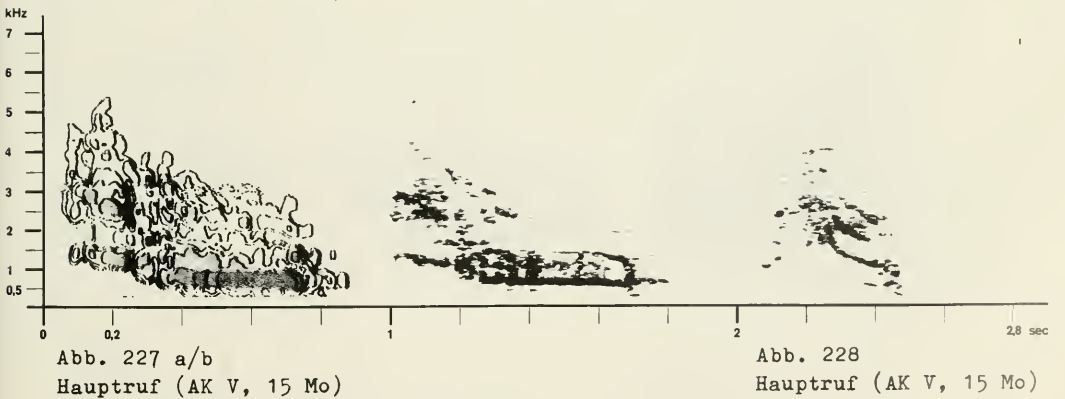
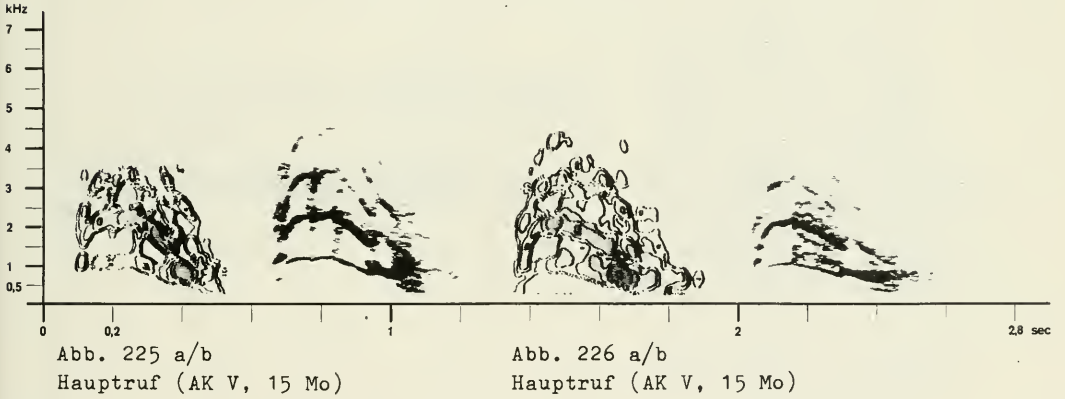
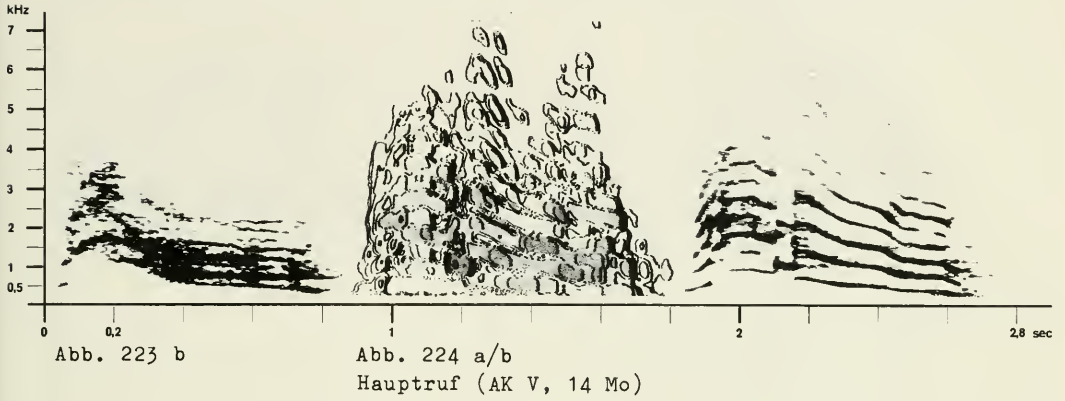
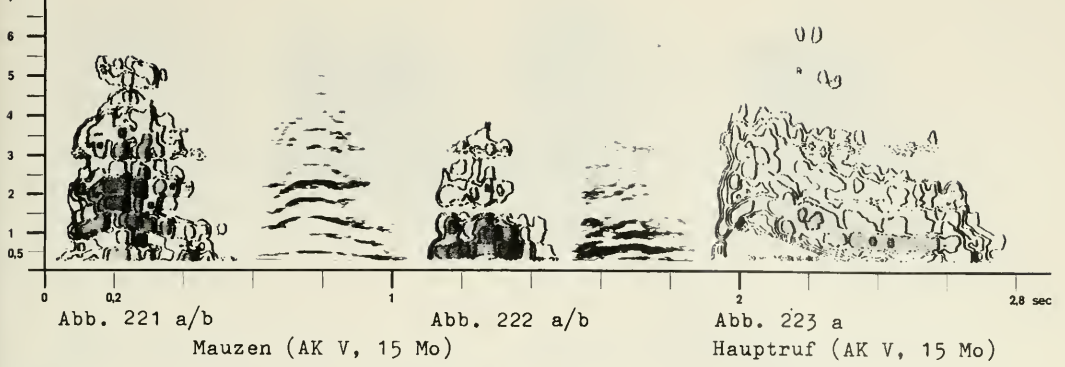


Abb. 219 b

Abb. 220 a/b  
Mauzen (AK III, 3.5 Mo) (I)





|                             | AK I      |                 | AK II     |           | AK III  |           |         | AK IV    |             | AK V    |                 |
|-----------------------------|-----------|-----------------|-----------|-----------|---------|-----------|---------|----------|-------------|---------|-----------------|
|                             | Q         | M               | Q         | M         | Q       | M         | H       | M        | Hm          | M       |                 |
| Lauterzeugung               | k         | k               | k         | k         | k       | k         | k       | k        | k           | k       | Pr              |
| Ämnungsphase                | ex        | ex              | ex        | ex        | ex      | ex        | ex      | ex       | ex          | ex      | k/n             |
| rel. Intens.                | (g-m) - h | (g-m) - h       | (g-m) - h | (g-m) - h | (m) - h | g - m     | (m) - h | g - m    | m - h       | g - m   | g               |
| interner Intens. wechsel    | (+)       | (+)             | (+)       | (+)       | (+)     | (+)       | (+)     | (+)      | + rh im Nel | (+)     | + rh            |
| Lautdauer [sec]             | 0.4-1.8   | 0.3-1.8         | 0.3-1.5   | 0.35-1.5  | 0.3-1.5 | 0.25-2.20 | 0.9-2.0 | 0.4-3.0  | 0.7-1.2     | 0.7-5.5 | 0.3-0.8         |
| Kopplung                    | (+)       | (+)             | (+)       | (+)       | (+)     | (+)       | (+)     | (+)      | -           | (+)     | (+)             |
| Reihung                     | ar        | ar              | ar        | ar        | ar      | ar        | ar      | ar       | ar          | ar      | (an Mauzen)     |
| Pausendauer [sec]           | -         | -               | -         | -         | -       | -         | -       | -        | -           | -       | -               |
| Silbigkeit                  | (+)       | (+)             | (+)       | (+)       | (+)     | (+)       | (+)     | (+)      | (+)         | (+)     | -               |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.25->7   | 0.25->7         | 0.25->7   | 0.25->7   | 0.25->7 | 0.2-7     | 0.2->7  | 0.2-7    | 0.2-7       | 0.2-6   | 0.2->7          |
| Grundanteile [kHz]          | 2-6       | 2-5             | 1-4       | 1.5-5     | 1-4     | <2        | <3      | <5       | <2          | <2      | <1 und 2-6      |
| Intens. max. [kHz]          | 2.5-3     | 3-4<br>↓<br>2-3 | 1-1.5     | 2-3       | 1-1.5   | 0.9-1.1   | 0.6-1   | ↓<br>0.7 | 0.4-0.8     | 0.5-0.7 | 0.3<br>↓<br>3.1 |
| Frequenzverteilung          | sp/(kl)   | sp/(kl)         | sp        | kl        | kl      | kl        | kl/sp   | kl       | kl u. sp    | kl      | ·sp             |
| Timhöhenwechsel i. Formante | -         | -               | -         | bis 3:2   | -       | bis >7:5  | bis 7:5 | bis 3:2  | bis 6:5     | bis 3:2 | -               |
| Bemerkungen                 | -         | -               | -         | -         | -       | -         | -       | -        | -           | -       | -               |

Tab. 16: Tiger (*Panthera tigris*) Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese

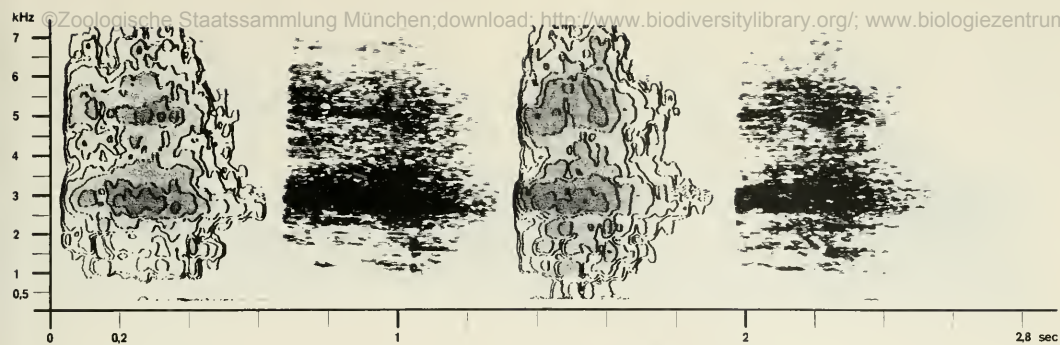


Abb. 229 a/b

Quärren (AK I, 4 d) (I)

Abb. 230 a/b

Quärren (AK I, 4 d) (I)

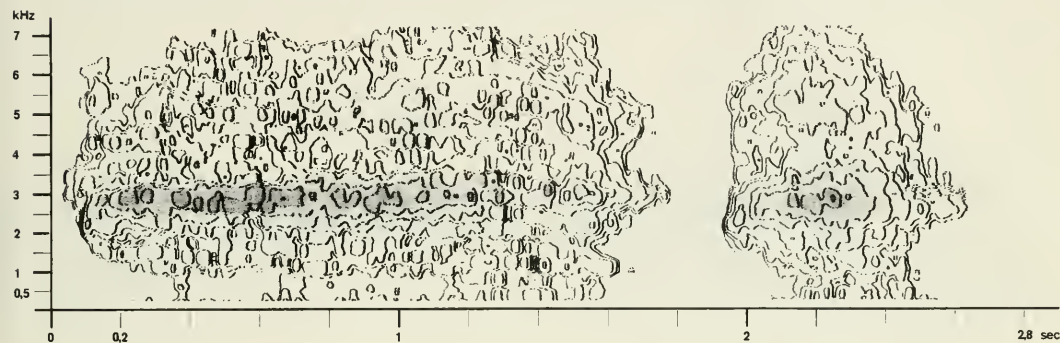


Abb. 231 a

Quärren (AK I, 4 d) (I)

Abb. 232

Quärren (AK I, 6 d) (I)

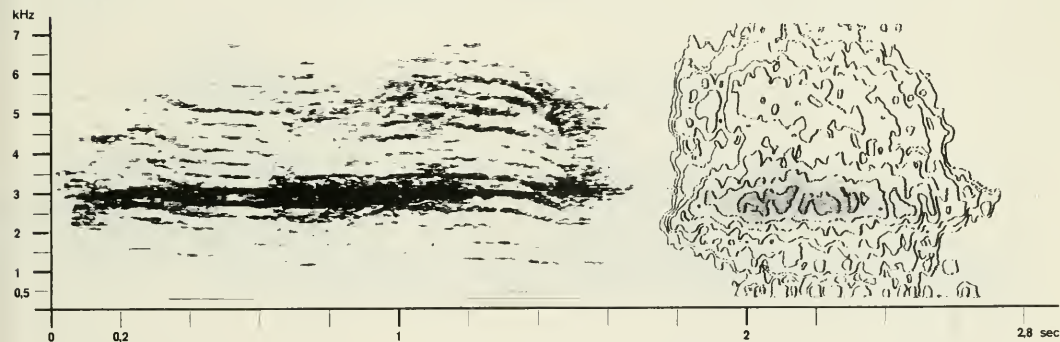


Abb. 231 b

Abb. 233

Quärren (AK I, 6 d) (I)

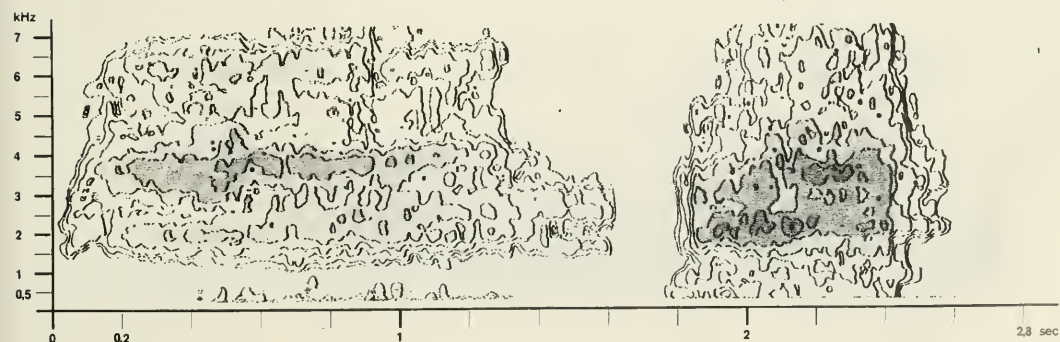


Abb. 234

Quärren (AK II, 5 Wo) (I)

Abb. 235 a

Quärren (AK II, 2 Mo)

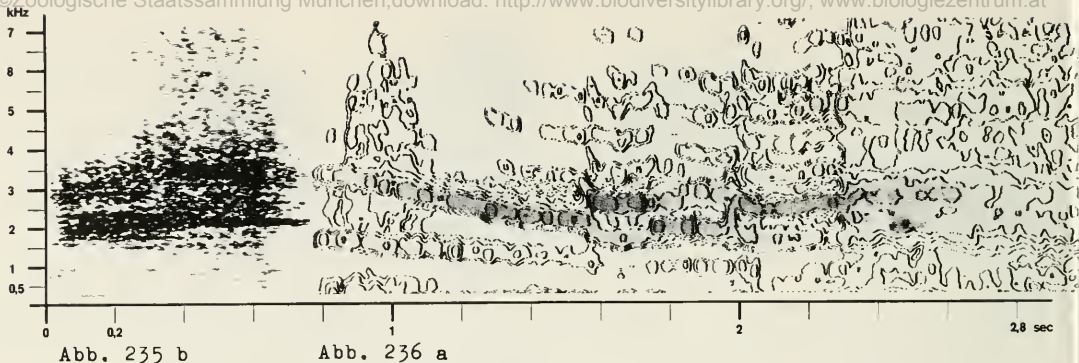


Abb. 235 b

Abb. 236 a

Mauzen/Quärren (AK II, 2.5 Mo) (I)

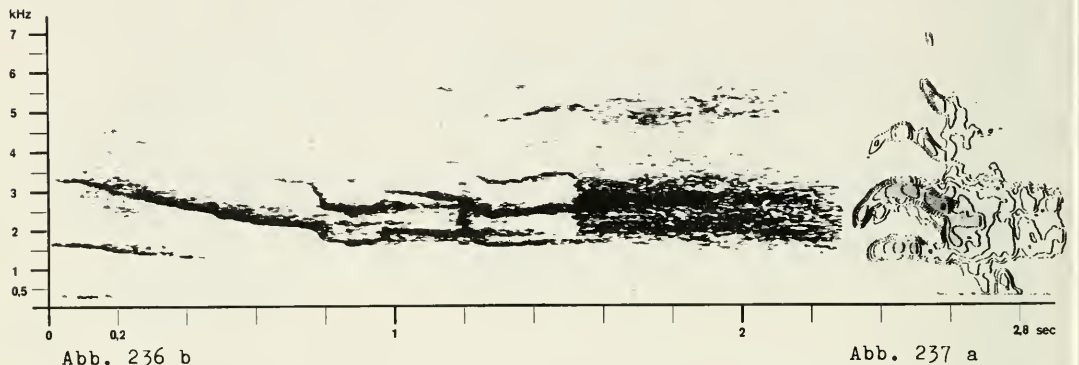


Abb. 236 b

Abb. 237 a

Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

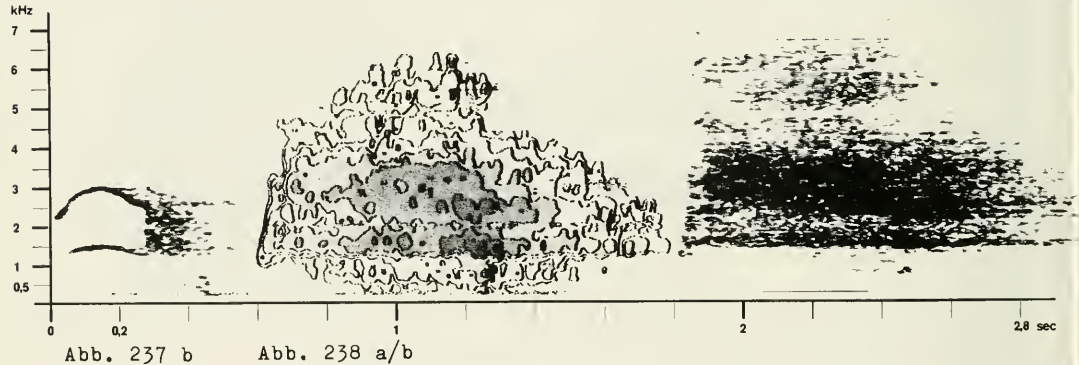


Abb. 237 b

Abb. 238 a/b

Quärren (AK III, 4 Mo) (I)

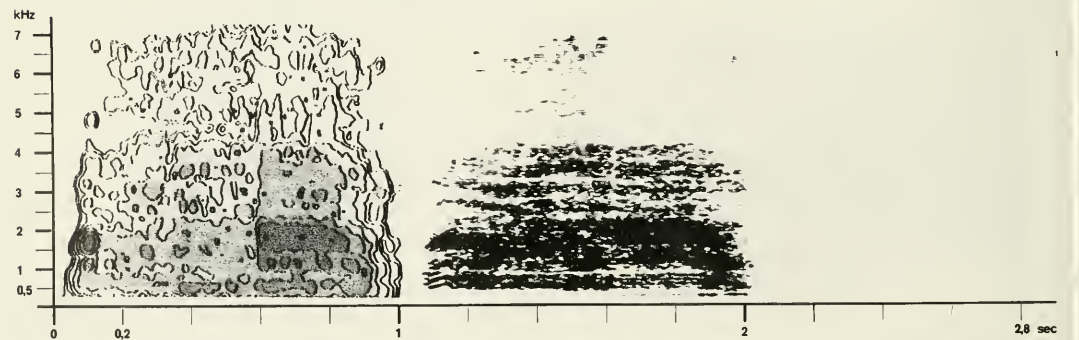


Abb. 239 a/b

Quärren (AK III, 5 Mo)

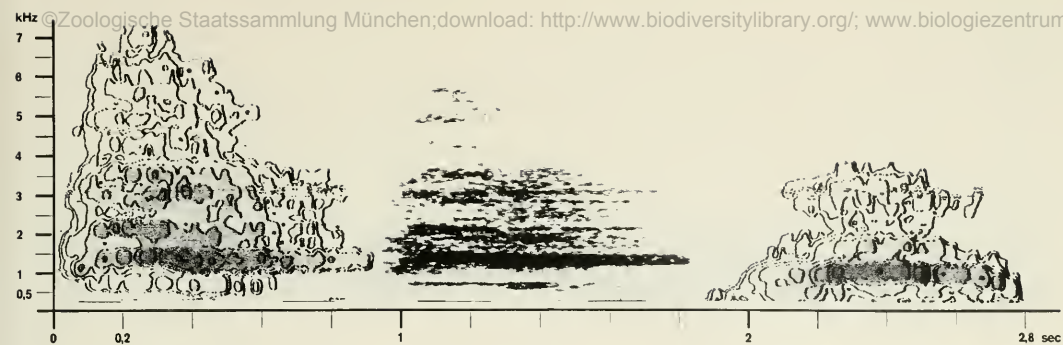


Abb. 240 a/b  
Quären/Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 241 a  
Mauzen (AK III, 5 Mo)

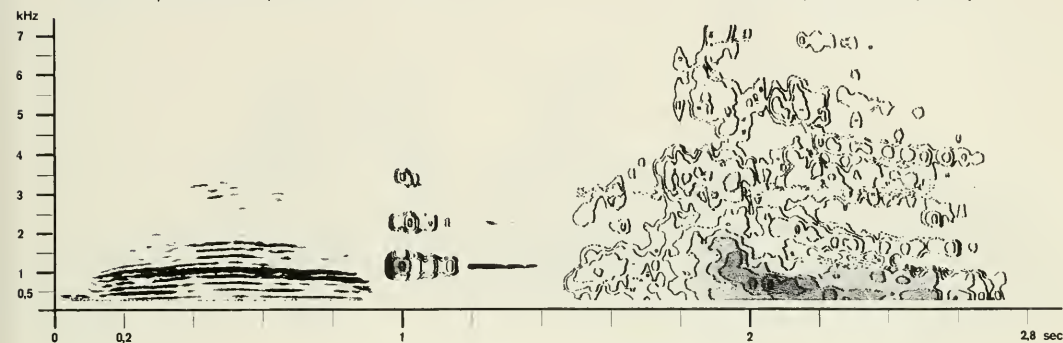


Abb. 241 b

Abb. 242 a/b

Abb. 243

Mauzen (AK III, 5 Mo) Hauptruf (AK III, 5 Mo)

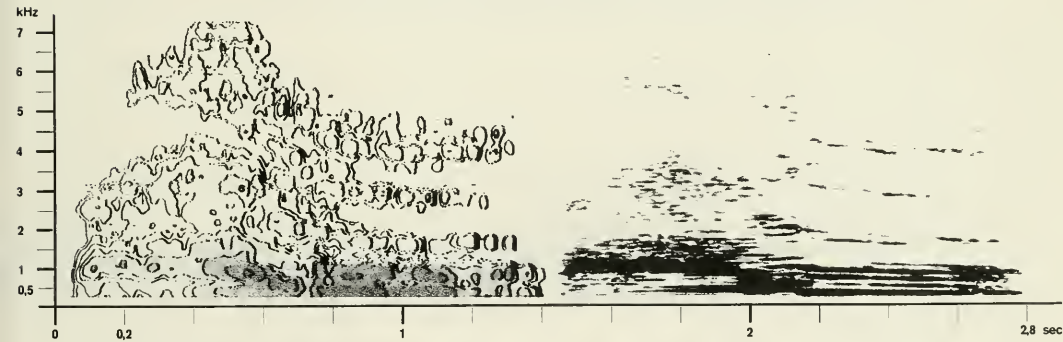


Abb. 244 a/b  
Hauptruf (AK III, 5 Mo)

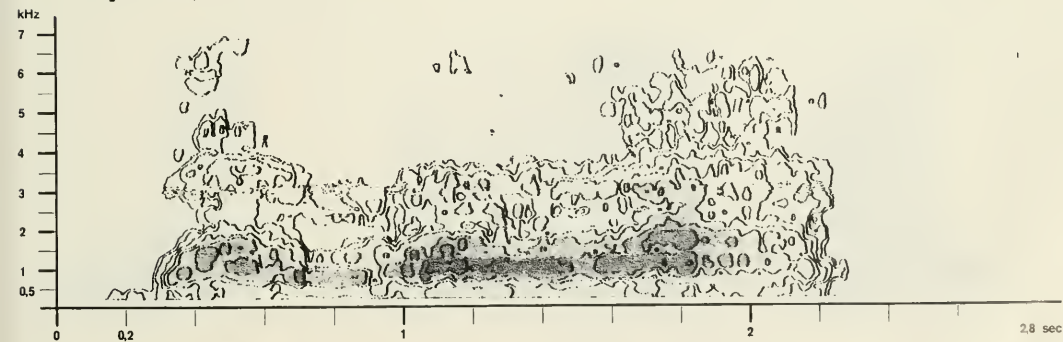
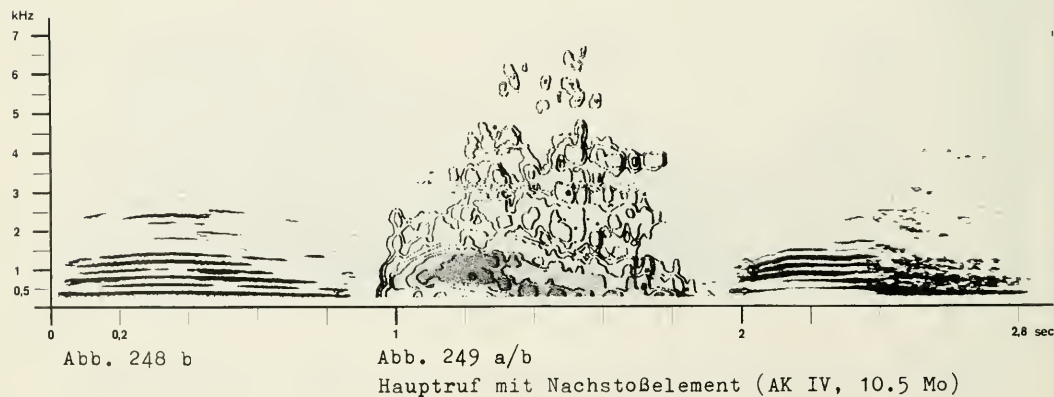
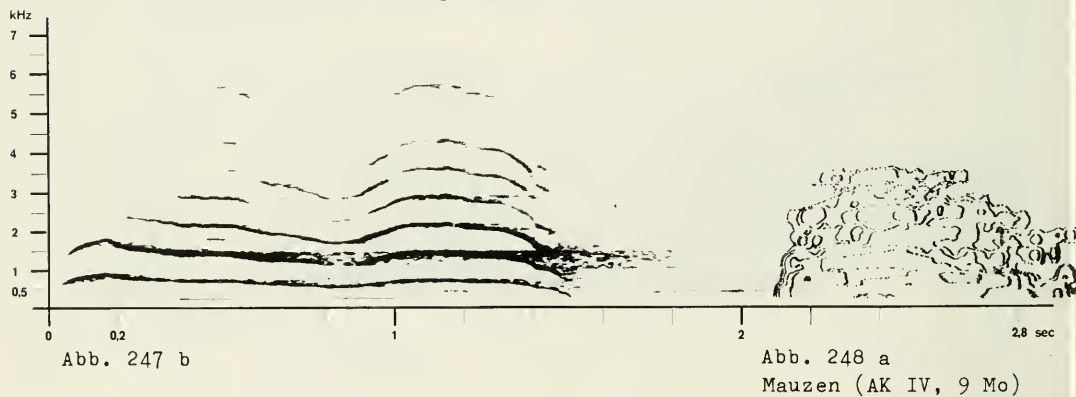
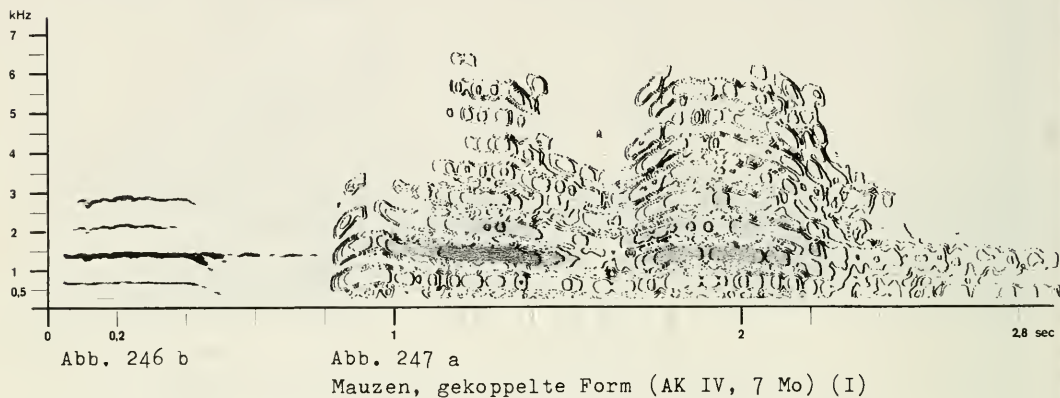
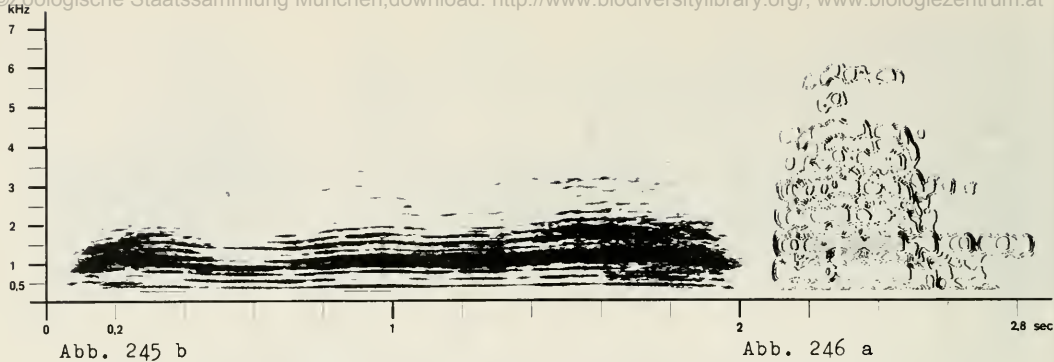


Abb. 245 a  
Hauptruf, gekoppelte Form (AK III, 5 Mo)



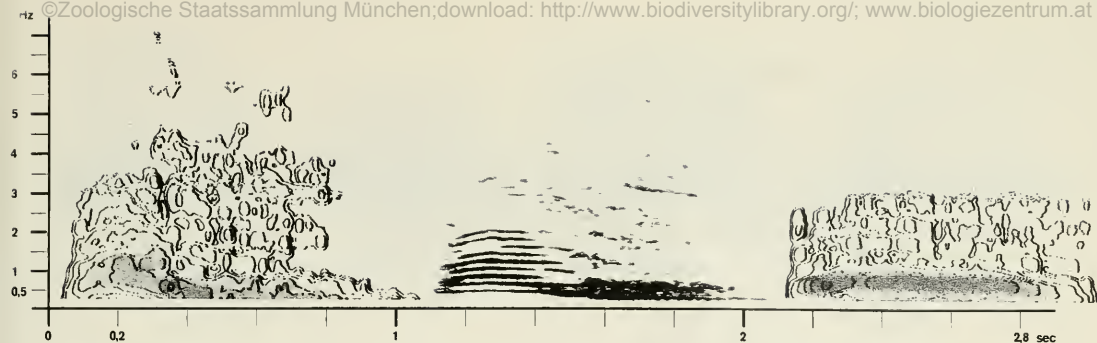


Abb. 250 a/b  
Hauptruf mit NachstoBelement (AK IV, 10.5 Mo)

Abb. 251 a  
Mauzen (AK V, 13 Mo)



Abb. 251 b

Abb. 252 a  
Mauzen, gekoppelte Form (AK V, 13 Mo)

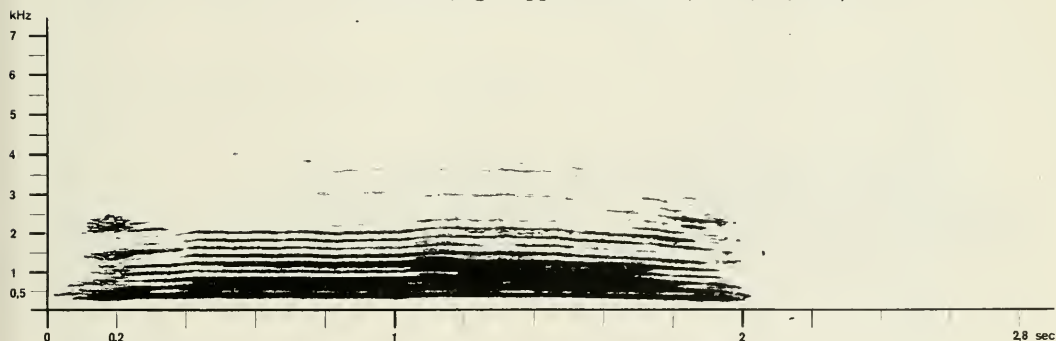


Abb. 252 b

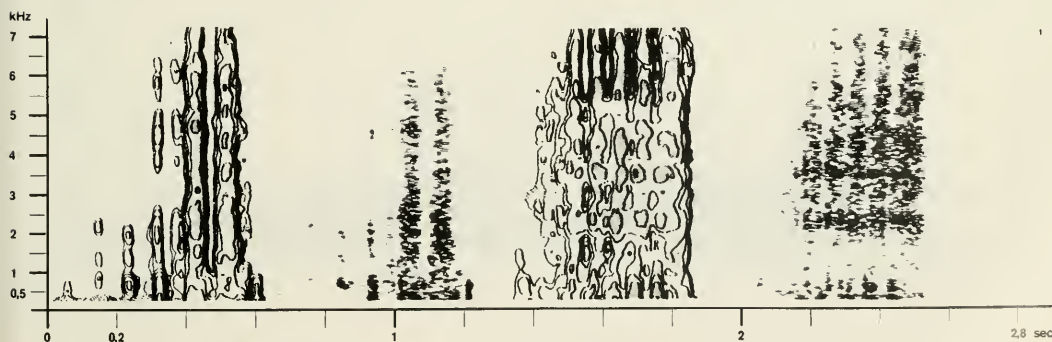


Abb. 253 a/b  
Prusten (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 254 a/b  
Prusten (AK III, 3.5 Mo)

|                             | AK I      |  | AK II     |  | AK III    |         |  | AK V    |                     |                   |
|-----------------------------|-----------|--|-----------|--|-----------|---------|--|---------|---------------------|-------------------|
|                             | Q         |  | Q         |  | Q         | M       |  | M       | Hm                  | sN                |
| Lauterzeugung               | k         |  | k         |  | k         | k       |  | k       | k                   | k                 |
| Atmungsphase                | ex        |  | ex        |  | ex        | ex      |  | ex      | ex                  | ex                |
| rel. Intens.                | (g-m) - h |  | (g-m) - h |  | (g-m) - h | g - m   |  | g - m   | (g-m) - h           | g                 |
| interner Intens. wechsel    | (+)       |  | (+)       |  | (+)       | (+)     |  | (+)     | +<br>rh im Nel      | +<br>rh           |
| Lautdauer [sec]             | 0.3-1     |  | 0.6-2.4   |  | 0.4-2.1   | 0.3-1.6 |  | 0.3-0.6 | 0.6-1.4             | 0.35              |
| Kopplung                    | (+)       |  | (+)       |  | (+)       | (+)     |  | (+)     | -                   | -                 |
| Reihung                     | ar        |  | ar        |  | ar        | ar      |  | ar      | ar                  | ar                |
| Pausendauer [sec]           | -         |  | -         |  | -         | -       |  | -       | -                   | -                 |
| Silbigkeit                  | (+)       |  | (+)       |  | (+)       | (+)     |  | (+)     | +                   | -                 |
| Frequenzbereich [kHz]       | 0.3->7    |  | 0.25-7    |  | 0.2-7     | 1-5     |  | 0.25-6  | 0.2-7               | 0.2-4             |
| Grundanteile [kHz]          | 2-5       |  | 1-3       |  | 1.5-4     | 1-3.5   |  | 1-3.5   | <3                  | <1.5              |
| Intens. max. [kHz]          | 2.5-3.2   |  | 1.6-2.5   |  | 1.6-3.5   | 1.5-2.8 |  | 1.5     | 0.7-1               | 0.4               |
| Frequenzverteilung          | sp/(kl)   |  | sp        |  | sp/(kl)   | kl      |  | kl      | kl u. sp            | sp                |
| Tonhöhenwechsel i. Formante | bis 4:3   |  | -         |  | -         | bis 4:3 |  | bis 6:5 | 2:1<br>bis ↓<br>3:2 | -                 |
| Bemerkungen                 | -         |  | -         |  | -         | -       |  | -       | -                   | geringes Material |

Tab. 17: Jaguar (*Panthera onca*) Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese



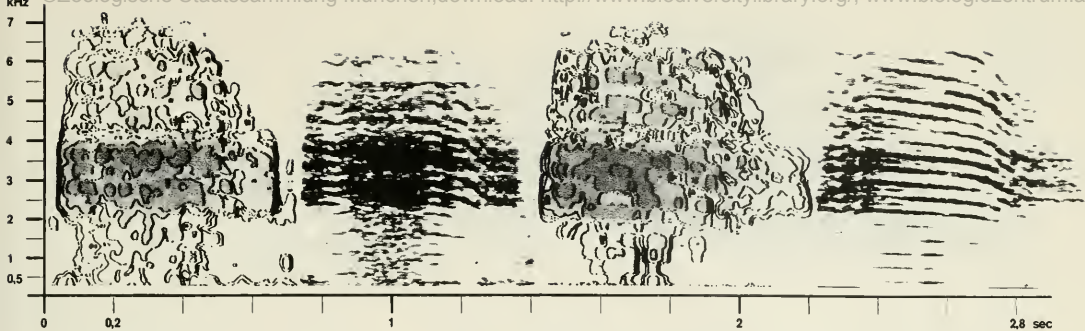


Abb. 255 a/b  
Quärren (AK I, 6 d) (I)

Abb. 256 a/b  
Quärren (AK I, 6 d) (I)

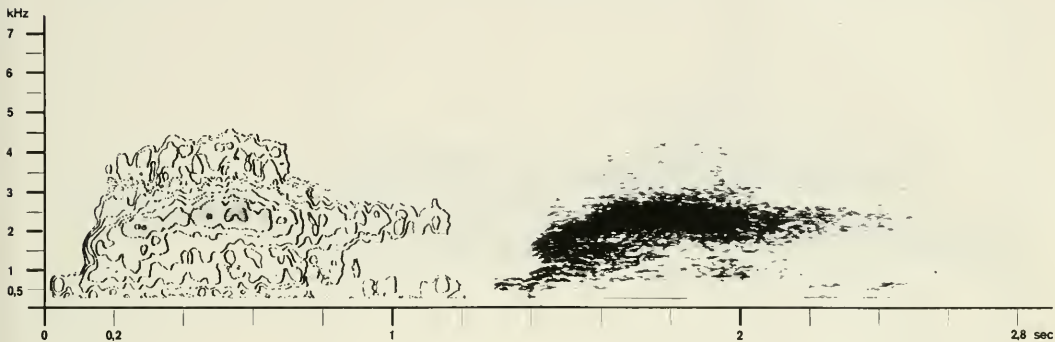


Abb. 257 a/b  
Quärren (AK II, 2.5 Mo) (I)



Abb. 258 a  
Quärren (AK II, 2.5 Mo) (I)

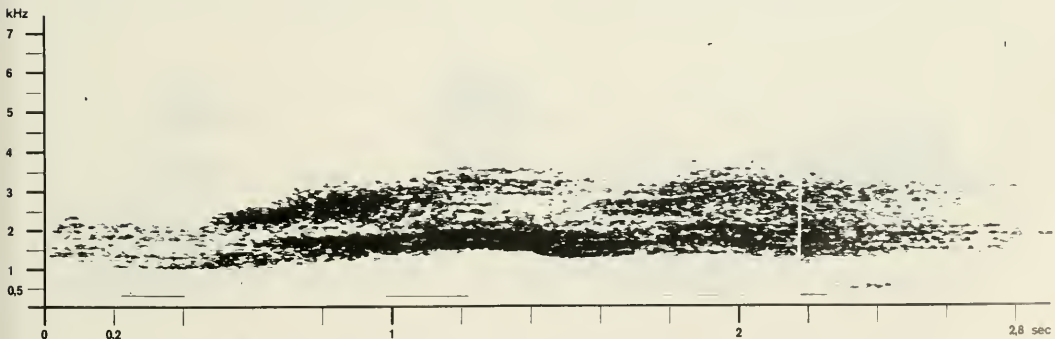


Abb. 258 b

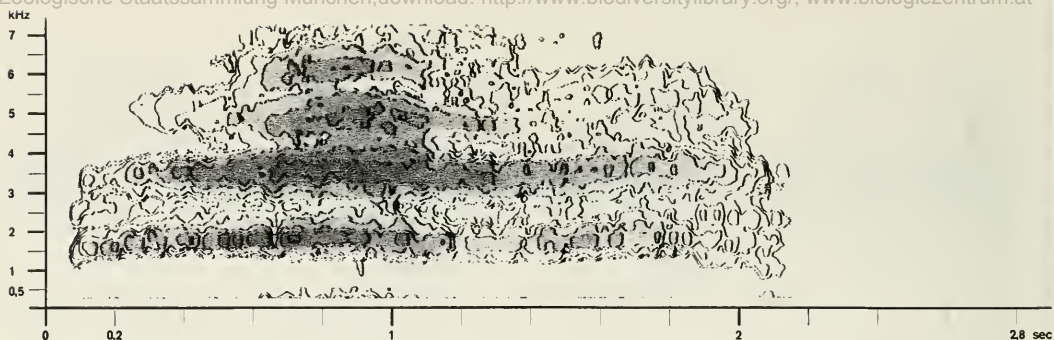


Abb. 259 a  
Quären (AK III, 3.5 Mo)

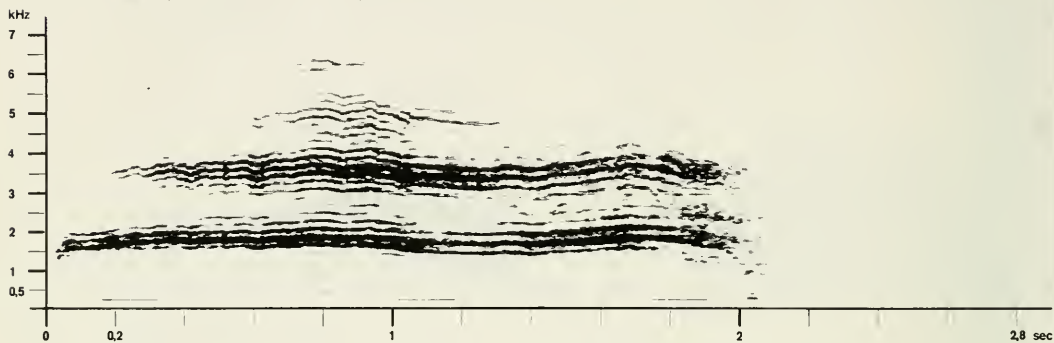


Abb. 259 b

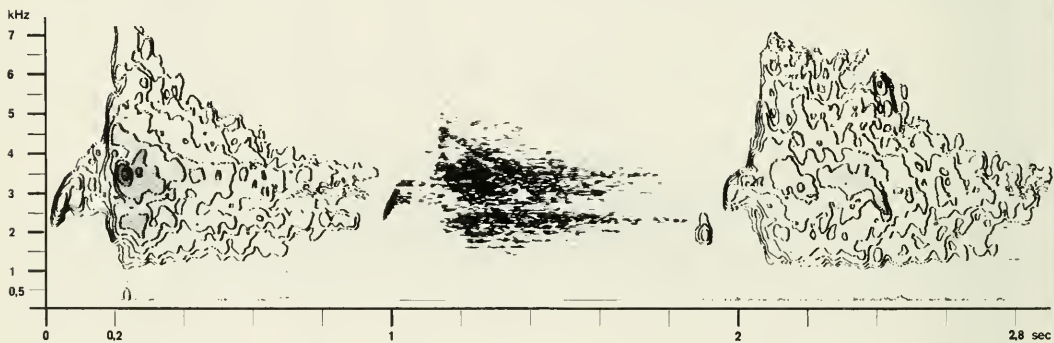


Abb. 260 a/b  
Mauzen/Quären (AK III, 5.8 Mo) (I)

Abb. 261 a  
Mauzen/Quären (AK III, 5.8 Mo) (I)



Abb. 261 b

Abb. 262 a/b  
Mauzen/Quären (AK III, 3.5 Mo)



Abb. 263 a

Abb. 264 a

Mauzen (AK III, 5.8 Mo) (I)

Mauzen, gekoppelte Form (AK III, 5.8 Mo) (I)

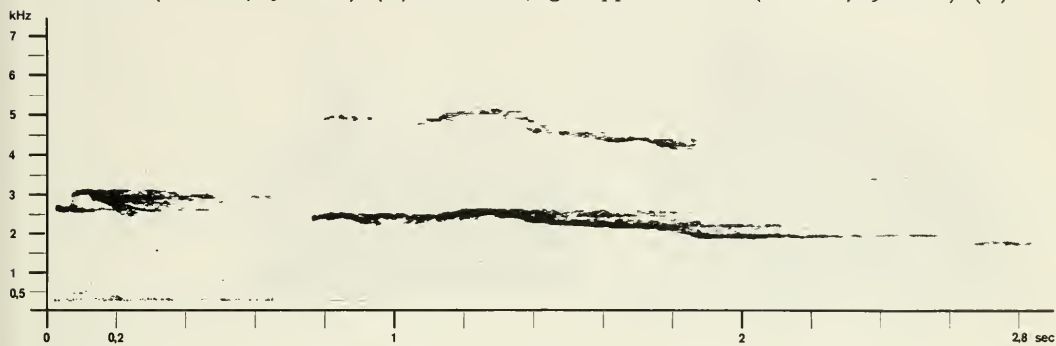


Abb. 263 b

Abb. 264 b



Abb. 265 a/b

Abb. 266 a/b

Mauzen (AK V, 14 Mo) (I)

Mauzen (AK V, 14 Mo) (I)

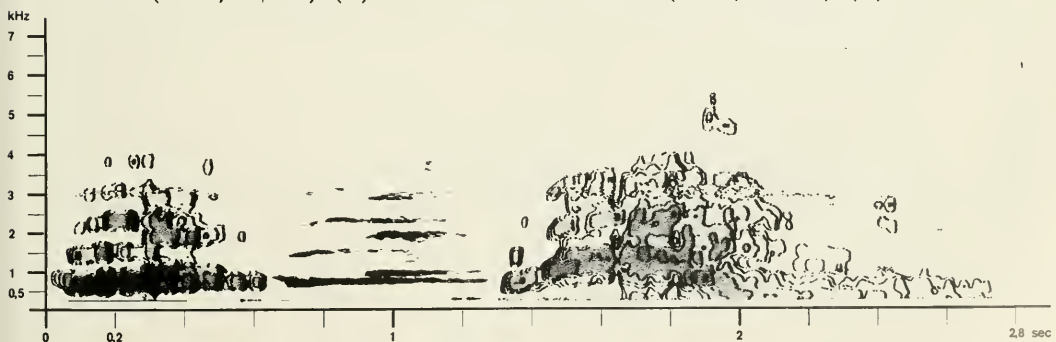
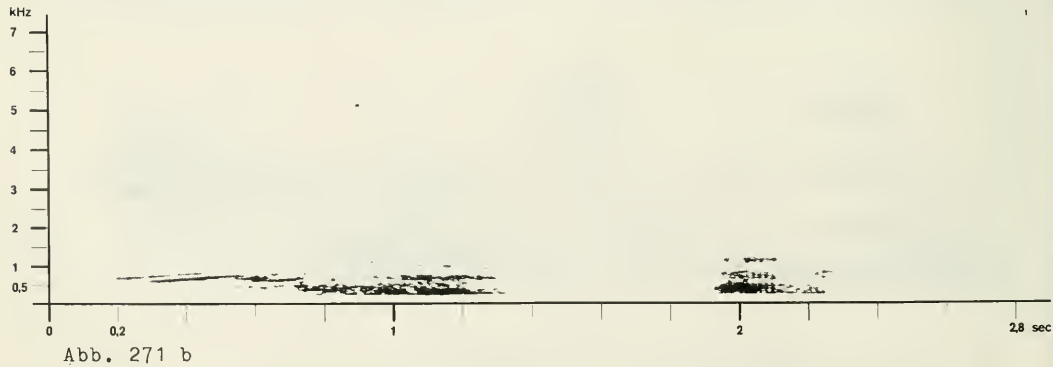
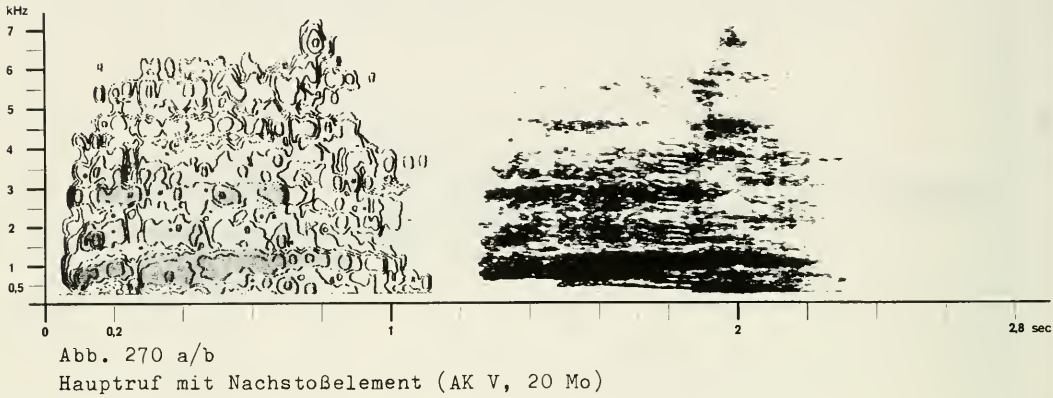
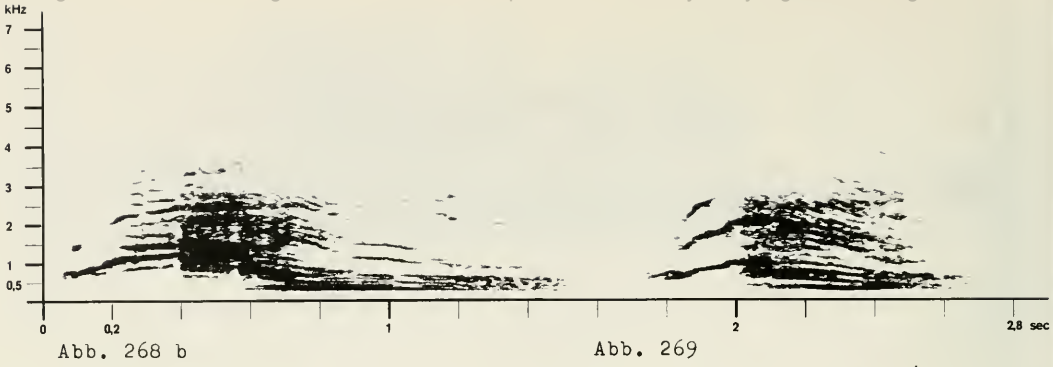


Abb. 267 a/b Mauzen (AK V, 18 Mo)  
mit Ansatz zu NachstoBelement

Abb. 268 a  
Hauptruf mit NachstoBelement (AK V, 15 Mo)



|                                     | AK I      | AK II     |         | AK III   | AK V    |
|-------------------------------------|-----------|-----------|---------|----------|---------|
|                                     | Q         | Q         | M       | M        | M       |
| Laut-<br>erzeugung                  | k         | k         | k       | k        | k       |
| Atmungsphase                        | ex        | ex        | ex      | ex       | ex      |
| rel.<br>Intens.                     | (g-m) - h | (g-m) - h | g - m   | g - m    | g - m   |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | (+)       | (+)       | (+)     | (+)      | (+)     |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.4-0.7   | 0.4-2.0   | 0.2-1.2 | 0.25-2.4 | 0.4-0.6 |
| Kopplung                            | +         | +         | +       | +        | (+)     |
| Reihung                             | ar        | ar        | ar      | ar       | ar      |
| Pausendauer<br>[sec]                | -         | -         | -       | -        | -       |
| Silbig-<br>keit                     | (+)       | (+)       | (+)     | (+)      | (+)     |
| Frequenz-<br>bereich<br>[kHz]       | 0.3->7    | 0.25-7    | 0.25->7 | 0.2-7    | 0.5-4.5 |
| Grundanteile<br>[kHz]               | 2-6       | 2-4       | 2-5     | 1-4      | <3      |
| Intens. max.<br>[kHz]               | 3-4       | 2-3       | 2.6-4.8 | 1.2-3.5  | 2.8     |
| Frequenz-<br>verteilung             | sp        | sp        | kl      | kl/(sp)  | kl      |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | -         | -         | bis 3:1 | bis 2:1  | bis 2:1 |
| Bemerkungen                         | -         | -         | -       | -        | -       |

Tab. 18: Leopard (*Panthera pardus*) Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese

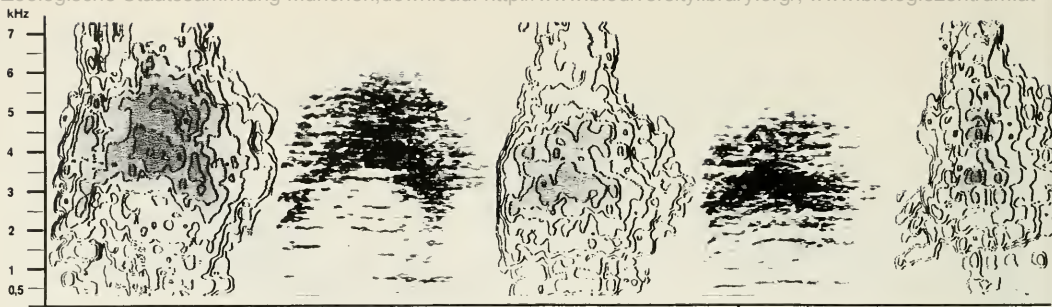


Abb. 272 a/b  
Quären (AK I, 5 d) (I)

Abb. 273 a/b  
Quären (AK I, 5 d) (I)

Abb. 274 a



Abb. 274 b

Abb. 275 a  
Quären/Mauzen (AK I, 2.5 Wo) (I)

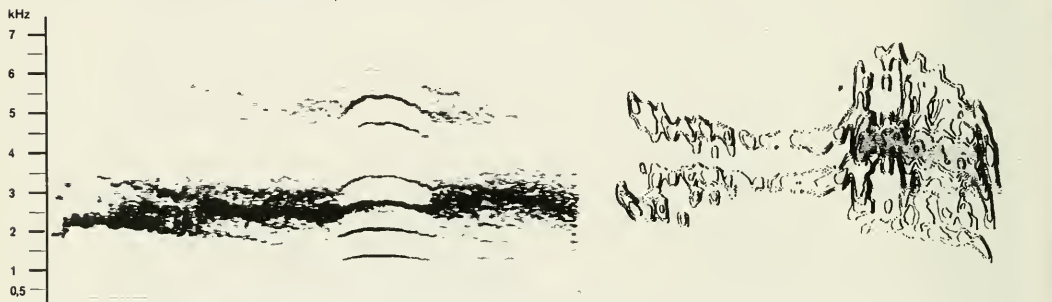


Abb. 275 b

Abb. 276 a  
Mauzen (AK I, 2.5 Wo) (I)



Abb. 276 b

Abb. 277 a/b  
Abb. 278  
Mauzen (AK I, 2.5 Wo) (I)

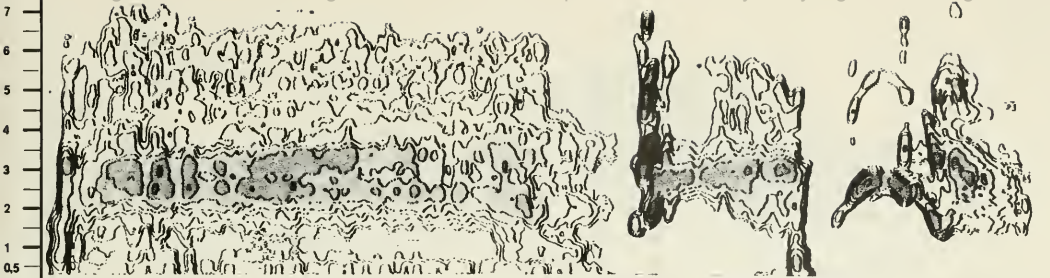


Abb. 279 a  
Quären (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 280 a      Abb. 281 a  
Mauzen/Quären (AK II, 2 Mo) (I)



Abb. 279 b

Abb. 280 b

Abb. 281 b



Abb. 282 a/b  
Mauzen (AK II, 2 Mo) (I)

Abb. 283 a/b      Abb. 284 a/b      Abb. 285 a  
Mauzen (AK III, 3.5 Mo)



Abb. 285 b      Abb. 286 a/b  
Mauzen (AK III, 3.5 Mo)

Abb. 287 a/b      Abb. 288 a/b  
Mauzen, helle Form (AK III, 4 Mo)      Mauzen (AK V, 16 Mo)

|                                     | AK I      | AK II           | AK III              | AK IV    |                |
|-------------------------------------|-----------|-----------------|---------------------|----------|----------------|
|                                     | Q         | M               | M                   | M        | Hm             |
| Laut-<br>erzeugung                  | k         | k               | k                   | k        | k              |
| Atmungsphase                        | ex        | ex              | ex                  | ex       | ex             |
| rel.<br>Intens.                     | (g-m) - h | g - m - h       | g - m - h           | g - m    | m - h          |
| interner<br>Intens.<br>wechsel      | (+)       | (+)             | (+)                 | (+)      | +<br>rh im Nel |
| Lautdauer<br>[sec]                  | 0.4-2     | 0.2-1.2         | 0.3-3.0             | 0.5-1.2  | 1.3-2.4        |
| Kopplung                            | (+)       | (+)             | (+)                 | (+)      | (+)            |
| Reihung                             | ar        | ar              | ar                  | ar       | ar             |
| Pausendauer<br>[sec]                | -         | -               | -                   | -        | -              |
| Silbig-<br>keit                     | (+)       | (+)             | (+)                 | (+)      | +              |
| Frequenzbereich<br>[kHz]            | 0.25-7    | 0.25-7          | 0.2-7               | 0.2-6    | 0.2-6          |
| Grundanteile<br>[kHz]               | 1.5-5     | 1.5-5           | 0.4-5<br>↓<br>0.2-3 | <2       | <1.5           |
| Intens.<br>max.<br>[kHz]            | 2.8       | 2-3<br>↓<br>1-2 | 0.9<br>↓<br>0.5-0.8 | 0.35-0.7 | 0.25-0.45      |
| Frequenz-<br>verteilung             | sp        | sp/(kl)         | sp/kl               | sp/kl    | kl u. sp       |
| Tonhöhen-<br>wechsel i.<br>Formante | -         | gering          | gering              | gering   | gering         |
| Bemerkungen                         | -         | -               | -                   | -        | -              |

Tab. 19: Löwe (*Panthera leo*) Strukturparameter der Lautelemente im Verlauf der Ontogenese



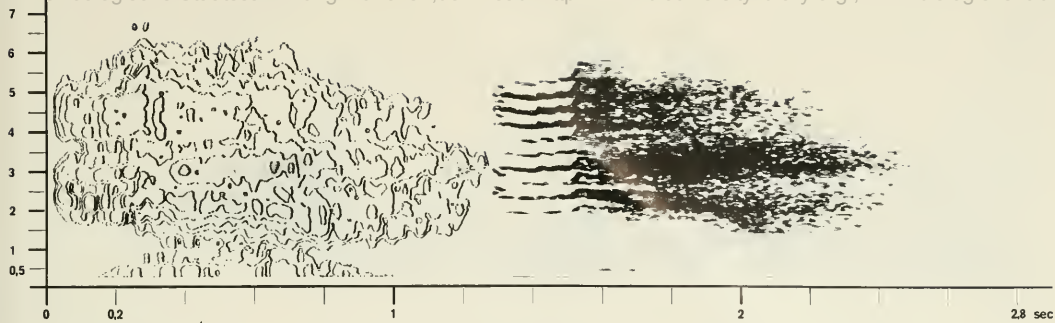


Abb. 289 a/b

Quärren (AK I, 1 d) (I)

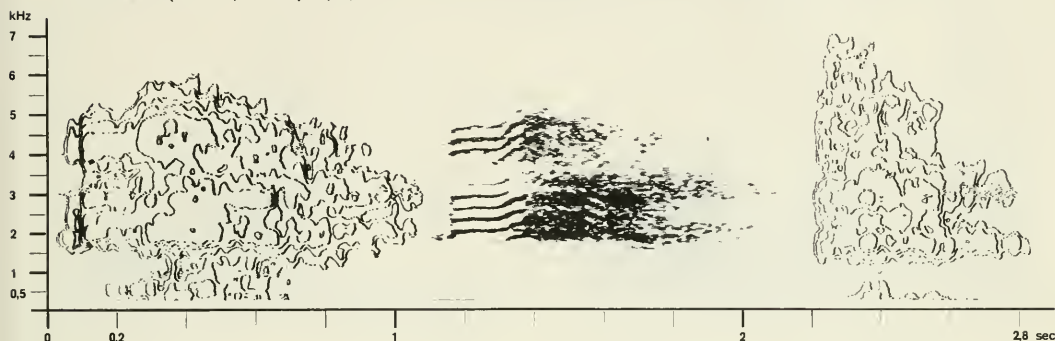


Abb. 290 a/b

Quärren (AK I, 1 d) (I)

Abb. 291  
Quärren (AK I, 1 d) (I)

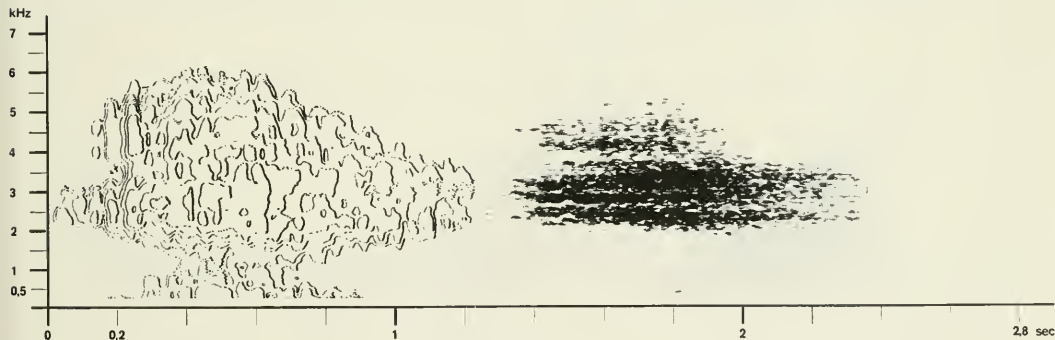


Abb. 292 a/b

Quärren (AK I, 1 d) (I)

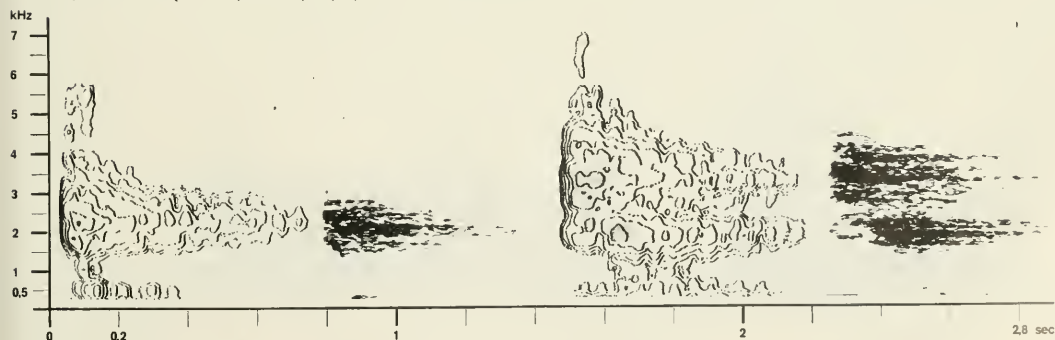


Abb. 293 a/b

Mauzen (AK II, 1 Mo) (I)

Abb. 294 a/b

Mauzen (AK II, 5 Wo) (I)

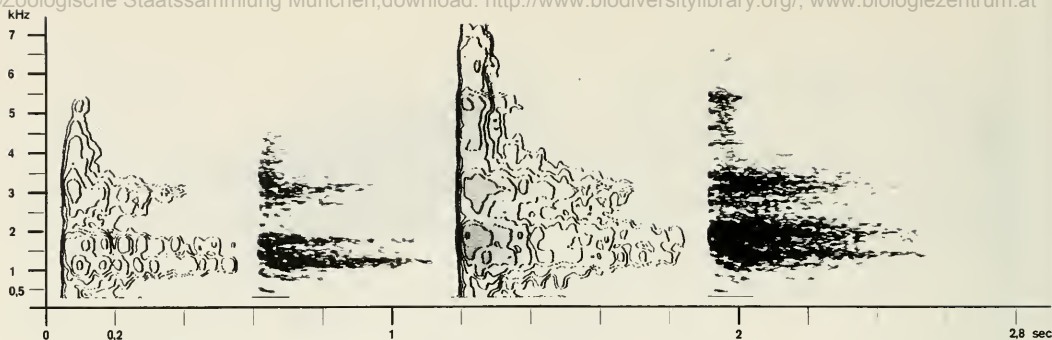


Abb. 295 a/b  
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 296 a/b  
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

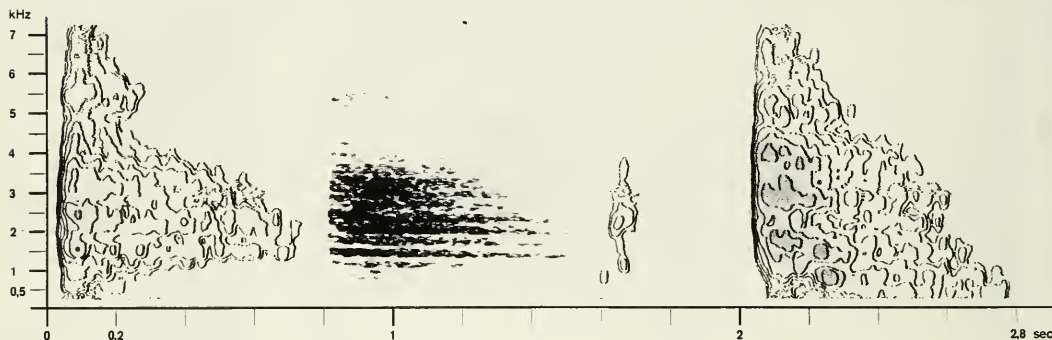


Abb. 297 a/b  
Mauzen (AK II, 2.5 Mo) (I)

Abb. 298  
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

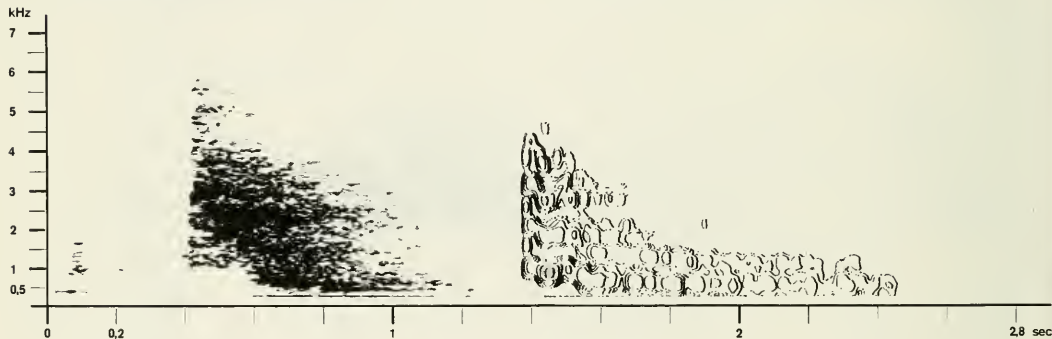


Abb. 299  
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

Abb. 300 a  
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

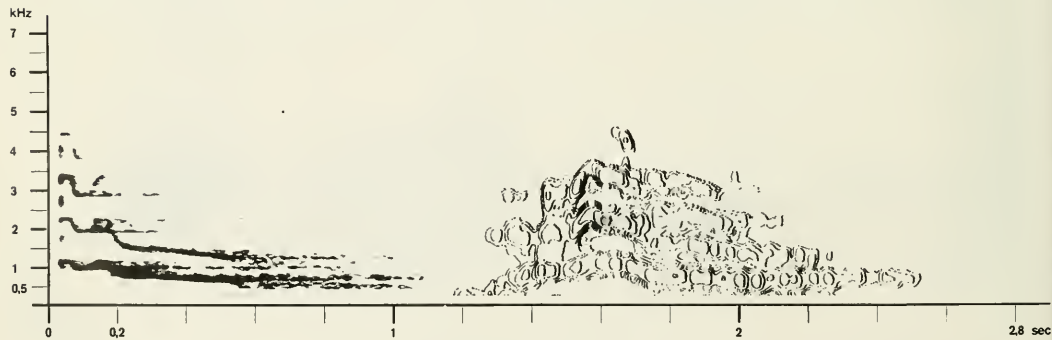


Abb. 300 b

Abb. 301 a  
Mauzen (AK III, 4 Mo) (I)

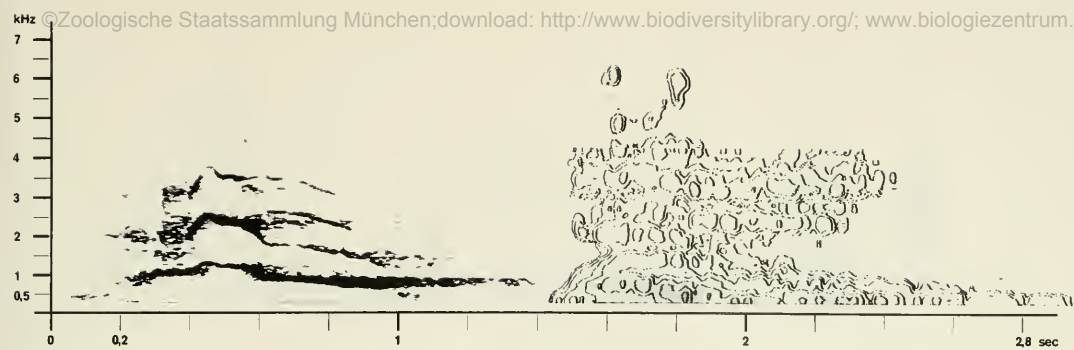


Abb. 301 b

Abb. 302 a

Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)



Abb. 302 b

Abb. 303 a

Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)



Abb. 303 b

Abb. 304 a

Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

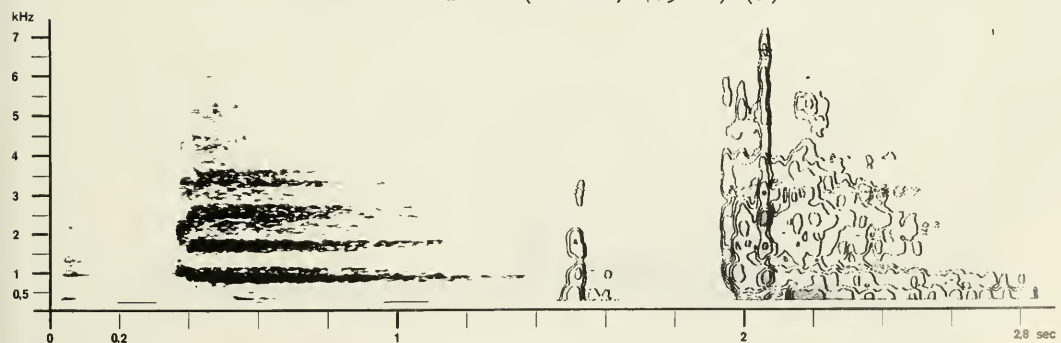


Abb. 304 b

Abb. 305

Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

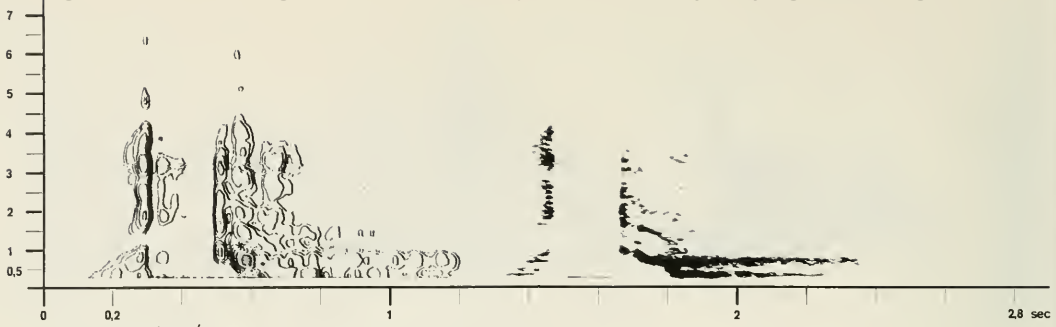


Abb. 306 a/b  
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

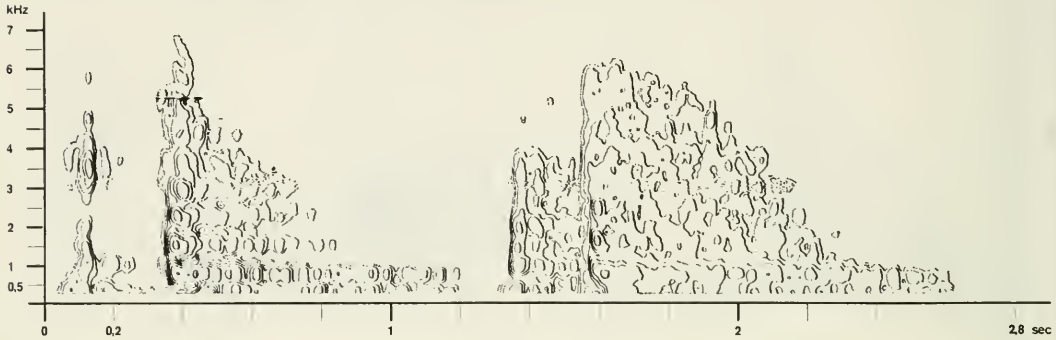


Abb. 307  
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

Abb. 308 a  
Mauzen (AK III, 4.5 Mo) (I)

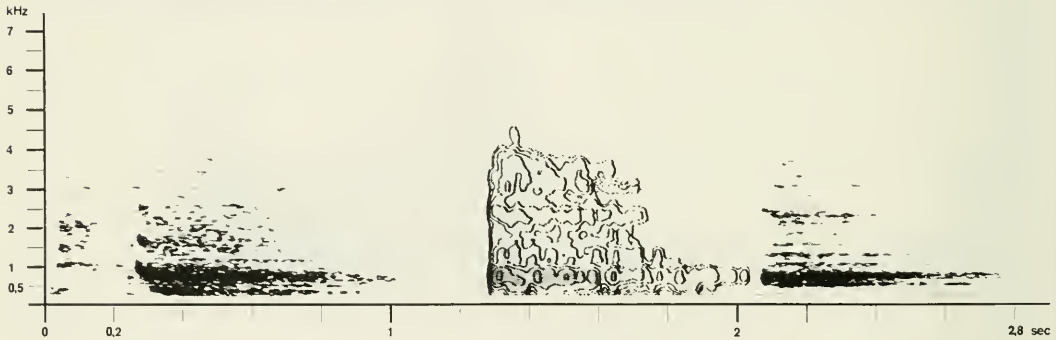


Abb. 308 b

Abb. 309 a/b  
Mauzen (AK III, 5.5 Mo) (I)

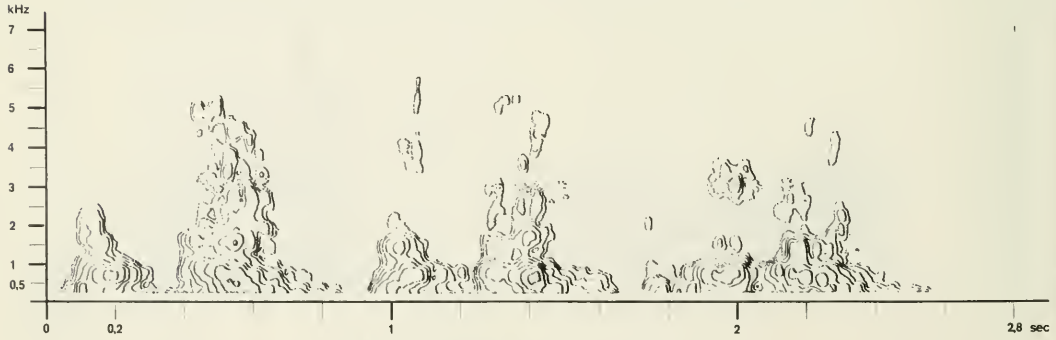


Abb. 310

Abb. 311

Abb. 312

Mauzen (AK IV, 8 Mo) (I)

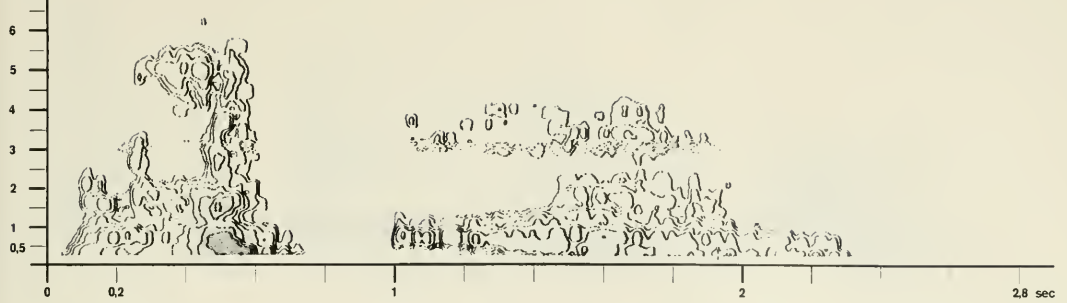


Abb. 313  
Mausen (AK IV, 8 Mo) (I)

Abb. 314 a  
Hauptruf mit NachstoBelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

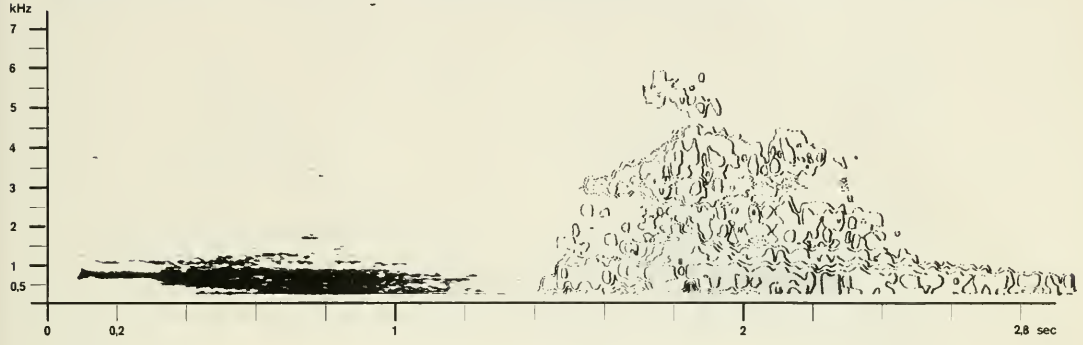


Abb. 314 b

Abb. 315 a  
Hauptruf mit NachstoBelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

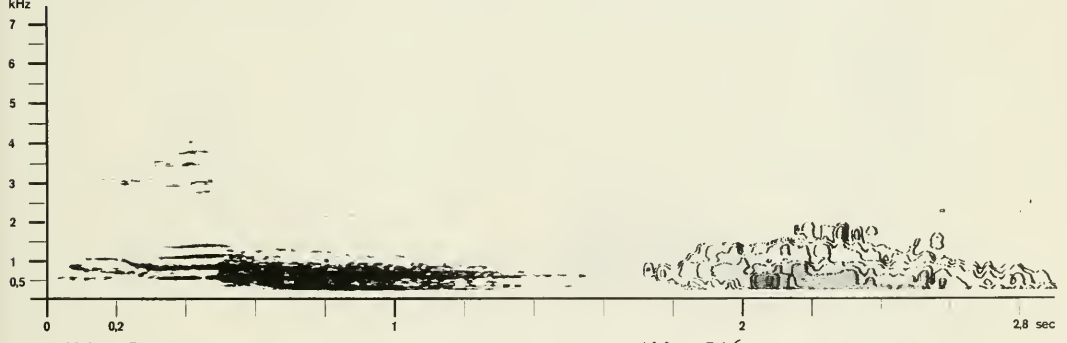


Abb. 315 b

Abb. 316 a  
Hauptruf mit NachstoBelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

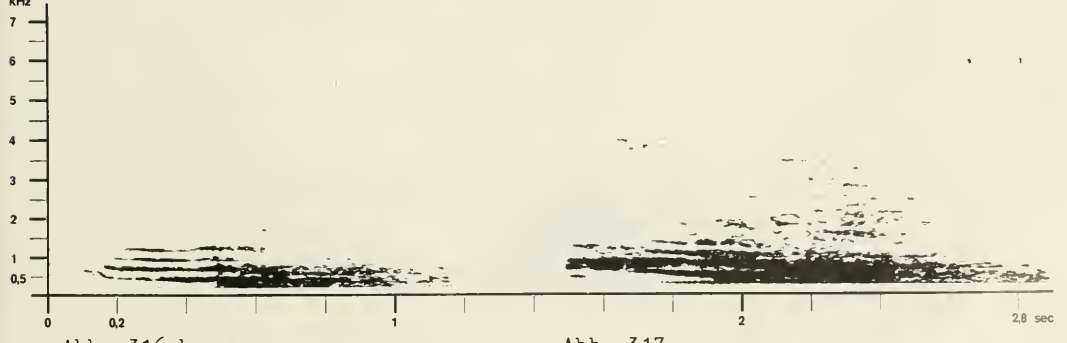


Abb. 316 b

Abb. 317  
Hauptruf mit NachstoBelement (AK IV, 10.5 Mo) (I)

|                                    | AK IV   |         |
|------------------------------------|---------|---------|
|                                    | M       | H       |
| Laut-<br>erzeugung                 | k       | k       |
| Atmungs-<br>phase                  | ex      | ex      |
| rel.<br>Intens.                    | g – m   | m – h   |
| interner<br>Intens.<br>wechsel     | (+)     | (+)     |
| Lautdauer<br>[sec]                 | 0.3–1   | 0.7–1.3 |
| Kopplung                           | ?       | ?       |
| Reihung                            | ar      | ar      |
| Pausendauer<br>[sec]               | –       | –       |
| Silbigkeit                         | (+)     | (+)     |
| Frequenz-<br>bereich<br>[kHz]      | 0.2–>7  | 0.2–7   |
| Grundanteile<br>[kHz]              | 0.5–6   | 0.2–4   |
| Intens. max.<br>[kHz]              | 0.7–1.6 | 0.7–1.5 |
| Frequenz-<br>verteilung            | sp/(kl) | kl/sp   |
| Tonhöhen<br>wechsel i.<br>Formante | gering  | gering  |
| Bemerkungen                        | –       | –       |

Tab. 20: Leopon Strukturparameter der Lautelemente  
im Verlauf der Ontogenese

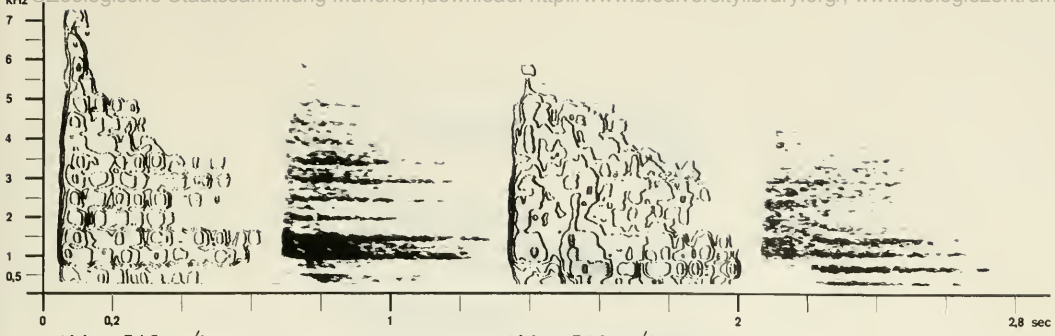


Abb. 318 a/b  
Mauzen (AK IV, 9 Mo) (I)

Abb. 319 a/b  
Mauzen (AK IV, 9 Mo) (I)

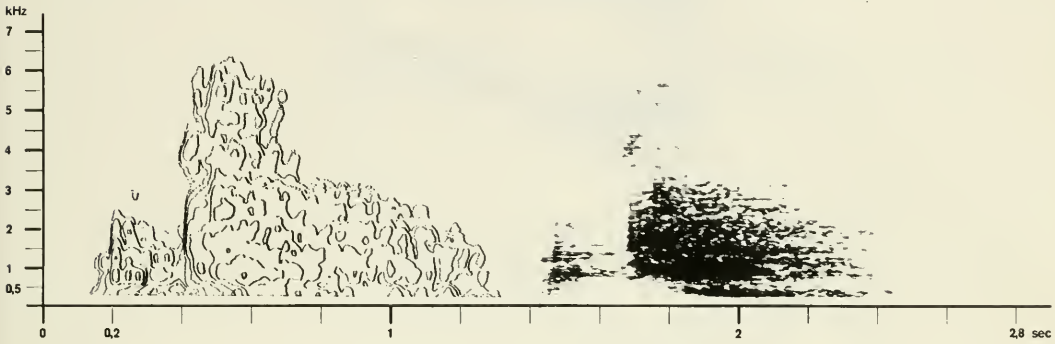


Abb. 320 a/b  
Mauzen (AK IV, 9 Mo) (I)

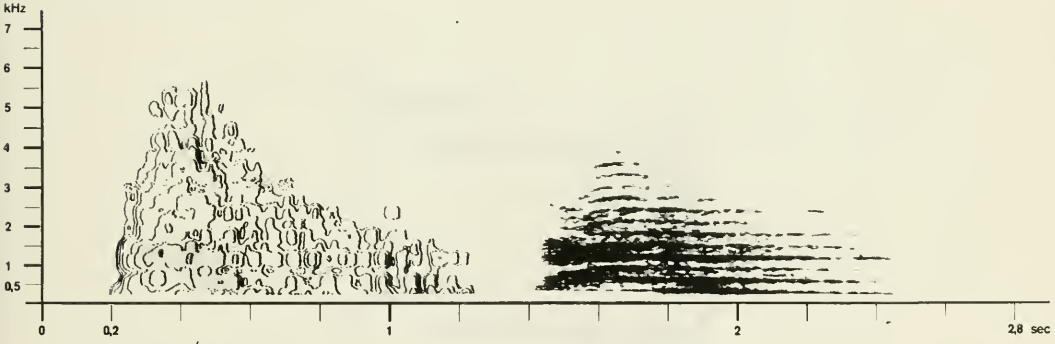


Abb. 321 a/b  
Hauptruf (AK IV, 9 Mo) (I)

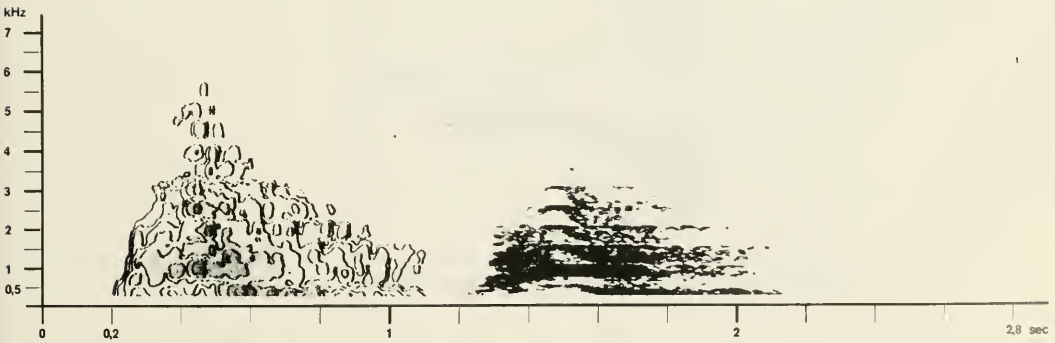
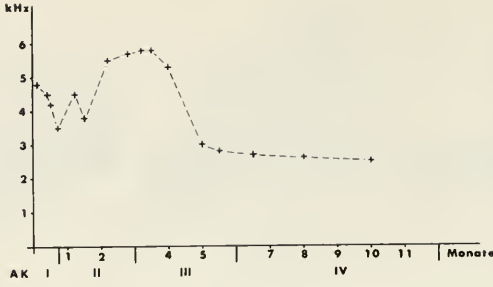
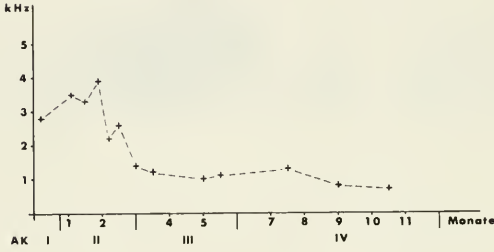


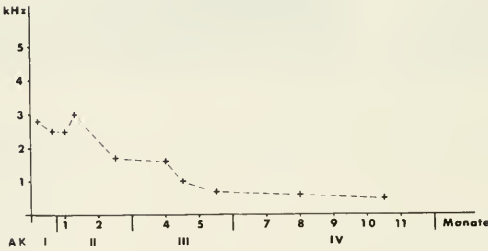
Abb. 322 a/b  
Hauptruf (AK IV, 9 Mo) (I)



a) *Puma concolor*



b) *Panthera tigris*



c) *Panthera leo*

Abb. 323

Lage der Frequenzanteile des Rufaufbaus mit der relativ größten Amplitude im Verlauf des ersten Lebensjahres



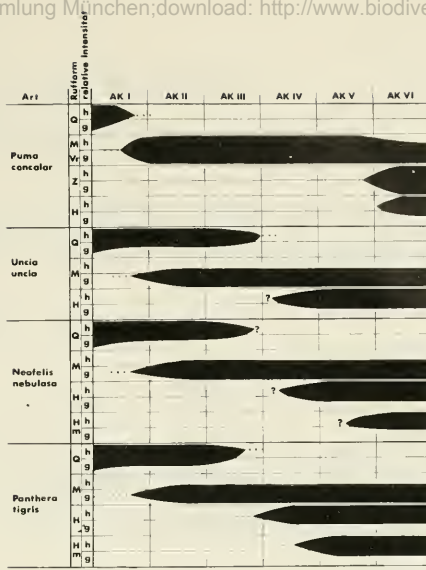


Abb. 324 a  
Ausbildung und relative Intensität der Ruffformen  
im Verlauf der Stimmentwicklung

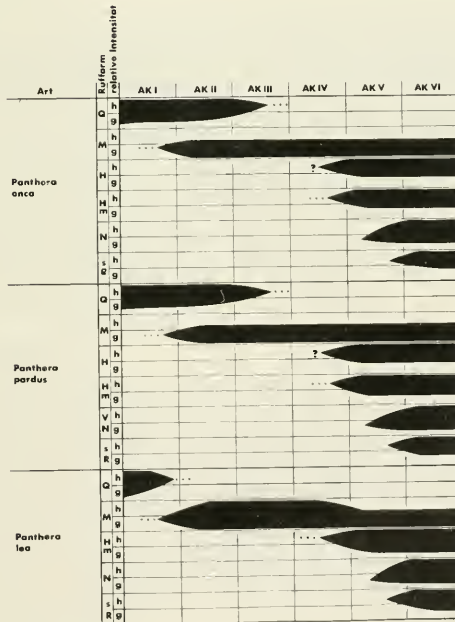


Abb. 324 b



## **SPIXIANA – ZEITSCHRIFT für ZOOLOGIE**

erscheint im Selbstverlag der  
Zoologischen Staatssammlung München

Ein Jahresabonnement kostet 100,— DM oder 50 US-\$. Supplementbände werden gesondert nach Umfang berechnet. Mitglieder der „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München“ können die Zeitschrift zum ermäßigten Preis von 40,— DM beziehen.

## **SPIXIANA – Journal of Zoology**

is edited by  
The State Zoological Collections München

Annual subscription rate is 50 US-\$ or any internationally convertible currency in the value of 100,— DM. Supplements are charged at special rates depending on the number of printed pages. Members of the “Freunde der Zoologischen Staatssammlung München” may order the journal at the reduced rate of 40,— DM.

Bestellungen sind zu richten an die  
Orders should be addressed to the library of the

Zoologische Staatssammlung München  
Maria-Ward-Straße 1 b  
D-8000 München 19, West Germany

## **Hinweise für Autoren**

Die Manuskripte sollen in zweifacher Ausfertigung eingereicht werden. Sie sollen einseitig und weitzeitig mit mindestens vier cm breitem Rand geschrieben sein. Sie müssen den allgemeinen Bedingungen für die Abfassung wissenschaftlicher Manuskripte entsprechen. Für die Form der Manuskripte ist die jeweils letzte Ausgabe der SPIXIANA maßgebend und genau zu beachten. Eine englische Zusammenfassung ist der Arbeit voranzustellen. Tabellen sind, wie auch die Abbildungsvorlagen, gesondert beizufügen. Der Gesamtumfang eines Beitrages sollte nicht mehr als 2 Druckbogen (32 Druckseiten), Kurzbeiträge weniger als 3 Druckseiten umfassen.

Die Herausgabe dieser Zeitschrift erfolgt ohne gewerblichen Gewinn. Mitarbeiter und Herausgeber erhalten kein Honorar. Die Autoren bekommen 50 Sonderdrucke gratis, weitere können gegen Berechnung bestellt werden.

## **Notice to Contributors:**

The manuscript should be presented in two complete copies. It must be typed on one side of the paper only and double spaced with a margin of at least four centimeters. It should correspond to the universal composition of scientific manuscripts. The form should observe the SPIXIANA standard outlay set up in the previous issue. An English abstract should precede the paper. Tables, graphs and illustrations must be enclosed separately. The total text of a contribution should not exceed two galley proofs (32 printed pages). Short contributions consist of less than three printed pages. The publication of this journal ensues without material profit. Co-workers and publishers receive no payment. The authors get 50 reprints free of charge and more may be ordered on payment.



SL  
57612  
SI



# SPIXIANA

## Zeitschrift für Zoologie

Zur Populationsökologie des Rehes  
(*Capreolus capreolus* L., Cervidae)  
in Mitteleuropa

Von Hermann Ellenberg



|          |              |                            |                |
|----------|--------------|----------------------------|----------------|
| SPIXIANA | Supplement 2 | München, 15. Dezember 1978 | ISSN 0343-5512 |
|----------|--------------|----------------------------|----------------|

# SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der  
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften mit insgesamt 320 Seiten. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis in Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues collectively containing 320 pages will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion — Editor-in-chief  
Dr. habil. E. J. FITTKAU

Schriftleitung — Managing Editors  
Dr. F. TEROFAL  
Dr. L. TIEFENBACHER

## Redaktionsbeirat — Editorial board

Dr. F. BACHMAIER  
Dr. W. DIERL  
Dr. H. FECHTER  
Dr. R. FECHTER  
Dr. U. GRUBER

Dr. G. HEIDEMANN  
Dr. J. REICHHOLF  
Dr. F. REISS  
Dr. G. SCHERER

Dr. F. TEROFAL  
Dr. L. TIEFENBACHER  
Dr. I. WEIGEL  
Dr. H. WUNDT

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA  
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

Maria-Ward-Straße 1 b  
D-8000 München 19, West Germany

**SPIXIANA — Journal of Zoology**  
published by  
**The State Zoological Collections München**





Abb. 1: Jährling im Rehgatter Stammham Mitte Juli 1976. Er prüft die frischen Duftmarken eines ihm gut bekannten Territorialen Bockes an einer regelmäßig benutzten Markierfichte an dessen Territoriegrenze. Der Jährling scheint nicht ängstlich und nur wenig erregt zu sein, was sich an seinem locker herabhängenden Skrotum und dem nur andeutungsweise gestäubten Haar erkennen läßt.