

VERÖFFENTLICHUNGEN

MAY 17 1967

der

HARVARD UNIVERSITY

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae)

Teil I

von

Helmut Hemmer

(Mit 24 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 11	S. 1—121	München, 15. Dez. 1966
------------------------------------	---------	----------	------------------------

**Untersuchungen
zur Stammesgeschichte
der
Pantherkatzen (Pantherinae)**

Teil I

von

Helmut Hemmer

(Mit 24 Tafeln)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 11	S. 1—121	München, 15. Dez. 1966
---	----------------	-----------------	-------------------------------

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY

MAY 17 1967

HARVARD
UNIVERSITY

Inhaltsübersicht

Ziel der Arbeit	5
Material und Methode	6
A. I. Teil: Die Stellung der <i>Pantherinae</i> im Felidensystem	8
II. Teil: Bestimmungsschlüssel für Schädel und Unterkiefer der rezenten <i>Pantherinae</i>	20
III. Teil: Bestimmungsschlüssel der Zähne der rezenten <i>Pantherinae</i>	23
B. Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den rezenten Arten und ihr phylo- genetischer Zusammenhang nach vergleichender Betrachtung der Arten	27
1. Vergleich morphologischer und anatomischer Merkmale	27
a) Die Fellzeichnung	27
b) Die Stirnzeichnung	33
c) Die Fellfärbung	36
d) Der „Mähnenwirbel“	40
e) Mähnenbildungen	42
f) Der Schwanzstachel	44
g) Die Pupillengestalt	45
h) Äußerer Körperbau	46
i) Schädel und Gebiß	48
k) Hyoidbau	51
l) Zungenbau	52
2. Vergleich physiologischer Merkmale	53
a) Zahndurchbruch und -wechsel	53
b) Der Harnstoffwechsel	55
c) Fettverteilung in den Nephronen	56
d) Serumeiweißbild	57
e) Sinnesleistungen	57
3. Vergleich von Verhaltensmerkmalen	59
a) Stimme	59
b) Flehmen	79
c) Markierungsharnen	82
d) Geselligkeit	83
e) Paarungsverhalten	87
f) „Artcharakter“	90
g) Aktivität	91
h) Anschneiden der Beutetiere	93
4. Genetischer Vergleich an Hand zwischenartlicher Bastarde	95
a) Pantherkatzenbastarde	95
b) Vererbung von Fellfärbung und -zeichnung	103
5. Ergebnis von 1.—4.: Verwandtschaftsverhältnisse und phylogenetischer Zu- sammenhang	108
Literaturübersicht	111

Ziel der Arbeit:

Die vorliegende Arbeit verfolgt das Ziel, zur Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Felidenunterfamilie *Pantherinae* beizutragen und aus dem Vergleich der rezenten Arten ihren phylogenetischen Zusammenhang zu erschließen.

Mit der Feinsystematik der rezenten Vertreter dieser Gruppe haben sich bisher bereits verschiedene Autoren befaßt (besonders *Haltenorth*, 1936/37; *Leyhausen*, 1950; *Weigel*, 1961), ohne allerdings zu befriedigenden Ergebnissen zu gelangen. Der Grund dafür ist darin zu suchen, daß in jedem Fall entweder nur ein einziger Merkmalskomplex verwertet wurde, wie bei *Haltenorth* (1937) der Schädel und bei *Weigel* (1961) die Fellzeichnung, oder aber nur ein Teil der Arten gründlich betrachtet wurde, wie bei *Leyhausen* (1950), der, ausgehend von der Beobachtung von Löwen-Tiger-Bastarden, besonderen Wert auf Herausarbeitung von Unterschieden zwischen Löwe und Tiger legt und dabei Leopard und Jaguar viel weniger ausführlich studiert, wie auch den Irbis als fünfte Art der Gruppe im Hinblick auf die von ihm stark betonten Verhaltensmerkmale gänzlich außer acht läßt.

Aus diesem Grund schien es geboten, die Frage um die systematische Stellung der einzelnen Arten neu aufzugreifen und durch Vermeiden der Schwächen bisheriger Versuche einer Klärung zuzuführen. Es ergab sich daraus die Aufgabe,

1. im Sinne der „Neuen Systematik“ soviel Merkmale wie nur möglich heranzuziehen,
2. sämtliche in Frage kommenden Arten in gleich umfassender Weise zu behandeln, und
3. bisherige Arbeiten, die zu untereinander abweichenden Anschauungen führten, bei der Besprechung der von ihnen behandelten Merkmale kritisch zu überprüfen.

Dabei wurden neue, eigene Untersuchungen gezielt stets dort angesetzt, wo sich in der Literatur Widersprüche zeigten, die Ergebnisse zweifelhaft erschienen oder noch überhaupt keine Untersuchungen vorlagen, während in nicht-strittigen Punkten eine kritische Auswertung von meist nicht aus systematischer Fragestellung hervorgehenden Literaturergebnissen vorgenommen wurde. Es war dabei verständlicherweise nicht zu umgehen, eigene Untersuchungen und Literaturergebnisse innig miteinander zu verarbeiten.

Die Arbeit mußte dabei in zwei Teile gegliedert werden, von denen der erste sich mit der Fragestellung befaßt, welche Arten überhaupt zu den *Pantherinae* zu zählen sind, während der zweite als Hauptteil den Vergleich dieser Arten untereinander vornimmt, wobei in morphologische, physiologische und Verhaltensmerkmale aufgeteilt werden kann, sowie im Anschluß daran in eine Übersicht über die Genetik der bekannten Artbastarde, mit der Fragestellung nach eventueller Auswertbarkeit für die Systematik. Aus praktischen Gründen wurden im Anschluß an den ersten

Teil Bestimmungstabellen für die Zähne und Schädel der behandelten Arten gegeben, um die Grundlage für die spätere Eingliederung fossiler Reste und ihre Bestimmung zu legen und eine möglichst große Vollständigkeit der vergleichend verwertbaren Angaben für die *Pantherinae* zu gewährleisten.

Im Anschluß an diese Arbeit sollen in später folgenden Teilen eine Gesamtrevision der rezenten Unterarten und die Untersuchung der fossilen Reste vorgenommen werden, als Voraussetzung, um die Entwicklung der *Pantherinae* in Zeit und Raum verfolgen und ihre gesamte Stammesgeschichte rekonstruieren zu können.

Material und Methode:

Die morphologischen Untersuchungen wurden an Fellen und Schädeln der behandelten Arten sowie an lebenden Tieren in Zoologischen Gärten durchgeführt. In der Hauptsache wurde das Material der Museen in Amsterdam, Bonn, Darmstadt, Frankfurt/M., Leiden, Mainz, München, Stuttgart, Wien und Wiesbaden untersucht.

Die Ergebnisse wurden dabei protokollarisch und z. T. auch fotografisch festgehalten. Im einzelnen kamen zur Untersuchung (eine Aufgliederung nach Unterarten wird später im zweiten Teil zu geben sein):

	Löwe	Tiger	Leopard	Jaguar	Irbis	Löwen-Tiger-Bastarde und Rückkreuz.
Felle und montierte Exemplare						
Adult	63	52	87	31	27	5
Juv. et pull.	24	12	14	2	1	2
Schädel						
Adult	138	150	196	42	16	4
Juv. et pull.	22	13	21	11	2	2
zusammen 321 Felle und 619 Schädel.						

Zum Studium des Verhaltens wurden sämtliche behandelten Arten in zoologischen Gärten beobachtet, und zwar hauptsächlich in den Zoos Amsterdam, Arnhem, Frankfurt/M., Krefeld, München und Rotterdam. Daneben wurden Gelegenheitsbeobachtungen in den Zoos Basel, Karlsruhe, Paris (Bois de Vincennes und Jardin des Plantes) und Stuttgart, sowie in mehreren kleineren Menagerien und Zirkusunternehmen ausgeführt.

Die Beobachtungen fanden zu den verschiedensten Jahreszeiten statt; im Zoo Frankfurt/M. wurde in ziemlich regelmäßigen Abständen (4—5 Wochen) über annähernd zwei Jahre das Verhalten der Tiere kontrolliert. Die protokollierte Beobachtungsdauer beträgt zusammen etwa 250 Stunden.

Die für die Fragestellung wichtigen Beobachtungen wurden protokollarisch und mit etwa 300 fotografischen Aufnahmen belegt. Stimmäußerungen wurden z. T. auf Tonband aufgenommen. Im Gesamten kamen zur Beobachtung:

	Löwe	Tiger	Leopard	Jaguar	Irbis	Löwen-Tiger- Bastarde
Adulte Tiere	52	28	22	8	7	3
Juvenile Tiere	5	8	3	4	—	—

Daneben wurden laufend alle erreichbaren anderen Felidenarten und einige Viverriden zu Vergleichszwecken in verschieden intensivem Maße mitbeobachtet.

Für die Möglichkeit, diese Untersuchungen und Beobachtungen in ihren Museen und Zoologischen Gärten durchzuführen und die dabei erhaltene Unterstützung habe ich den Leitern und Hilfskräften dieser Institutionen meinen besten Dank auszusprechen; im besonderen folgenden Damen und Herren:

Herrn Dr. Bauer (Wien), Herrn Dr. van Bommel (Rotterdam), Herrn Dr. van Bree (Amsterdam), Herrn Prof. Dr. Brünning (Mainz), Herrn Dr. Encke (Krefeld), Herrn Dr. Felten (Frankfurt/M.), Herrn Dr. Fill (Wiesbaden), Herrn Prof. Dr. Grzimek (Frankfurt/M.), Herrn Dr. Haltenorth (München), Herrn Direktor Heck (München), Herrn Dr. van Hooff (Arnhem), Herrn Dr. Husson (Leiden), Herrn Dr. Jacobi (Amsterdam), Herrn Dr. Kleinschmidt (Stuttgart), Herrn Prof. Dr. von Koenigswald (Utrecht), Herrn Prof. Dr. von Lehmann (Bonn), Herrn Dr. Pfiffel (Wien), Herrn Dr. Scheer (Darmstadt), Herrn Prof. Dr. Tobien (Mainz), Herrn Dr. Weißmantel (Mainz), und Frl. Dr. Weigel (München).

Daneben gilt mein Dank für Überlassung von Fotografien, für Auskünfte oder andere Unterstützung dieser Art folgenden Herren: Herrn Dr. Berg (Mainz), Herrn Dr. Blonk (Geldermalsen), Herrn H. Doi (Koshien/Japan), Herrn Dipl.-Biol. Dr. Mazák (Prag) und Herrn Dr. Morris (London).

Ganz besonders danke ich aber meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Mislin, für die zur Verfügung-Stellung eines Arbeitsplatzes im Institut für physiologische Zoologie der Universität Mainz und für die stete Förderung meiner Arbeit.

A

I. Teil: DIE STELLUNG DER PANTHERINAE IM FELIDENSYSTEM

Schon frühzeitig wurde in der Felidenforschung erkannt, daß die großen Katzenarten nicht nur ihrer Größe nach eine Sonderstellung innerhalb der Familie der Feliden einnehmen. Bereits die älteren Autoren bringen verschiedentlich die Arten Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar in engeren Zusammenhang, so *Blainville* (1839—1864) nach dem Skelett, stellen sie den anderen Arten aber noch nicht direkt gegenüber.

Ohne nähere Begründung gibt *Severtzow* (1858) ein Felidensystem, das später nochmals von *J. A. Allen* (1919) besprochen und erläutert wird. Darin werden die Großkatzen auf zwei Gattungen verteilt, von den anderen Felidengattungen getrennt, und zwar als *Tigris* für Löwe und Tiger sowie *Panthera* für Jaguar, Leopard, Irbis und Puma.

Gray (1867a) trennt schon richtigerweise den Geparden von allen anderen Feliden als eigenständig ab und unterteilt die restlichen Arten nach der Form der Pupille, die mit der Orbitagröße korreliert sein soll, in die beiden Abteilungen der — nach der Pupillenform und ihrer vermuteten Funktion — „Diurnal Cats“ und „Nocturnal Cats“. Zu der ersten Gruppe, die sich durch Rundpupille auszeichnen soll, stellt er Irbis (*Uncia uncia*), Löwe (*Panthera leo*), Tiger (*P. tigris*), Leopard (*P. pardus*), Jaguar (*P. onca*), Goldkatze (*Profelis aurata*), Puma (*Puma concolor*) und Nebelparder (*Neofelis nebulosa*).

Eingehende systematische Bearbeitung erfährt diese Gruppe aber erst durch *Pocock*. Dieser stellt fest (1916a), daß die Arten Löwe, Tiger, Leopard, Jaguar und Irbis sich gegenüber allen anderen Feliden durch ihren Hyoidbau auszeichnen, indem bei ihnen das Epihyale, das bei den anderen Feliden ein festes Knochenstäbchen ist, nur zum Teil verknöchert und dafür durch ein elastisches Ligament an dieser Stelle ersetzt ist. Im Zusammenhang damit greift er die Feststellung *Owens* (1835) auf, daß mit dieser Kehlkopfstruktur die Möglichkeit des Brüllens direkt verbunden scheint, stellt dazu die Unmöglichkeit des Schnurrens, und nimmt diese Stimmunterschiede ebenfalls als Kennzeichen für die oben aufgeführten Arten.

An anderer Stelle (1916c) führt *Pocock* für diese Gruppe die beiden Gattungsnamen *Panthera* *Oken*, 1816 für *leo* (= Löwe), *tigris* (= Tiger), *pardus* (= Leopard), *onca* (= Jaguar) und *Uncia* *Gray*, 1854 für *uncia* (= Irbis) ein und begründet deren Priorität vor anderen Namen für diese Gattungen. Weit später stellt *Hershkowitz* (1949) allerdings fest, daß *Panthera* *Oken* als Gattungsname für die Arten Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar nicht annehmbar sei. Die Ersterwähnung bei *Oken* von *Panthera* ohne folgenden Speciesnamen und nicht ersichtlich, ob als Genusname gedacht, findet sich für *Felis colocolo*. Als Genusname zuerst voll ausgeschrieben taucht *Panthera* als „*Panthera americana*“ für den Ozelot auf, jeden-

falls nicht für eine der Arten der Großkatzengruppe. Da das Genus *Panthera* späterer Autoren durch *Panthera* Hübner, 1823 für eine Lepidopteren-gattung als Erstbezeichnung ungültig ist, schlägt Hershkovitz für die in Frage kommende Großkatzengruppe den Namen *Leo* Brehm, 1829 vor.

Im Interesse der Stabilität der Nomenklatur müssen wir jedoch trotz dieser berechtigten Einwände den Namen *Panthera* Oken, der seit Pocock (1916c) in allen wichtigen Arbeiten über diese Gattung und Faunenlisten gebraucht wurde, als Nomen conservandum unbedingt beibehalten, wie es bereits bei Ellermann & Morrison-Scott (1951) ausdrücklich gefordert wird.

Pocock entdeckte etwas später (1917a) weitere spezifische Merkmale dieser Großkatzengruppe, nämlich den Bau des Rhinariums und gewisse Eigentümlichkeiten im Bau der Krallenscheiden (vergl. unten!). In einer anderen Arbeit (Pocock 1917b) trennt er diese Gruppe dann als Unterfamilie *Pantherinae* von den Unterfamilien *Acinonychinae* und *Felinae* ab, mit folgender Definition für die *Pantherinae*:

„Suspensorium of the hyoid imperfectly ossified, its interior portion consisting of a larger or shorter elastic tendon conferring great mobility upon the larynx, which is not held close up to the base of the skull. Feet like those of the *Felinae*.“

Bei der Untersuchung des Zungenbaus der Feliden stellt Sonntag (1923) fest, daß die Arten Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar deutliche gemeinsame Züge besitzen (vergl. unten!), die sie als eigene Gruppe den anderen Feliden gegenüber stellen lassen (der Irbis wurde dabei nicht untersucht). Sonntag erkennt die Parallelität zu Pococks Einteilung und identifiziert diese Gruppe mit dessen Unterfamilie *Pantherinae*.

In einer großen Arbeit über die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander folgt Haltenorth (1937) der Auffassung Pococks, dieser Gruppe den Rang einer Unterfamilie zu geben, erkennt aber die Bedeutung des Hyoidbaus, den Pocock (1917b) zur Diagnose der *Pantherinae* allein verwendet, nicht an, da seine Schädeluntersuchungen zeigen, daß zwei weitere Arten, der Puma (*Puma concolor*) und der Nebelparder (*Neofelis nebulosa*), sich den anderen im Schädelbau eng anschließen lassen und da seiner Meinung nach „dem Schädel- und Gebißbau zusammen ein höherer systematischer Wert zukommt als dem Hyoidbau allein“.

Man könnte dabei an die Möglichkeit denken, der veränderte Hyoidbau sei einfach eine allometrische Funktion der absoluten Schädelgröße der *Pantherinae*. Das trifft jedoch tatsächlich kaum zu, da die absoluten Größen der Arten Puma und Gepard, die ein normal verknöchertes Hyoid besitzen, die des Irbis, dessen Hyoid, gleich wie bei Löwe und Tiger z. B., unvollständig verknöchert ist, völlig überdecken. (Basallängen nach Haltenorth: Irbis 141—166 mm, Puma 128—196 mm, Gepard 121—170 mm).

Haltenorth stellt nach seinen Ergebnissen ein System auf, das innerhalb der Unterfamilie *Pantherinae* die beiden Gattungen *Panthera* und *Uncia* als solche getrennt beibehält, aber zu *Panthera* sowohl den Nebel-

parder wie den Puma stellt. *Panthera* enthält dabei die beiden Subgenera *Panthera* Oken, 1816 (für *leo*, *tigris*, *onca*, *pardus*, *nebulosa*) und *Puma* Jardine, 1834 (für *concolor*).

Mit anderer Berechnungsweise an Hand von Haltenorths Zahlenmaterial verändert Z ar a p k i n (1939) dessen Einteilung insofern etwas, als er nur die Arten Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard in eine Gattung zusammenfassen zu dürfen glaubt, von der Puma, Nebelparder und Irbis gattungsmäßig differieren.

In seiner Mammalia-Klassifikation folgt Simpson (1945) der Auffassung Haltenorths über die Verwandtschaftsbeziehungen weitgehend, führt die P o c o c k schen Unterfamilien jedoch nur als Gattungen, wobei er den Puma zu der Gattung *Felis* in die Untergattung *Felis (Puma)* Jardine, 1934 stellt. Die anderen Arten beläßt er bei *Panthera*, erklärt sie aber alle gleichzeitig zu Untergattungen: *Panthera (Panthera)* Oken, 1816 (Leopard); *Panthera (Leo)* Oken, 1816 (Löwe); *Panthera (Tigris)* Oken, 1816 (Tiger); *Panthera (Jaguaris)* Severtzow, 1858 (Jaguar); *Panthera (Neofelis)* Gray, 1867 (Nebelparder); *Panthera (Uncia)* Gray, 1867 (Irbis).

L e y h a u s e n (1950) bringt die Diskussion um die verwandtschaftliche Stellung dieser Arten wieder neu in Fluß, indem er an Hand von Verhaltensuntersuchungen zeigt, daß Haltenorths System an verschiedenen Punkten stark korrigiert werden muß. Den Puma möchte L e y h a u s e n dabei aus den *Pantherinae* herausnehmen, wobei er hervorhebt, daß dieser wie eine Hauskatze schnurren könne, im Gegensatz zu den *Pantherinae*, die nur mit der Expiration schnurrende Töne ausstoßen können. Auf Grund seiner Beobachtungen scheint der Tiger von den Arten der engeren Gattung *Panthera* dem Löwen am fernsten zu stehen; eine Aussage über die stammesgeschichtliche Aufspaltung der Arten ist ihm jedoch nicht möglich, da nach seinen Feststellungen Überschneidungen der Merkmale nicht zu vermeiden sind. Daher vermutet er „explosive“ Abspaltung der rezenten Großkatzen.

Später teilt L e y h a u s e n (1956 a und c) außer dem Schnurren zwei weitere Verhaltensweisen mit, in denen sich die *Pantherinae* von den *Felinae* unterscheiden, nämlich in der Intensität der Fellpflege und der bevorzugten Freßstellung. Dabei erweist sich der Puma als deutlich den *Felinae* zugehörig.

1957 gibt Haltenorth wieder ein ausführliches Felidensystem, das für die Unterfamilie *Pantherinae* seinen früheren Ergebnissen (1937) entspricht, d. h., die Arten Löwe, Tiger, Leopard, Jaguar, Puma und Nebelparder im Genus *Panthera*, den Irbis im Genus *Uncia* beläßt.

In ihrer Arbeit über das Fellmuster der Feliden verändert Weigel (1961) für die *Pantherinae* dieses System wieder, indem sie den Puma in Anlehnung an P o c o c k und L e y h a u s e n zu den *Felinae* rechnet, den Nebelparder dagegen noch „einstweilen bei den Großkatzen beläßt, jedoch als besondere Gattung *Neofelis*“. Dabei betont sie aber ausdrücklich die abseitige Stellung des Nebelparders auf Grund seiner Fellzeichnung, die dem Mustertyp der *Felinae* viel näher kommt als dem der *Pantherinae*.

Daß der Nebelparder tatsächlich nicht den *Pantherinae*, sondern den *Felinae* zugerechnet werden muß, aber ein Bindeglied von diesen zu den *Pantherinae* darstellt, zeigte ich (H e m m e r, 1964 a) unter Berücksichtigung der von L e y h a u s e n aufgezeigten Verhaltensmerkmale, wobei wichtige Unterschiede zwischen *Felinae* und *Pantherinae* tabellarisch zusammengestellt wurden.¹⁾

Die dort gegebene Merkmalsliste ist hier nun zu erweitern und die Merkmale, nach denen *Pantherinae* und *Felinae* zu trennen sind, zu beschreiben, und zwar vorerst nur von der Nominatgattung *Panthera* her.

1. Morphologisch-anatomische Merkmale:

a) Hyoid (Taf. I, Fig. 1) (nach P o c c o c k, 1916 a)

An Stelle des Epihyale, das bei den *Felinae* und *Acinonyx* (dieser als Beispiel auf Fig. 1) durchgehend verknöchert ist, tritt im Zungenbein von *Panthera* ein elastisches Ligament, das beim Löwen etwa 15 cm Länge besitzt und auf 20 bis 23 cm ausgedehnt werden kann. Epihyalereoste treten noch in Verknöcherungen am oberen Ende des Ligamentes auf, bei den einzelnen Arten in verschiedenem Maße.

b) Rhinarium (Taf. I, Fig. 2—6) (nach P o c c o c k, 1917 a)

Die kurze Behaarung der Nase reicht bei *Panthera* bis zum vorderen Nasenrand, so daß in Aufsicht vor den Haaren kein oder nur ein sehr schmaler Streifen nackter Haut sichtbar wird, während bei den *Felinae* die nackte Haut des Rhinariums wenigstens ein Stück weit auf die Dorsal-seite der Nase, in spezifisch verschiedener Weise, reicht. Das Rhinarium selbst ist bei *Panthera* ziemlich flach, die Mittelfläche schmal und unten scharf abgewinkelt, ohne deutliche seitliche Erweiterung unter der Ebene der Nasenlöcher; diese seitliche Ausweitung dagegen bei den *Felinae* in verschieden starkem Maße.

c) Krallenscheiden (nach P o c c o c k, 1917 a)

Die häutigen Krallenscheiden sind bei *Panthera* sowohl auf der Außen- als auch auf der Innenseite der Krallen gleichermaßen gut entwickelt und verbergen die Krallen beim Zurückziehen meist völlig. Bei den *Felinae* sind auch bei starker Ausbildung der Krallenscheiden diese doch gewöhnlich auf der Innenseite deutlich weniger gut entwickelt als auf der Außenseite. Bei *Acinonyx* fehlen diese Scheiden im Adultzustand ganz.

d) Zunge (Taf. II, Fig. 7) (nach S o n n t a g, 1923)

Der Bereich der Papillae spinosae der Zunge beginnt bei *Panthera* nahe bei der Zungenspitze und ist auf den vorderen Teil ihrer Dorsalfläche be-

¹⁾ In einem nach Drucklegung dieser Arbeit erschienenen Buch plädiert auch M a - z á k (1965: Der Tiger, Ziemsen-Verlag Wittenberg) für die feline Natur des Nebelparders.

schränkt. Bei den *Felinae* beginnt dieser Bereich entweder ebenfalls nahe der Zungenspitze (*Puma* und *Jaguarundi*), reicht dann aber weiter nach hinten bis zur Mitte, oder der Papillae spinosae-Bereich beginnt weit von der Zungenspitze entfernt.

e) Kopfzeichnung (Taf. II, Fig. 8—12)

Bei *Panthera* finden sich weder an der Stirn, noch an den Wangen, noch auf dem Hinterkopf und Nacken oder an irgend einer anderen Stelle des Halses oder Kopfes Längsstreifen, sondern stets Punkte, die höchstens zu breiten Querstreifen (*Tiger*) ausgezogen oder zu Querstreifen am Hals verschmolzen sein können. Dagegen finden sich bei den *Felinae* stets mindestens an einer der angegebenen Stellen Längsstreifen (meist vier breite Nackenstreifen, die sich oft auf die Stirn herunter fortsetzen und dort nur wenig oder nicht oder doch sehr unregelmäßig in Flecken aufgelöst sind, ein Streif jederseits vom inneren Augenwinkel zum Mundwinkel, ein vom Mundwinkel auf die Wange wegziehender Streif, wobei die beiden letzten Streifen vereinigt auch vom inneren Augenwinkel direkt über die Wange verlaufen können, ohne den Mundwinkel zu berühren, und ein vom äußeren Augenwinkel wegziehender Wangenstreif. Auf Fig. 8 sind diese Streifen in Kombination gezeigt, wie sie jedoch zusammen tatsächlich bei keiner Art auftreten). Auch bei *Acinonyx*, bei dem ebenfalls eine weitgehende Auflösung der Zeichnung in Einzelflecke zu beobachten ist, sind stets noch der Streif vom inneren Augenwinkel zum Mundwinkel, sowie meist noch der vom äußeren Augenwinkel wegziehende Streif vorhanden, wenn auch letzterer meist deutliche Auflösungsstendenzen zeigt. Der Irbis zeigt Auflösung aller Streifen wie bei *Panthera*; der reihenmäßige Zusammenhang der Flecken ist aber am Hinteraugenstreif und besonders an den Nackenstreifen noch sehr deutlich; bei letzteren sind die Flecken nicht rundlich wie bei *Panthera*, sondern z. T. noch in Streifenrichtung gestreckt. (Im Hinblick auf die Zeichnung der Wangen wird dieses Merkmal bereits von Blonk [1964] festgestellt).

f) Pupille (nach Gray, 1867 a; Schneider, 1930)

Bei normaler Beleuchtung besitzt die Pupille von *Panthera*, wenigstens bei adulten Individuen, runde Form (vergl. dazu später die Besprechung der Pupillengestalt der einzelnen Arten!). Bei den meisten *Felinae* (Ausnahmen: *Puma*, *Lynx*-Gruppe und einige andere) hat die Pupille dagegen mehr oder weniger senkrecht-elliptische Form. Die Pupille von *Acinonyx* ist wieder rund. Dieses Merkmal besitzt also nur gegenüber gewissen Gruppen der *Felinae* systematischen Wert.

2. Verhaltensmerkmale:

g) Stimme

In mehr oder weniger deutlicher Form können die Arten der Gattung *Panthera* brüllen (vergl. Besprechung der Stimmäußerungen!), die *Felinae* und *Acinonyx* dagegen nicht. Gleich laute Rufe oder Schreie, wie sie z. B. der Puma besitzt, können mit dem Brüllen nicht homologisiert werden. Die *Felinae* und *Acinonyx* können beim Ein- und Ausatmen schnurren, *Panthera*, soweit sicher bekannt, nur beim Ausatmen.

h) Freßstellung (Taf. III, Fig. 13—16) (nach Leyhausen, 1956 a u. c und eigenen Beobachtungen).

Während die *Felinae* und *Acinonyx* normalerweise im Hocken fressen, liegen die Arten der Gattung *Panthera* bevorzugt beim Fressen (Fig. 13) und zeigen nur bei kleineren Nahrungsbrocken oder weicher Nahrung bzw. vorübergehend zu Beginn des Fressens die Hockstellung. Dabei gibt es starke individuelle Unterschiede, so daß sich manche Individuen, z. B. Leoparden, in diesem Merkmal meist felin verhalten können. Stehend, vorne tief geduckt, fressen sowohl *Panthera* als auch *Felinae* nur zu Beginn oder bei sehr kleinen Brocken. Die meist sehr tief geduckte Hockstellung des Pumas, die oft in eine Liegestellung übergehen kann (Fig. 16), entspricht der eigentlichen Liegestellung von *Panthera* nicht, indem beim Liegen des Pumas die Ellbogen wie bei der typischen Hockstellung weit hinter die Schulter zu liegen kommen, während die Oberarme bei *Panthera* dann eine ziemlich gerade Linie nach unten bilden.

i) Zerreißhandlung

Ein Abreißen eines Teiles des Nahrungsfleisches durch Fassen mit den Eck- und Schneidezähnen und anschließendes Hochrucken des Kopfes kommt bei *Panthera* vor, nicht dagegen bei adulten *Felinae* (Leyhausen, 1956 a) (Als „Verhaltensrelikt“ von mir noch bei 7 Wochen alten Fischkatzen beobachtet).

k) Fellpflege (nach Leyhausen, 1956 c)

Die *Felinae* putzen sich das Fell, besonders bei der „Gesichtswäsche“, weit intensiver als die Arten der Gattung *Panthera*. Diese greifen dabei mit der Pfote kaum weiter als über den Nasenrücken am Kopf nach hinten.

l) Schwanzhaltung in Ruhe

In Ruhestellung sollen die *Felinae* nach Krumbiegel (1953—55) meist mit um den Körper gelegten Schwanz sitzen, während dieser bei *Panthera* nach hinten ausgestreckt bleibt. Beim Ruhesitzen der *Felinae* kann dieses Merkmal allerdings noch nicht als durchgehend gesichert gelten, bzw. scheint nicht für alle Arten zuzutreffen.

m) Andere Unterschiede

In diesem Zusammenhang der Verhaltensunterschiede sei noch auf ein anderes Merkmal aufmerksam gemacht, das zwar nicht den *Pantherinae* allein zukommt, das aber bei ihnen doch weit häufiger auftritt als bei den *Felinae*, nämlich die Schlafstellung Rückenlage. Die *Felinae* schlafen normalerweise in den Stellungen, die Grimm (1955) für die Hauskatze beschreibt: gestreckte (Seitenlage), flachbogige, halbkreis-, dreiviertelkreis- und vollkreisförmige Stellung, wobei diese Lagen von der herrschenden Außentemperatur beeinflußt werden, d. h., die Katze nimmt bei höheren Temperaturen meist die gestreckteren Lagen ein; im Sommer und Winter scheint auf Grund physiologischer Unterschiede die Reizschwelle für das Einnehmen besonders der Halbkreislage verschieden hoch zu liegen, d. h., im Sommer wird diese Lage schon bei tieferen Temperaturen eingenommen als im Winter.

Die *Pantherinae* schlafen ebenfalls meist in einer dieser Stellungen; zeitweise, bei manchen Arten und Individuen auch sehr oft, nehmen sie im Schlaf aber auch eine Rückenlage ein (Taf. III, Fig. 17—20), wobei die Hinterbeine normalerweise frei in die Luft stehen, die Oberschenkel leicht nach vorne weisend, die Unterschenkel im Knie stark abgewinkelt, die Füße nach hinten oben zeigend, während die Vorderbeine über der Brust zusammengelegt oder fast gekreuzt werden.²⁾

Übergänge zwischen dieser Lage und der Seitenlage können in verschiedener Weise beobachtet werden; meist ist dann das freie Hinterbein ziemlich stark nach oben gestreckt, während das andere seitlich aufliegt. Diese Schlaflage kommt bei allen vier Arten der Gattung *Panthera* vor, in ihrer Häufigkeit jedoch verschieden: am häufigsten beim Löwen und Tiger, seltener bei Leopard und Jaguar, bei diesen anscheinend stärker temperaturabhängig, nur bei höherer Außentemperatur, also mit heraufgesetzter Reizschwelle, was damit zusammenhängen dürfte, daß diese beiden Arten stärker als die beiden anderen ausgesprochene Subtropen- und Tropenbewohner sind. Auch der Irbis nimmt manchmal diese Schlaflage ein. Unter den *Felinae* kenne ich diese Lage von adulten Tieren nur bei Nebelparder und Puma, also Arten, die einerseits (Nebelparder) als Übergangsform zu den *Pantherinae* zu betrachten sind, andererseits (Puma) diesen wohl auch noch etwas näher kommen als die anderen *Felinae*. Bei letzteren scheint diese Schlaflage dagegen selten, z. T. noch in der Jugendentwicklung aufzutreten. So schlafen junge Wildkatzen nach Lindemann & Rieck (1953) bei großer Hitze und sehr selten auf dem Rücken, desgl. sah ich Jungluchse in dieser Stellung.

Ein Unterschied zwischen *Panthera* und den *Felinae* liegt eventuell auch in der Chromosomengestalt. Wie Makino & Tateishi (1952) feststellen,

²⁾ Eine Beschreibung der Schlafstellung Rückenlage erschien nach Drucklegung dieser Arbeit auch bei Hassenberg, L. (Ruhe und Schlaf bei Säugetieren, Wittenberg 1965), die einen Löwen in entsprechender Lage abbildet (Abb. 10), in einer Zusammenstellung der Arten (S. 52—55) unter den Feliden die Rückenlage aber nur für infantile Wildkatzen und für die Hauskatze angibt.

ist die Anzahl der Chromosomen wohl für alle Feliden $2n = 38$. Dabei gleichen sich bei *Felis catus*, *Prionailurus bengalensis* und *Panthera leo* die Autosomen und das y-Chromosom weitgehend; das x-Chromosom ist beim Löwen aber gegenüber den beiden Felinen sehr groß, stark verlängert, formverschieden. Inwiefern dieser Unterschied nur dem Löwen zukommt, oder für *Panthera* im Allgemeinen gilt, bleibt allerdings noch festzustellen.

An Hand dieser umfassenden Merkmalsaufstellung kann nun nochmals eine Überprüfung der Zugehörigkeit der Arten Nebelparder (*Neofelis*) und Puma (*Puma*) zu den *Pantherinae* oder *Felinae* vorgenommen werden, sowie der Stellung des Irbis (*Uncia*) zu den *Panthera*-Arten. Zu diesem Zweck diene Tabelle 1.

Tabelle 1: Zugehörigkeit von *Uncia*, *Neofelis* und *Puma* zu *Pantherinae* oder *Felinae*:

	<i>Panthera</i>	<i>Uncia</i>	<i>Neofelis</i>	<i>Puma</i>	<i>Felinae</i> (+ <i>Acinonyx</i>)
Hyoid	+	+	—	—	—
Rhinarium	+	+	—	—	—
Krallenscheiden	+	?	+	—	—
Zunge	+	?	—	—	—
Kopfzeichnung	+	+	—	—	—
Stimme	+	—	—	—	—
Freßstellung	+	—	—	—	—
Zerreißhandlung	+	+	+	—	—
Fellpflege	+	+	±	—	—
Schwanzhaltung in Ruhe	+	+	+	+	—(+)

Aus dieser Tabelle zeigt sich, daß der Puma ganz eindeutig zu den *Felinae* gehört. Für den Nebelparder werden meine früheren Befunde (H e m m e r, 1964 a) jetzt an Hand weiterer Merkmale bestätigt. Von 10 möglichen Merkmalen besitzt er 6 ausgesprochene Felinen-Merkmale, und nur 3 typische *Panthera*-Merkmale. Der Irbis dagegen — obwohl die beiden Merkmale des Zungenbaus und der Krallenscheiden nicht untersucht werden konnten — ist mit 6 typischen *Panthera*-Merkmalen und nur 2 Felinen-Merkmalen wohl deutlich von *Panthera* selbst getrennt, aber eindeutig zu den *Pantherinae* zu stellen, von denen aus er den Übergang zu den *Felinae* darstellt, den von deren Seite her der Nebelparder vermittelt. Irbis und Nebelparder stellen somit zwei recht nahe verwandte Arten dar, was in ihrem Verhalten besser als in den morphologischen Merkmalen zum Ausdruck kommt, das in diesen Punkten bei beiden Arten fast identisch ist. Die Weiterentwicklung des Irbis im Pantherinenzweig umfaßt hauptsächlich Merkmale morphologischer Art, die beim Nebelparder auf dem Felinenniveau blieben.

Daß der Verlauf der Phylogenie dieser Arten in jener Weise gesehen werden muß, d. h., daß die Pantherinen zuerst ein Felinenstadium durchlaufen haben, zeigt das Studium des fossilen Materials, das naturgemäß die Hauptrolle zur Dokumentation phyletischer Abläufe spielt. Das Gebiß der *Felinae* weist allgemein dabei eindeutig einen ursprünglicheren Bau auf als das der *Pantherinae*, wobei ersteres sich an ursprüngliche Feliden

direkt anschließen läßt. Besonders kommt dies zum Ausdruck im hohen schlanken Protoconid sämtlicher Prämolaren der meisten *Felinae*, sowie in dem bei diesen meist stärker ausgebildeten Talonid am M_1 , das bei den *Pantherinae* und anderen höher entwickelten ausgestorbenen Feliden successive reduziert wurde.

Die Stellung des Nebelparders nahe der Wurzelgruppe der *Pantherinae* konnte auch durch das Studium fossiler Nebelparder wahrscheinlich gemacht werden (Hemmer & von Koenigswald, 1964).

Die *Pantherinae* und *Felinae* unterscheidenden Merkmale nähern sich stark oder gleichen sogar meist ganz in ihrer felinen Ausprägung den entsprechenden der Viverriden, besonders stark den Genetten (Dücker, 1957), der den Feliden am nächsten stehenden Familie. Das einzige dieser Merkmale, das *Pantherinae* und Viverriden enger zusammenschließen scheint, ist die Zerreißhandlung beim Fressen (bei den Viverriden sehr häufig angewandt). Da sie jedoch bei jungen *Felinae* — z. B. der Fischkatze — ebenfalls noch auftritt, ist sie als bei den adulten *Felinae* sekundär in Verlust geraten anzusehen. Die Freßstellung der Viverriden ist, soweit ich es an verschiedenen Arten feststellen konnte, die für die *Felinae* typische Hockstellung in verschiedener Abwandlung. Die Viverriden stehen auch mehr beim Fressen als die Feliden. Gleichermaßen entspricht, jedenfalls bei den Genetten, die Fellpflege und die Schwanzhaltung der Felinen (Dücker, 1957). Die morphologischen Merkmale stimmen ebenfalls in verschieden starkem Umfang bei verschiedenen Viverriden mit den *Felinae* überein.

Auch die abseitige Stellung des Geparden kann als Zeuge dafür herangezogen werden, daß viele felinen Merkmale gegenüber den pantherinen als die primitiveren, ursprünglicheren Felidenmerkmale zu werten sind. Gegenüber den *Pantherinae* zeigt der Gepard genau die gleiche Merkmalskombination wie die *Felinae*, unterscheidet sich aber von diesen wiederum sehr deutlich durch eine Reihe sowohl sehr ursprünglicher als auch sehr weit evoluerter und hoch spezialisierter Merkmale. Dabei ist die oft dafür gehaltene Nicht-Rückziehbarkeit der Krallen kein Primitivmerkmal, sondern eine Sekundärbildung, wie schon Pocock (1916e) annimmt, der sämtliche äußeren Sonderbildungen des Geparden (Kopfform, Körperbau, Fußbau, Schwanz) als Anpassung an seine Lebensweise (Hetzjagd) ansieht und wie die Feststellung Enckes (1963) an jungen Geparden bestätigt, daß Geparden bis zum Alter von 15 Wochen ihre Krallen wie jede andere Katze einziehen können.

Als Primitivmerkmal darf hingegen die sich über den ganzen Rücken erstreckende hellgraue Mähne der Jungen angesehen werden, „die bis auf eine kurze Nackenmähne nach 10 Wochen völlig verschwindet“ (Encke). Diese Rückenmähne erinnert sehr stark an gleiche Bildungen bei verschiedenen Viverriden und Hyaeniden, so daß die Potenz zu ihrer Anlage wohl sehr alter Besitz der Aeluroideen ist. Bei keiner anderen Katze findet sich ähnliches.

Bei der Betrachtung des Milchgebisses des Geparden stellt Broom (1949) fest, daß es, besonders in den Caninen, sich stark von den anderen

Feliden unterscheidet. Die oberen Milchcaninen sind sehr klein, mit zwei deutlichen Spitzen neben der Hauptspitze; die unteren ähnlich, mit ebenfalls drei ausgeprägten Spitzen. Beide ähneln in gewissem Maße vorderen Prämolaren primitiver kleiner Carnivoren. Auch das bleibende Gebiß des Geparden unterscheidet sich deutlich von allen anderen Feliden, besonders durch die kaum angedeutete Ausbildung (Rückbildung) des Deuterocon am P⁴.

Von allen Feliden ist der Gepard der einzige Vertreter, der außer für die Katzenstaupe auch für die Hundestaupe anfällig ist (E n c k e, schriftl. Mitt.). Die Stimme des Geparden, die von den gewöhnlichen anderen Katzenstimmen stark divergiert und z. T. an Vogelstimmen erinnert (vergleichbare Stimmen bei Feliden nur noch beim Puma und sehr jungen Leoparden, Jaguaren, Tigern und Nebelpardern und anderen sehr jungen Felinen), kommt Viverridenstimmen näher als Felidenstimmen.

Das alles weist auf eine ausgeprägte Sonderstellung des Geparden hin, wobei im einzelnen zwischen primitiven und neu erworbenen Merkmalen oft kaum zu entscheiden ist. Dennoch scheint sie sich aus einer Abzweigung seiner Vorfahren vom Felidenstamm vor dessen Aufspalten in die übrigen rezenten Gattungen abzuleiten. Nur innerhalb dieser langen Zeitspanne, die ihm gegenüber den geologisch jüngeren Feliden blieb, war es dem Geparden bzw. dessen Vorfahren möglich, die große Zahl von Sonderbildungen zu entwickeln, die ihn auszeichnet. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Gepardengruppe (*Acinonychinae*) ihren erdgeschichtlichen Höhepunkt der Verbreitung und Artenmannigfaltigkeit bereits überschritten hat. Zu Beginn des Pleistozäns waren große Geparden mit allen Kennzeichen der rezenten Art, nur eben bedeutend größer, über fast ganz Eurasien verbreitet (z. B. Pei, 1934; Schaub, 1939; Teilhard & Piveteau, 1930; Viret, 1954; Zdansky, 1925).

Sind nun nach diesen Befunden die Felidenmerkmale mit genügender Sicherheit als die gegenüber den Pantherinenmerkmalen phyletisch älteren anzusehen, so ergibt sich daraus die Richtigkeit der oben ausgeführten Evolutionslinie der *Pantherinae* aus dem Felinenzweig über ein, im ganzen noch felines, *Neofelis*-Merkmalskombinat und ein, bereits mehr pantherines, *Uncia*-Stadium. Das schließt natürlich nicht aus, daß die *Felinae* z. T. spezialisierter und höher entwickelt erscheinen können als die *Pantherinae*, da es sich um Sekundärentwicklungen handeln kann, während die *Pantherinae*, von ihren Sondermerkmalen abgesehen, recht ursprünglich wirken können.

Wenn wir nun für die beiden Genera *Panthera* und *Uncia* die Vereinigung in einer Unterfamilie — *Pantherinae* —, und damit die Abtrennung gegenüber den anderen Feliden beibehalten, obwohl wir sahen, daß Irbis und Nebelparder sich ziemlich nahe stehen, letzterer aber dann zu den *Felinae* gerechnet werden muß, so gründet sich das auf die außerordentlich starke Abweichung der Nominatgattung *Panthera* von allen anderen Genera der Feliden (eine Abweichung weit größeren Ausmaßes als anderer Felidengattungen untereinander) in Merkmalen, die allen anderen Feliden

gemeinsam zukommen, und weil die Zusammengehörigkeit beider, in sich wiederum nicht zu vereinigenden Genera, *Panthera* und *Uncia*, in diesen Merkmalen dann nur durch eine höhere systematische Kategorie als die Gattung gekennzeichnet werden kann.

Wir müssen uns dabei stets bewußt bleiben, daß die einzige einigermaßen natürliche Einheit im System die Art ist und daß Begriffe wie Gattung und Unterfamilie lediglich mehr oder weniger künstliche Einheiten zur Kennzeichnung verschieden starker Abweichung von Artengruppen gegeneinander darstellen und in ihrer Anwendung daher auch stark von der persönlichen Auffassung des jeweiligen Autors abhängig sind. Tatsächliche Verwandtschaftsverhältnisse können bei Arten, die den Übergang solcher Gruppen bilden, mittels dieser systematischen Kategorien oft nur schlecht oder gar nicht zum Ausdruck gebracht werden (als Beispiel auf Ordnungsebene: *Tupaioidea* mit Zwischenstellung zwischen Primaten und Insektivoren). Zur eindeutig klaren Darlegung und Kennzeichnung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse ist in solchen Fällen über das nomenklatorische System hinaus eine graphische oder beschreibende Darstellung der phylogenetischen Zusammenhänge der entsprechenden Arten oder Artengruppen das einzige Mittel.

Würden wir heute von unserer Gruppe nur den Irbis kennen, würden wir kaum zögern, ihn als eigene Gattung zu den anderen Feliden zu stellen, ohne eine darüber hinausgehende Abtrennung vorzunehmen, bzw. ihn höchstens mit dem Nebelparder in einer höheren systematischen Einheit zu vereinigen oder aber auch beide zur gleichen Gattung zu rechnen. In phylogenetischer Sicht wäre die Wurzelgruppe der *Pantherinae* in geologischer Vergangenheit mit dieser gedanklichen Gattung gleichzusetzen, aus der einerseits der Nebelpardervorfahr früh unter Beibehaltung der meisten felinen Merkmale abspaltete, andererseits der Pantherinenstamm seinen Anfang nahm.

Zum Schluß sei noch auf die Frage nach der deutschen Benennung der Unterfamilie *Pantherinae* eingegangen. Die Bezeichnung „Großkatzen“, die meist gebraucht wird, wäre hier irreführend bzw. mißverständlich, da dieser Begriff in seiner weitest verbreiteten Anwendung alle Arten einschließt, die eine bestimmte absolute Größe überschreiten. In diesem Sinn, wie ihn auch Haltenorth (1936/1937) gebrauchte, werden als „Großkatzen“ außer Löwe, Tiger, Leopard, Jaguar und Irbis auch Puma, Nebelparder und Gepard geführt, denen die anderen Feliden als „Kleinkatzen“ gegenübergestellt werden.

Für recht unglücklich gewählt halte ich die Bezeichnung bei Sanderson (1956), wo nur die Arten der Gattung *Panthera* als „Großkatzen“ benannt und Puma, Irbis, Nebelparder und Goldkatzen (*Profelis*) als „Mittelkatzen“ zusammengefaßt werden. Einerseits gilt dafür das bereits gesagte, nämlich daß „Großkatzen“ als nicht-systematischer Begriff für alle oben angeführten Arten populär ist und somit nicht ohne zusätzliche Verwirrung auf eine Teilgruppe beschränkt werden kann, andererseits der unschöne

Begriff „Mittelkatzen“ auch wieder Tiere sehr verschiedener systematischer Zugehörigkeit zusammenfaßt.

Es ist demnach zur deutschen Benennung der *Pantherinae* ein Wort zu wählen, das keinen dieser Größenbegriffe beinhaltet. Ich schlage daher, in sprachlicher Anlehnung an die wissenschaftliche Namengebung, als auch populär die Gruppe klar umreißender Begriff die Bezeichnung „Pantherkatzen“ vor.

Kurzer diagnostischer Überblick über die Pantherkatzen:

Unterfamilie: *Pantherinae* P o c o c k , 1917 (Pantherkatzen)

Hyoid nicht völlig verknöchert, sondern mit elastischem Band an Stelle des Epihyale. Rhinarium nicht oder kaum auf die Dorsalseite der Nase reichend, flach, Mittelfläche schmal, ohne deutliche seitliche Erweiterung. Krallenscheiden auf Außen- und Innenseite der Krallen gleichmäßig gut entwickelt. Bereich der Papillae spinosae auf der Zunge nahe an der Zungenspitze beginnend, auf den vorderen Teil der Dorsalseite beschränkt. In der Kopf- und Halszeichnung nirgends durchgehende Längsstreifen, sondern nur Flecken, Pupille bei normaler Beleuchtung rund oder annähernd rund. Beim Fressen „Zerreißhandlung“ angewandt. Fellpflege, besonders „Gesichtswäsche“ nicht sehr gründlich. Schwanz beim Ruhesitzen meist lang nach hinten ausgestreckt.

1. Gattung: *Uncia* Gray, 1854

Synonyme (soweit bei Autor nicht näher angegeben, vergl. Literaturverzeichnis!)³⁾

Felis L i n n a e u s , 1758; und vieler späterer Autoren.

Leopardus M a t s c h i e , 1895 (Sitz. ber. Ges. nat.forsch. Freunde Berlin 1895, No. 10)

Panthera F i t z i n g e r , 1868

Uncia G r a y , 1854; und der meisten späteren Autoren.

Fressen in Hockstellung (felin); kein Brüllen. In Hals- und Kopfzeichnung Zusammengehörigkeit der Flecken zu Längsreihen gut zu erkennen.

Monospezifisch: *Uncia uncia* (Schreber, 1775) (Irbis, Schneeleopard, Schneepanther)

Mit den Gruppenkennzeichen. Für die morphologischen u. a. Artkriterien vergl. die Besprechung der Einzelmerkmale; für Schädel- und Gebißmerkmale vergl. folgende Bestimmungstabellen!

2. Gattung: *Panthera* Oken, 1816

Synonyme:

Cynailurus E l e r a , 1893

Felis L i n n a e u s , 1758; und vieler späterer Autoren.

³⁾ Namentlich zitiert werden hier zur Vermeidung zu langer Listen nur die Ersterwähnungen der Namen.

Jaguaris Severtzow, 1858

Leo Oken, 1816; Brehm, 1829; und vieler späteren Autoren.

Leonina Grevé, 1894 (Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Halle, 63, 1, 1894)

Leopardus Gray, 1858 (Proc. Zool. Soc. London f. 1857, p. 278, 1858); 1862; 1867; und vieler späteren Autoren.

Onca Severtzow, 1858

Panthera Oken, 1816; Severtzow, 1858; Fitzinger, 1868; und vieler späteren, sowie der meisten modernen Autoren.

Pardotigris Kretzoi, 1929

Pardus Giebel (Fitzinger, 1868)

Tiger Sherborn, 1931 (Index An. Sect. 2. fasc. 26, p. 6517, 1931)

Tigrina Grevé, 1894 (Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Halle, 63, 1, 1894)

Tigris Oken, 1816; Gray, 1862; Fitzinger, 1868; und vieler späterer Autoren.

Uncia Trouessart, 1884; und einiger späteren Autoren.

Fressen bevorzugt in Liegestellung; in der Lautgebung Brüllen. Kopf- und Halszeichnung ganz zu runden Flecken aufgelöst, z. T. sekundär, meist quer, vereinigt. Für Schädel- und Gebißmerkmale vergl. folgende Bestimmungstabellen!

1. Art: *Panthera leo* (Linnaeus, 1758) (Löwe)
2. Art: *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758) (Tiger)
3. Art: *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) (Leopard, Panther)
4. Art: *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Jaguar)

Mit den Gruppenkennzeichen. Für die Merkmale der einzelnen Arten vergl. Besprechung der Einzelmerkmale; für Schädel- und Gebißmerkmale vergl. folgende Bestimmungstabellen!

II. Teil: BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL FÜR SCHÄDEL UND UNTERKIEFER DER REZENTEN PANTHERINAE

(Auf Grundlage von Pocock, 1916c, Haltenorth, 1936/37 (hauptsächlich), Novikov, 1962 und eigenen ergänzenden Untersuchungen)

Abkürzungen in den Bestimmungstafeln (Taf. IV—VI):

L = Löwe, T = Tiger, P = Leopard (Panther), J = Jaguar.

1. Schädel

I. Genus *Uncia*

Irbis: Schädel kurz, breit und hochgewölbt, mit stärkerer Abknikung im Vertex (höchster Punkt über der Strecke Prosthion-Basion) nach vorn. Äußere Kammer der Bulla (Ectotympanicum) sehr groß und den ganzen Vorderteil des Bullahohlraumes einschließend; Bulla sehr flach; Basioccipitale lateral tief ausgehöhlt, am vorderen Ende der Aushöhlung eine tiefe Grube. Nasalia sehr kurz und breit, Länge der Nasaliasatur

übertrifft die größte Breite beider Nasalia nur gering; Apertura nasi breit. Stirn sehr breit; Foramen sphe-no-palatinum sehr klein; Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale an der Bulla klar getrennt.

II. Genus *Panthera*

Schädel flacher. Ectotympanicum der Bulla relativ klein, deutlich kleiner als Entotympanicum; Bulla gewölbt; Basisoccipitale lateral nur seicht ausgehöhlt.

A. Löwe: Vertex meist gegen das Bregma zu verlagert, hinter dem Schnittpunkt der Verbindungslinie der Postorbitalprocessenden mit der Sagittalnaht (= F). Entfernung Prosthion-Vertex meist größer als Entfernung Vertex-Opisthocranium (Gesichtsschädel sehr lang). Strecke Basion-F. unter 61 %, Strecke Basion-Vertex stets unter 53 % und Strecke Foramen sphe-noideum-Foramen opticum stets unter 4,5 % der Basallänge. Schädel ziemlich flach, nur wenig gewölbt, Stirnpartie sehr flach, zwischen den Postorbitalprocessus mehr oder weniger stark eingesenkt. Nasalia enden meist etwas unterhalb oder etwa auf gleicher Höhe wie die Maxillaria oder reichen nur wenig darüber hinaus. Apertura nasi breit, nierenförmig. Foramen sphe-no-palatinum sehr groß. Loch der Praesphenoidrostrumspitze groß. Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale an der Bulla meist deutlich durch eine Knochenbrücke getrennt. Hinterrand des Gaumendaches (Palatinum) meist als dreifacher Bogen mit dem mittleren als tiefstem, selten einfacher flacher Bogen. Lage der Nervenforamina: Foramen rotundum weiter vom Foramen sphe-noideum entfernt als dieses vom Foramen opticum.

B. Tiger: Vertex meist vor oder in unmittelbarer Nachbarschaft von F. Entfernung Prosthion-Vertex meist kleiner oder etwa gleich wie Entfernung Vertex-Opisthocranium. Strecke Basion-F. über 58 % aber unter 66 %, Strecke Basion-Vertex nur sehr selten unter 53 % und Strecke For. sphe-noideum-For. opticum nur sehr selten unter 4,5 % der Basallänge. Schädel gewölbt, Stirnpartie gleichmäßig gewölbt. Nasalia enden meist deutlich hinter den Maxillariaenden. Länge der Nasaliasatur über 1,5 mal größer als die Maximalbreite beider Nasalia. Apertura nasi meist schmal und hoch, herzförmig. Foramen sphe-no-palatinum mittelgroß bis klein. Loch der Praesphenoidrostrumspitze fehlend oder klein. Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale meist nicht vollständig durch eine Knochenbrücke getrennt, oder wie eine Öffnung erscheinend. Fehlende oder sehr geringe Berührung zwischen Lacrimale und Jugale. Hinterrand des Gaumendaches meist mit aboral vorspringender Zunge in der Medianen, diese mit

kleiner Einkerbung; selten einfacher glatter Bogen. Lage der Nervenforamina: For. rotundum näher an For. sphenoidum als dieses an For. opticum.

- C. Jaguar: For. spheno-palatinum groß, mittelgroß oder klein, Eingang in den Knochen meist etwas schräg. Loch der Praesphenoidrostrumspitze schmal, klein bis mittelgroß. Processus hamularis des Lacrimale meist sehr stark ausgebildet, Foramen in der Facies facialis des Lacrimale fehlt. Breite Berührung zwischen Jugale und Lacrimale. Hinterrand des Gaumendaches meist dreibogig, mit stärkerem Medianbogen zwischen zwei kleinen Spinae.
- D. Leopard: Stirnpartie meist zwischen den Processus postorbitales abgeplattet, flach. Nasalia lang und relativ schmal; Länge der Nasaliasutur etwa 1,5 mal die Maximalbreite beider Nasalia. Foramen spheno-palatinum mittelgroß bis klein, Entfernung zum Foramen palatinum posterior gering. Horizontalplatte des Palatinums lang und niedrig. Loch der Praesphenoidrostrumspitze weit vorn unter dem Gaumendach, schmal und klein. For. stylomastoideum und Grube des Tympanohyale erscheinen fast stets als nur eine Einsenkung. Hinterrand des Gaumendaches ohne größere mediane Einbuchtung, meist mit ein oder zwei kleinen Spinae, dazwischen ein kleiner Bogen.

2. Unterkiefer

- Löwe: Unterseite meist konvex gewölbt, Ramus vor P_3 niedriger als hinter M_1 .
- Tiger: Unterseite meist konkav, Ramus vor P_3 und hinter M_1 etwa gleich hoch.
- Jaguar: Krümmung der Unterseite verschieden. Mediale Kontur der Ventralseite jedes Kieferastes am For. dentale lateral leicht nach außen abgelenkt. Ramus vor P_3 niedriger als hinter M_1 .
- Leopard: Unterseite verschieden, in der Mehrzahl konvex. Ramushöhe wie bei Löwe und Jaguar meist nach hinten leicht ansteigend.
- Irbis: Unterseite meist konvex, Ramus vor P_3 mindestens ebenso hoch wie hinter M_1 , oft etwas höher. Facies labialis und Processus coronoideus steil ansteigend.

III. Teil: BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER ZÄHNE DER REZENTEN PANTHERINAE

(Auf Grundlage von K a b i t z s c h (1960), geändert und ergänzt)

Abkürzungen in der Bestimmungstafel (Taf. VII):

C = Cingulum, E = Ectoparastyl, H = Hypocon(id), M = Metacon, Par = Paraconid, Pr = Protocon(id), Ps = Parastyl, T = Talonid, O.K. = Oberkiefer-, U. K. = Unterkieferzähne.

1. Unterkiefer

M_1

- Löwe: Talonid meist gut ausgebildetes Höckerchen, aborale Protoconidkante meist konvex erscheinend; Mulde eng, Kerbsattel liegt meist niedrig, buccaler Schmelzunterrand nach unten ausgebuchtet.
- Tiger: Talonid verlängerter Wulst, oft winziges Hypoconid durch Kerbe abgesetzt bzw. angedeutet, dabei aborale Protoconidkante meist konkav erscheinend; Protoconid schlank; Mulde weit, Kerbsattel liegt meist hoch; buccaler Schmelzunterrand ziemlich gerade.
- Jaguar: Talonid höckerartig, kann fehlen.
- Leopard: Talonid kleines Höckerchen; Schmelzrand buccal weiter Bogen.
- Irbis: Talonid relativ kräftig entwickeltes Höckerchen.

P_4

- Löwe: Protoconid kegelförmig, groß; Paraconid pyramidenförmig, meist gleichgroß wie Hypoconid; Hypoconid meist flaches Höckerchen, meist nur durch winzige Kerbe vom Cingulumwulst abgesondert.
- Tiger: Protoconid niedrig, erscheint leicht zusammengedrückt; Paraconid kuppenförmig, meist kleiner als Hypoconid; Hypoconid kuppenförmig.
- Jaguar: Paraconid nur kleine Verdickung, Hypoconid nur verdickt oder kuppenförmig tigerhaft.
- Leopard: Protoconid schlank, Paraconid und Hypoconid ähnlich wie bei Löwen- P_4 .
- Irbis: Protoconid breit, niedrig; Paraconid und Hypoconid klein, letzteres nur wenig vom Cingulumwulst abgesetzt.

P_3

- Löwe: Paraconid kräftig, kuppenförmig ausgebildetes Höckerchen; Hypoconid kegelförmig, kleiner als Paraconid; Schmelzrand aboral zu kleinem Wulst verdickt, Talonid dadurch verlängert.

- Tiger: Protoconid mit breitem Ansatz; Paraconid klein, kann fehlen oder nur verdickt sein; Hypoconid schwach entwickelt.
Jaguar: Paraconid fehlt, klein oder nur verdickt; Hypoconid kleines abgerundetes Höckerchen.
Leopard: Ähnlich Löwen-P₃, Protoconid etwas schwächer ausgebildet, Hypoconid klein, Talonid etwas kürzer als bei Löwe.
Irbis: Protoconid mit breitem Ansatz, niedrig; Paraconid klein; Hypoconid nur angedeutet, vom Cingulum kaum abgesetzt.

C mand.

- Löwe: Konkave Krümmung beginnt etwas über der Schmelzbasis.
Tiger: Konkave Krümmung beginnt am Schmelzrand.
Jaguar: Konkave Krümmung beginnt etwa in Kronenmitte.
Leopard: Relativ sehr schlank; konkave Krümmung beginnt etwa in Kronenmitte.
Irbis: Weniger komprimiert, Querschnitt runder als beim Leoparden-canin.

I₃

- Löwe: Orale Zahnfläche rundlich; Nebenzacke etwas distalwärts verschoben, Einschnitt deutlich.
Tiger: Facialseite mit mehr dreieckigem Umriß; Nebenzacke in gleicher Höhe mit der Oralseite, Einschnitt kurz oder nur angedeutet.
Jaguar: Nebenzacke oral, Einschnitt lang.
Leopard: Ähnlich Löwen-I₃.
Irbis: Nebenzacke etwas tiefer als bei Leoparden-I₃.

I₂

- Löwe: Nebenzacke angedeutet, distalwärts verschoben; Schneide kuppenförmig.
Tiger: Schneide kantig; dicker als Löwen-I₂.
Jaguar: Nebenzacke leicht distalwärts verschoben.
Leopard: Ähnlich Löwen-I₂.
Irbis: Schneide rund.

I₁

- Löwe: Nebenzacke nur angedeutet.
Tiger: Nebenzacke vollständig mit Hauptstück verschmolzen; Krone bedeutend breiter als Basis.
Jaguar: Keine Nebenzacke.
Leopard: Ähnlich Löwen-I₁, keine Nebenzacke.
Irbis: Ähnlich Leoparden-I₁.

2. Oberkiefer

- M¹
Keine deutlichen Unterscheidungsmerkmale zwischen den Arten.
- P⁴
Löwe: Protocon groß und breit; lingual ausgeprägte Schmelzleiste von Protoconspitze zu Deuterocon; Deuterocon nicht weit vom Parastyl entfernt; Parastyl kuppen- oder kegelförmig; Ektoparastyl fehlt oder nur schwach angedeutet; Metacon aboral halbkugelig verdickt.
Tiger: Protocon komprimiert, Kuppe spitz; lingual von Protoconspitze zum Deuterocon verlaufende Schmelzleiste nur wenig abgehoben; Deuterocon weit vom Parastyl entfernt, groß; Parastyl meistens kantig, selten mit kleiner Spitze; Ektoparastyl meist stark, fehlt nur selten; Metacon schlank.
Jaguar: Deuterocon, Parastyl und Metacon ähnlich Tiger-P⁴; Ektoparastyl nur leicht angedeutet; Kerben häufig zu kleinen Spalten und Mulden vergrößert.
Leopard: Deuterocon lagemäßig ähnlich Tiger-P⁴; Parastyl und Metacon ähnlich Löwen-P⁴; Ektoparastyl unterschiedlich stark entwickelt, schwach oder fehlend.
Irbis: Protocon mit breitem Ansatz, sehr niedrig, lang; Kerbe zwischen Protocon und Metacon buccal zu starker muldenförmiger Ausbuchtung erweitert; Ektoparastyl angedeutet oder fehlend.
- P³
Löwe: Parastyl meist kleines Höckerchen lingualwärts in der Verlängerung der oralen Protoconkante; Hypocon ausgeprägtes Höckerchen.
Tiger: Protocon niedrig, breit aufsitzend; Parastyl kleine abgerundete Zacke; Hypocon kleine abgerundete Zacke; Cingulumwulst höckerartig.
Jaguar: Parastyl Spitzchen in oraler Richtung; Hypocon kleine abgerundete Zacke.
Leopard: Parastyl verschieden ausgebildet, kann fehlen; Hypocon kleines Höckerchen.
Irbis: Sehr hoch im Verhältnis zur Länge; Parastyl nur winzige Kuppe, stark lingual verschoben.
- P²
Keine deutlichen Unterscheidungsmerkmale zwischen den Arten; bei Löwe mehr rundlich, bei Tiger, Jaguar, Leopard und Irbis mehr oval.

C max.

Löwe: Querschnitt rundlich-oval; mediale Rinnen kurz und tief.

Tiger: Querschnitt mehr rundlich; mediale Rinnen lang und flach.

Jaguar: Querschnitt rundlich-oval; Rinnen tief, zur diastemalen Seite hin länger als oral.

Leopard: Ähnlich Jaguar-C, schlanker.

Irbis: Weniger komprimiert, Querschnitt runder als bei Leoparden-C.

I³

Keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Arten; bei Tiger, Jaguar und Leopard verdickt sich die mediale Zahnfläche an der Umbiegungsstelle zu einem Höckerchen, beim Löwen dort höchstens verdickte Stelle. Der Irbiszahn ist an der Basis sehr schmal.

I²

Löwe: Faciale Schneidefläche oval; lingualer Zahnsockel zu zwei kleinen Höckern verstärkt.

Tiger: Faciale Schneidefläche rundlich; lingualer Zahnsockel zu meist einem Höcker verstärkt.

Jaguar: Faciale Schneidefläche oval; lingualer Sockelrand in der Mitte eingekerbt.

Leopard: Ähnlich Tiger-I², lingual ein oder zwei Höckerchen.

Irbis: Krone sehr schmal, lingual ein oder zwei Höckerchen.

I¹

Verkleinerte I².

B

DIE VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSWE ZWISCHEN DEN REZENTEN ARTEN UND IHR PHYLOGENETISCHER ZUSAMMEN- HANG NACH VERGLEICHENDER BETRACHTUNG DER ARTEN

1. Vergleich morphologischer und anatomischer Merkmale

Der Merkmalsvergleich der einzelnen Arten, auf Grund dessen die Verwandtschaftsbeziehungen herausgestellt werden sollen, sei mit den morphologisch-anatomischen Merkmalen begonnen, da jene die am leichtesten zugänglichen und am klarsten zu erkennenden und zu vergleichenden sind, damit also auch für die Artkennzeichnung die wichtigsten und ausschlaggebenden, und für deren Untersuchung das meiste Material zur Erkennung der Variationsbreite zur Verfügung steht.

a) Die Fellzeichnung

Das auffälligste morphologische Merkmal der Pantherkatzen ist zweifelsohne die Fellzeichnung, die bei den einzelnen Arten starke Unterschiede aufweist (Taf. VIII, Fig. 25—30). Grundelemente der Musterung sind Ring- bzw. Rosettenflecke verschiedener Ausprägung. Beim Leoparden sind sie weitgehend indifferent gestaltet, in der Größe sehr variabel, meist aber im Verhältnis zu den anderen Arten klein. Der von der Rosette umschlossene Hof ist gleichmäßig gefärbt, meist etwas dunkler als die Grundfarbe des Felles, und kann bei manchen Unterarten kleine dunkle Punkte besitzen. Diese Innenflecken in den Rosetten sind beim Jaguar fast stets zu finden, desgl. oft auch beim Irbis. Die Rosetten des ersteren sind meist länglich-eckig gestaltet, letztere können verschiedene Gestalt besitzen, sind aber meist ebenfalls etwas in die Länge gestreckt.

Rosetten finden sich auch beim Löwen; sie sind bei ihm im Jugendkleid gut sichtbar, während sie später ganz oder fast ganz verblassen und verschwinden. Auch sie sind meist etwas in die Länge gezogen, im Gegensatz zu den anderen Arten aber in zum Körper querere Richtung. Nur sehr selten haben sie einen Innenfleck wie bei Jaguar und manchen Leoparden. Sie können zu Querreihen zusammentreten und sich auch zu Ketten oder Streifen vereinigen (Schneider, 1953). In deutlichen Querreihen angeordnet können in entsprechender Weise manchmal die Rosetten des Leoparden stehen; nur sind jene nie zu Ketten verschmolzen und nicht so stark in die Länge gezogen.

Das Tigerfell dagegen besitzt keine ausgesprochenen Flecken mehr, sondern verschieden lange Querstreifen, die aber in ihrer Entstehung ebenfalls auf Rosetten zurückzuführen sind, wie wir unten sehen werden.

Mit dem Fellmuster der Feliden beschäftigt sich eingehend eine große Arbeit von Weigel (1961). Es wird darin dargelegt, daß sich das Muster aller Arten der Gattung *Panthera* zwanglos von dem des Leoparden ableiten ließe. Diese Feststellung ist insofern nicht in ihrem ganzen Umfang richtig, als gerade der Leopard normalerweise die verhältnismäßig kleinsten Flecken aufweist, die Ursprungsart aber größere Flecken mit weiteren Zwischenräumen besessen haben muß, wie es bei der Untersuchung der Irbiszeichnung deutlich wird. Für diesen stellt Weigel fest, daß er in mancher Hinsicht eine vermittelnde Stellung zwischen *Felinae* und *Pantherinae* einnimmt und sein Muster in verschiedenen Merkmalen dem von Puma und Langschwanzkatze ähnelt, er also eine ursprüngliche Fellmusterung besitzt.

Auch der von Weigel gefundene Grundtyp der Felidenmusterung hat etwa die Fleckenzahl des Irbis und jedenfalls größere und weit weniger Flecken als der Leopard, wenn auch gerade bei letzterem der Durchmesser der Rosetten unterartmäßig sehr stark variieren kann. Er ist demnach als bereits mehr oder weniger abgeleiteter Typ anzusehen. Seine Rosettenflecken sind gestaltungsmäßig durch ihre Indifferenz jedoch noch weitgehend ursprünglich. In diesem rein gestaltlichen Sinne kann also die Ansicht Weigels, die Muster der Arten Jaguar, Löwe und Tiger seien ohne weiteres vom Leopardenmuster abzuleiten, beschränkte Gültigkeit besitzen.

Die Tigerzeichnung leitet Weigel, wie auch schon weniger ausführlich Pock (1907), über die Zwischenstufe der Junglöwenzeichnung von der Leopardenzeichnung ab: „Manche Junglöwen lassen deutlich ein verblaßtes Leopardenmuster erkennen. Aus diesem entsteht einerseits im Alter das fast ungezeichnete Kleid des erwachsenen Löwen, andererseits kann man sich eine Weiterentwicklung zur Tigerstreifung durch Bilden kurzer Querketten und Verstärken der Kettenränder denken.“ „Der Tiger bildet das bei stark gemusterten Löwenjungen sichtbare Muster zu Schleifen, Querstreifen und Doppellinien weiter. Im Grunde kann man das Tigermuster als ein nigristisches Junglöwenmuster auffassen. Bei ihm sind die Außenränder der Querketten der Junglöwen verbreitert, wodurch langgestreckte Schleifen entstehen, die in Doppelstreifen zerfallen können.“

Daß diese Ableitung der Tigerstreifung vom Löwenmuster nicht stichhaltig ist, wird nun im Folgenden zu zeigen sein.

Wir müssen dazu zuerst einige Faktoren, die die Musterung des Felidenfelles allgemein beeinflussen können, herausarbeiten. Da wäre in erster Linie die Tendenz zur Bildung von größeren Musterungsflächen aus Rosettenflecken zu erwähnen, die bei sämtlichen ursprünglich rosettenfleckigen Gruppen in verschiedener Weise sich auswirkt. Bei Kleinkatzen entstehen dabei Längs- und Querbänder, oder auch große Musterflächen wie bei *Pardofelis* und *Neofelis* (Taf. VIII, Fig. 31). Bei den Pantherkatzen ist ein Verschmelzen zweier oder dreier Rosetten öfter beim Irbis zu finden, eben-

so beim Jaguar, seltener beim Leoparden. Beim Löwen können, wie oben bereits gesagt, mehrere Flecken zu einem Querband zusammentreten. Aus dieser Tendenz läßt sich auch die Tigerstreifung, wie wir unten sehen werden, z. T. ableiten.

Eine entsprechende Tendenz betrifft das Zusammenfließen von Solidflecken zu Streifen, das sich in großem Umfang bei den Kleinkatzen findet, aber auch bei den Pantherkatzen verwirklicht ist. So können die Solidflecken in der Halsregion von Löwe, Leopard und Jaguar zu mehr oder weniger dünnen Querstreifen zusammentreten („Halsbänder“ bei Leoparden und Jaguaren) (Taf. VIII, Fig. 32). Darauf sind auch die dünnen Einzelstreifen des Tigers in der Halsregion und an anderen Körperstellen, an denen bei den anderen Arten ebenfalls keine Rosetten, sondern nur Solidflecken stehen, zurückzuführen.

Dann läßt sich bei manchen Arten noch eine dritte solche Tendenz feststellen, die sich besonders stark auf komplexe Musterungselemente aus zusammengeflossenen Rosetten auswirkt, nämlich die Tendenz, die vorderen Kettenränder dieser Musterflächen aufzulösen, die hinteren in der Stärke dagegen zu erhalten oder gar zu verstärken. Wir finden das in ausgeprägter Form z. B. beim Nebelparder (Taf. VIII, Fig. 31), genauso aber auch bei verschiedenen Jaguaren und manchen Löwen-Tiger-Bastarden unter den *Pantherinae*. Diese Tendenz ist es auch, die die Auflösung der Doppelstreifen des Tigers zu Schleifen und durch teilweise oder ganze Auflösung des vorderen Randes zu einfachen Streifen bewirkt. Bei den Fleckenketten junger Löwen kann die Auswirkung einer derartigen Tendenz im Gegensatz dazu nicht gefunden werden.

Als letzte dieser Tendenzen sei die Streckungstendenz angeführt, die ebenfalls bei vielen Arten auftritt und das Zusammenfließen von Flecken zu Querstreifen erst ermöglicht. Sie ist sowohl beim Löwen als auch beim Tiger zu finden, weist bei diesen beiden Arten doch aber beträchtliche Unterschiede auf. Beim Löwen werden die Rosettenflecken einfach mehr oder weniger stark in die Länge gezogen, ohne ihre Grundgestalt sonderlich zu verändern, beim Tiger werden sie auf beiden Seiten zu langen Spitzen ausgezogen. Außerdem wirkt sich diese Streckungstendenz beim Tiger auch auf sämtliche Solidflecken aus, was besonders in der Kopfzeichnung (siehe unten!) und am Bauch deutlich wird.

Wichtige Anhaltspunkte für die Richtigkeit der Annahme einer genetischen Verschiedenheit von Löwen- und Tigerzeichnung liefert der von *Leyhausen* (1950) bereits beschriebene weibliche Bastard von Löwe und Inselftigerin und seine Rückkreuzung mit Löwen in der ersten und zweiten Generation (*Leyhausen*, 1950 und *Kemna*, 1953). Die Löwentigerin „Saida“ zeigte dabei ein recht tigerähnliches Muster mit stark in die Länge gezogenen Flecken bzw. Querstreifen. Aus der Rückkreuzung der ersten Generation mit einem Löwen ging die ebenfalls weibliche „Cäsarina“ hervor. Diese besaß recht ursprünglich erscheinende große Rosettenflecken, sehr stark verblaßt, die meist in die Länge gezogen waren und die *Leyhausen*, abgesehen von der Richtung der Streckung der Ro-

setzen, mit Jaguarflecken vergleicht, welch letzteres jedoch nach eigener Untersuchung des betreffenden Felles kaum zutreffend ist; die Rosetten ähneln vielmehr enorm vergrößerten Löwenflecken.

Die Rückkreuzung der zweiten Generation, „Cäsarina“ mit einem Löwen, ergab mehrere Jungtiere, die sehr anfällig waren und meist rasch starben (K e m n a, 1953). Deren Musterbild entsprach nun aber wieder ganz dem junger Löwen, mit gestreckten und z. T. zu Querketten verschmolzenen Rosetten. Selbst die Gesichtsmaske stimmte genau mit der von S c h n e i d e r (1953) für junge Löwen beschriebenen überein.

Die Zeichnung „Saida's“ ist ihrer Gesamterscheinung nach unzweifelhaft durch die verstärkte Einwirkung der (dominanten) Tigergene geprägt, die Zeichnung der Rückkreuzungen der zweiten Generation ebenso unzweifelhaft allein durch die Wirkung der Löwenzeichnungsgene. Bei „Cäsarina“ entspricht die Art, wie die Flecken ausgestaltet und etwas in die Länge gestreckt sind, der Streckungstendenz des Löwen und zeigt nicht den geringsten Anklang an die des Tigers. Daß diese Rosetten trotzdem anders als Löwenrosetten erscheinen, ist auf ihre relative Größe zurückzuführen. So stellt L e y h a u s e n bereits fest, daß der Rosettendurchmesser sich zur Rumpflänge bei „Cäsarina“ etwa wie 1:9, bei Junglöwen aber wie 1:13 verhält und daß von der Mittellinie des Rückens bis zum Beginn der kleineren Bauchflecken bei letzteren etwa 5, bei „Cäsarina“ dagegen nur 3 Fleckenreihen übereinander stehen. Diese letztere Zahl entspricht nun genau der des Tigers, wie anschließend gezeigt werden wird.

Für die Ausbildung der großen Rosettenflecken bei dieser Kreuzungsreihe ist also ein genetisches Schema (ohne daß dabei das Geringste darüber gesagt werden kann, ob es sich um Einzelgene oder um genetisch komplexe Strukturen handelt; die Kennzeichnung eines „Genbestandes“ auf Taf. IX, Fig. 33 ist vielmehr als Modell anzusehen) der Art anzunehmen, wie es auf Taf. IX, Fig. 33 dargestellt ist (S = Streckungstendenz, G (g) = Rosettengröße bzw. -zahl, T = Tiger, L = Löwe). GT muß dabei dominant über gL sein, da „Cäsarina“ gL besitzen muß, aber die Fleckenzahl nach GT geprägt ist. Über die Dominanzverhältnisse von ST zu S(s?)L kann nach dieser Kreuzung nichts Sicheres ausgesagt werden, da bei „Saida“ in dieser Hinsicht auch intermediärer Charakter vorliegen kann, der dann durch die sowieso auswirkungsmäßig stärkere Streckungstendenz des Tigers nur nicht zum Ausdruck käme.

Es läßt sich daraus, zusammen mit dem oben gefundenen Unterschied in der Auflösungstendenz, erkennen, daß die Zeichnungen von Löwe und Tiger, so ähnlich sie bei manchen Exemplaren auch oberflächlich aussehen mögen, auf ganz verschiedenen genetischen Voraussetzungen beruhen. Die Löwenzeichnung stellt somit keine Zwischenstufe zu Tigerzeichnung dar, sondern vertritt eine eigene Entwicklungsrichtung. Es liegt hier der Fall vor, den W e i g e l von verschiedenen Feliden anführt, nämlich, „daß nächstverwandte Arten oder Gattungen bei Formen oft ganz verschiedener Lebensräume immer wieder gleichartig gegenüber dem Ausgangstyp abändern“. Diese Gleichartigkeit ist hier sogar nur eine scheinbare, indem

etwa gleiche Ausbildungsrichtung auf verschiedenen Wegen erreicht wird.

Um die Entstehung der Tigerstreifung aus Rosettenflecken verstehen zu können, müssen wir uns genau mit ihrer Zusammensetzung befassen. Bei Exemplaren, bei denen die Streifen noch nicht über die ganze Körperseite ziehen, sondern aus kürzeren Doppelstreifen oder langgezogenen Rosetten bestehen, fällt auf, daß diese kurzen Streifen an jeder Körperseite immer in Dreizahl etwas versetzt übereinander stehen, was schon P o c o c k (1907) bemerkte, um zu einheitlichen Streifen verschmelzen zu können oder bereits z. T. verschmolzen zu sein. Darunter befindet sich am Bauch normalerweise je ein weiterer Solidfleck oder kurzer Solidstreif, darüber ebenfalls je ein kurzer Fleck oder Streif der Rückenmitte. Diese Anzahl von normalerweise 3 übereinanderstehenden Fleckenreihen zwischen den kleinen Bauchflecken und den Flecken der Rückenmitte entspricht der Fleckenanzahl des Irbis, dessen Zeichnung in dieser Hinsicht wie oben ausgeführt dem Urtyp der *Pantherinae* nahekommt.

Es folgt daraus sowohl, daß die kurzen Tigerstreifen mit Innenhof von nur je einer Rosette abzuleiten sind und nicht vom Zusammenschluß mehrerer Rosetten, wie W e i g e l meint, als auch, daß der Tiger seiner Musterbildung nach früher von dem gemeinsamen Stamm der *Panthera*-Arten abzweigte, als diese eine Vermehrung der Rosettenfleckenanzahl erfuhren, wie wir sie bei Löwe, Leopard und Jaguar antreffen. Auf den relativ ursprünglichen Zustand der Rosetten, von denen die Tigerstreifung abzuleiten ist, weist auch hin, daß diese noch mehr geschlossene Ränder haben und noch nicht derartig in Einzelflecken aufgelöst sind wie bei den anderen drei Arten.

Taf. IX, Fig. 34 stellt die einzelnen Stufen dar, über die die phyletische Genese der Tigerstreifung verstanden werden kann. Dabei sind lediglich die Stadien 1 und 2 hypothetisch; die übrigen sind nach an verschiedenen Tigern gefundenen Musterteilen gezeichnet (z. T. nach Abbildungen bei P o c o c k, 1929). Dabei können an einem Individuum nebeneinander Streifen von zwei oder drei benachbarten Ableitungsstadien auftreten, also z. B. Streifen der Stadien 5 bis 7 oder 3 bis 4.

Die einzelnen Stufen sind dann etwa wie folgt zu verstehen:

1. Ausgangsform sind große Rosettenflecken, die, von denen des Bauches und der Rückenmitte abgesehen, in drei Reihen etwa übereinander stehen.
2. Auf diese Rosetten wirkt sich zunächst schwach eine allgemeine Streckungstendenz aus.
3. Die Ringe werden stärker gestreckt und die Ränder bereits z. T. aufgelöst. Sie treten jeweils etwas verschoben in Kettenform dicht neben- bzw. übereinander.
4. Die nun stark gestreckten Flecken treten z. T. zu Streifen zusammen.
5. Vollständige Verschmelzung zu Streifen oder langen Schleifen.
6. und 7. Auswirkung der Tendenz zur Auflösung der vorderen Kettenränder; durch nur teilweise Auflösung oben und unten Entstehung unzusammenhängender Doppelstreifen über die ganze Körperseite.

Die kurzen Streifen am Bauch und an der Rückenmitte bleiben meistens

ohne Zusammenhang mit den großen Streifen oder bleiben wenigstens durch nur teilweise Verschmelzung noch deutlich.

Für die Ähnlichkeitsverhältnisse der anderen Arten ist folgendes zu finden: Der Leopardenzeichnung gleicht am meisten die des Jaguars, ebenso die des Junglöwen. Die schon oben behandelte Fleckenanzahl beträgt zwischen Rücken- und Bauchmitte bei Irbis und Tiger normal 5 (bei Irbis auch 5—6) (= mit den kleineren Bauchflecken und denen in Rückenmitte; ohne sie, wie beschrieben, 3), bei Löwe, Leopard und Jaguar mindestens 7, beim Leoparden bis zu 11. Diesen Unterschied in der Fleckenzahl zwischen Jaguar und normalgefleckten Leoparden stellte bereits Cuvier (1809) fest.

Der Irbis steht mit seinem Muster der Gattung *Panthera* etwas ferner. Nach Weigel läßt sein Muster Anklänge an den Puma erkennen. Er zeigt jedoch „wie Leopardenjunge einen weißen Ohrfleck, gefleckte Wangen und im Gegensatz zu Puma, Leopard und Jaguar drei Längsstreifen am Rücken“. Längsstreifen aus langgezogenen Solidflecken treten jedoch, meist als Doppelreihen, manchmal beim Jaguar auch als Einzelreihe, die außen je von einer weiteren Fleckenreihe (Rosetten) begleitet werden, auch auf dem Hinterrücken bei Jaguaren und weniger ausgeprägt bei Leoparden (Taf. IX, Fig. 35) auf. Nach vorne zu werden diese Doppelreihen meist durch eine einfache Fleckenreihe auf der Rückenmitte bis zwischen die Schultern fortgesetzt. Im Vergleich mit der Rückenzeichnung aus ungeordnet gestellten Rosetten, wie sie öfters beim Leoparden, aber auch bei verschiedenen Jaguaren zu finden ist, ist die Zeichnung aus Langfleckenreihen auf dem Hinterrücken als ursprünglich anzusehen (vergl. auch die Ausbildung beim Nebelparder, Taf. IX, Fig. 36). Daß die Rückenflecken bei Tiger und Löwe, wie Pocock (1907) feststellt, dagegen nicht in longitudinalen Reihen angeordnet sind, sondern auf der Rückenmedianen sich von links und rechts treffend eine Serie von Δ -förmigen Figuren bilden, ist einfach auf die beiden Arten unabhängig eigentümliche Querstreckung der Rosetten zurückzuführen.

Am Schluß sei noch kurz bemerkt, daß die Zeichnung und Färbung der Pantherkatzen kaum Selektionswert als „Schutzfarbe“ zur „Somatolyse“ besitzt, wie Boetticher (1941) für Löwe und Leopard annimmt, Rother (1905) aber schon für den Löwen nicht anerkennt. Allgemeinbeweis dafür liefert die Ausbreitung der weißen Mutante des Tigers in manchen Distrikten, die den Träger an sich sehr auffällig werden läßt, ihm aber offensichtlich keinen Selektionsnachteil bietet (Robinson, 1927).

Ergebnis:

Die Untersuchung des Fellmusters zeigt eine deutliche Abgrenzung der Gattung *Panthera* gegen die Gattung *Uncia*. Innerhalb der ersteren nimmt der Leopard gewissermaßen eine Mittelstellung ein, indem seine Rosettenflecken gestaltlich, nicht zahlenmäßig, am ursprünglichsten erscheinen. Am nächsten kommen ihm Jaguar und Löwe. Der Tiger steht diesen drei

Arten, die eine zusammengehörige Abteilung bilden, isoliert gegenüber. Seine Streifung ist auf eine einfache Rosettenfleckung zurückzuführen, die der des Irbis nahesteht. Als Ursprungszeichnung der ganzen Gruppe sind relativ große und einfache Rosettenflecke anzusehen (Taf. X, Fig. 37). Der Irbis zeigt dabei das primitivste Muster; stammesgeschichtlich früher als die anderen *Panthera*-Arten muß auch der Tiger abgezweigt sein.

b) Die Stirnzeichnung

Die Kopfzeichnung der Feliden stellt einen eigenen Musterungskomplex dar, der von der allgemeinen Fellzeichnung weitgehend unabhängig ist. Im Anschluß an die Behandlung letzterer sei daher nun die Kopfzeichnung, speziell die Musterung der Stirn, die „Schädeldachzeichnung“ Leyhau-sens (1950), untersucht. Diese Zeichnung ist bei Weigel (1961) nur summarisch für die einzelnen Arten beschrieben, ohne nähere Analyse.

Als Ausgangspunkt für die Betrachtung kann der große Überaugenfleck dienen, der bei allen Arten vorhanden ist und als länglicher Fleck etwas über dem inneren Augenwinkel beginnt (vergl. dazu Taf. I, Fig. 4—6 und Taf. II, Fig. 9). In seinem etwas helleren Kern stehen einige lange Tasthaare. Über ihm schließt eine bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger gut erkennbare Reihe meist größerer Flecken an, die sich über die ganze Stirn nach oben bzw. hinten hinwegzieht. Über dem Überaugenfleck biegt diese Fleckenreihe um ihn herum nach innen aus, um in einer Reihe kleinerer Flecken auf die Nasenwurzel herunter fortgesetzt zu werden und sich dort in flachem Bogen meist mit der entsprechenden Reihe der anderen Seite zu vereinigen.

Neben dieser starken Fleckenreihe liegt gegen die Mittellinie der Stirn zu eine weitere Fleckenreihe aus kleineren Flecken, die in der Nähe des oberen Endes des Überaugenflecks meist an die dort ausbiegende erste Reihe den Anschluß findet, aber auch noch mehr oder weniger deutlich auf die Nasenwurzel herunter fortgesetzt wird. Dazu kommt je noch eine kleine innerste Reihe, die jedoch meist bis zur Unkenntlichkeit aufgelöst ist. Diese Fleckenreihen stellen die Hauptelemente der Stirnzeichnung dar.

Beim Löwen tritt diese Zeichnung, wie schon von P o c o c k (1907) beschrieben, noch im Jugendstadium auf, ist aber oft mehr oder weniger verwaschen (vergl. z. B. die Abbildungen bei S c h n e i d e r [1953] und A d a m s o n [1960 und 1962]). Die beiden Hauptfleckenreihen über den Überaugenflecken treten deutlich hervor, dann folgt eine etwas hellere Zone, die inneren Fleckenreihen sind etwas aufgelöst. Dadurch, daß die Mittellinie nicht mehr deutlich zum Vorschein kommt, kann man die Musterung auch als zweizeilig ansehen, wie es L e y h a u s e n (1950) tut. Weitere seitliche Flecken an der Stirn treten beim Löwen nur undeutlich hervor, im Gegensatz zu Leopard und Jaguar. Sekundär treten, besonders im oberen Bereich der Stirnzeichnung, die Flecken oft zu dünnen Längsstreifen zusammen;

dies meist vor endgültigem Verschwinden dieser Zeichnung bei älteren Jungen.

Die sog. Zweizeiligkeit ist bei Leopard und Jaguar noch stärker ausgeprägt, scheinen doch oft die innen wie außen an diese Zeilen aus meist größeren, oft auch sehr unregelmäßig stehenden Flecken anschließenden Flecken völlig regellos angeordnet zu sein, so daß lediglich die beiden Hauptreihen hervortreten. Die Ausprägung dieses Musters variiert individuell sehr stark. So sind bei manchen Exemplaren mit großer Deutlichkeit auch die inneren Fleckenreihen zu erkennen, während bei anderen oft selbst die beiden Hauptreihen fast ganz in der allgemeinen Auflösung zur Unregelmäßigkeit verschwinden. Die dabei etwa normalerweise gültige Anordnung ist am besten aus Taf. XI, Fig. 38 zu entnehmen, wie auch diese schematische Abbildung die normale Anordnung des Musters für sämtliche Arten weit besser zeigen kann als jede Beschreibung.

Wie auf dieser Zeichnung gezeigt wird, lassen sich die Stirnmuster von Leopard und Jaguar sowie wohl auch des Löwen auf einen gemeinsamen Ausgangstyp (II) zurückführen, aus dem sie sich ohne größere Veränderungen entwickelt haben können. Bei diesem Typ ist die Fleckenreihe über dem Überaugenfleck deutlich von den umgebenden Flecken abgehoben und auch die innere Reihe ist gut zu erkennen. Daneben ist eine Anzahl weiterer Flecken — beim jungen Löwen normalerweise weniger — diffus außerhalb dieser Zeichnungselemente verteilt.

Eine ganz andere Ausbildung besitzt die Kopfzeichnung des Tigers. Das Prinzip der Streifung, das die allgemeine Fellzeichnung beherrscht, dominiert auch hier. Die Musterung scheint von der Mittellinie der Stirn auszugehen, wobei der Überaugenfleck in typischer Weise umrahmt wird. Die fast von der Mittellinie aus nach den Seiten ziehenden kürzeren oder längeren Querstreifen, die über ihm folgen, sind als die in die Breite gezogenen Flecken der dort bei den anderen Arten verlaufenden Hauptfleckenreihen aufzufassen. Bei Individuen, bei denen die Streifen der Fellzeichnung ziemlich kurz sind, sind auch diese Flecken nur wenig verbreitert und werden in gleichem Maße länger wie die Streifen der Körperseiten.

Die inneren Reihen aus kleineren Flecken sind bei der Tigerzeichnung sehr stark nach innen gedrängt und verschmelzen fast auf der Mittellinie. Erst in Nähe des Überaugenflecks weiten sich diese Reihen wieder aus, entfernen sich voneinander, um oft als aus Einzelflecken verschmolzene Längsstreifen auf die Nasenwurzel herabzuziehen. Die Variationsbreite ist hierbei sehr groß.

Fig. 38 zeigt, wie sich dieser Typ über eine Zwischenstufe (III) auf einen Musterungstyp (I) zurückführen läßt. Dieser Urtyp entspricht, als ausgezeichnete Bestätigung der theoretischen Ableitung, fast genau der Stirnzeichnung des adulten Nebelparders (Hemmer, 1964a), der eine Zwischenstellung zwischen *Felinae* und *Pantherinae* einnimmt.

An diesen Typ schließt auch direkt der Ausgangstyp der drei zuerst behandelten Arten an, sowie der Musterungstyp des Irbis. Bei letzterem ist besonders stark und auffallend die Umrahmung des Überaugenfleckes aus-

geprägt, die sich in gleicher Weise, aber geringerer Deutlichkeit allerdings auch bei den anderen Arten findet. Die innere Fleckenreihe ist in ihrem oberen Teil beim Irbis meist stärker aufgelöst, während ihr Anschluß an die äußere Fleckenreihe nahe des Überaugenflecks sehr deutlich gebildet ist. Sämtliche Flecken, auch die Hauptreihen, erscheinen etwas kleiner als die entsprechenden der anderen Arten. Häufig stehen die Flecken der Stirnzeichnung mehr in Querreihen, so daß die Längsordnung nur schwer zu erkennen ist.

In den Komplex Kopfzeichnung fällt außer der Musterung der Stirn ein vom hinteren Augenrand wegziehender Streif, der vollkommen in Einzelpunkte aufgelöst ist, oft bis zum gänzlichen Verschwinden. Am besten ist er im Genus *Panthera* oft noch bei jungen Löwen ausgebildet; beim Irbis ist er normalerweise durch z. T. angedeuteten Zusammenhang der etwas längs gestreckten Flecken sehr deutlich.

Р о с о с к (1907) gibt für den Junglöwen als tigrines Merkmal einen hellen („weißen“) Bereich über jedem Auge an. Dieses Merkmal ist jedoch als Trennkriterium nicht geeignet, da es einerseits beim Löwen deutlicher nur im Jugendzustand, später höchstens als helle Umrahmung des Überaugenflecks, andererseits aber in dieser Form (leichte Aufhellung am Überaugenfleck) auch bei adulten Leoparden und Jaguaren auftreten kann (völlig weiß nur beim Tiger möglich).

Ebenfalls zur Kopfzeichnung gehört die Zeichnung des Mundwinkels aus Ober- und Unterlippenfleck, die bei den besprochenen Arten ebenfalls sehr stark variiert, stark ausgeprägt sein bis teilweise oder auch ganz fehlen kann. Am stärksten zeigt sich diese Zeichnung normalerweise bei Leopard und Jaguar.

Ergebnis:

Nach der Stirnzeichnung sind die *Pantherinae* in drei Abteilungen zu gliedern, deren eine die Arten Löwe, Leopard und Jaguar umfaßt, wobei die beiden letzteren besonders eng zusammenschließen sind, während die anderen Abteilungen nur je eine Art enthalten, nämlich Tiger bzw. Irbis. Diese Gruppen lassen sich auf einen gemeinsamen Urtyp der Stirnzeichnung zurückführen. In den von diesem abzuleitenden Zweigen führte der Weg einerseits zur teilweisen Musterauflösung und Umbildung (Irbis), andererseits zur starken Fleckenverbreiterung (Tiger) und zur zahlenmäßig starken Fleckenvermehrung und stärkerer Auflösung bzw. Verwischung des Musterbildes. Dieser letzte Typ erfuhr nochmals eine Aufspaltung in die nur geringfügig voneinander abweichenden Zeichnungen einerseits des Löwen, andererseits von Leopard und Jaguar.

c) Die Fellfärbung

Die Färbung des Felles ist ein Merkmal, das bei der vergleichenden Betrachtung einer Tiergruppe auf Grund seiner starken Variabilität nur mit größtem Vorbehalt herangezogen werden kann. Wirklichen Wert kann es höchstens bei der Untersuchung sehr nahe verwandter Arten bekommen, da hier die genetische, nicht nur modifikatorische Ausdifferenzierung bei den einzelnen Formen meist noch nicht soweit fortgeschritten ist, um nicht vielleicht noch verwandtschaftliche Beziehungen erkennen zu lassen. Wir dürfen daher versuchen, für die Gattung *Panthera* die Fellfärbung mit als Kriterium der Stellung der Arten zueinander heranzuziehen.

Die Fellfärbung der behandelten Arten ist wohl recht variabel, läßt sich aber wenigstens für jede der Arten in eine bestimmte Farbrichtung zusammenfassen. Für den Löwen gilt dabei folgendes: Als Grundfärbung ist ein fahles Rötlichgelb festzustellen, das von Gelbgrau bis Bräunlichocker variieren kann. In seiner Ausprägung folgt es der Glogerschen Regel.

Die Färbung des Leoparden weist eine noch größere Variationsbreite auf als die des Löwen. Als Grundfärbung ist hier ein mehr oder weniger abgewandeltes Gelb oder Rötlichgelb anzusehen, das je nach Unterart und Lebensraum von gelblichem Weißgrau über fahles Ockergelb und Steingrau bis zu dunklerem, satten, leuchtenden Rötlichgelb oder düsterem Olivgelb abweichen kann (vergl. auch P o c o c k , 1932). Auch beim Leopard zeigt sich im Großen und Ganzen die Glogersche Regel bestätigt, indem die Formen des tropischen Regenwaldes stets sattere Färbung besitzen als Formen der Trockengebiete, deren Grundfarbe blasser ist.

Der Jaguar hat färbungsmäßig eine nicht ganz so große Variationsbreite wie der Leopard, die jedoch nicht völlig in diejenige des letzteren fällt, sondern im ganzen mehr ins rötliche verschoben ist. Die Grundfarbe dieser Pantherkatze ist ein manchmal ins Rotgelb spielendes Rötlichgelb.

Auch die Färbung des letzten Vertreters der Gattung *Panthera*, des Tigers, zeigt starke Schwankungen um den normalerweise rostgelben Grundton, vom hellen und fahlen bis zum dunklen und satten Rostgelb.

Beim Vergleich der Grundfarben dieser vier Arten zeigt sich, daß sie in eine lineare Reihe verschiedener Abstufungen derselben rötlichgelben Farbrichtung eingeordnet werden können. Am Anfang dieser Linie steht der Löwe mit fahl rötlichgelber Farbe. Anzuschließen ist der satter rötlichgelbe Leopard, dessen farbliche Variationsbreite in die intensiver gefärbter Löwen übergreift. In der anderen Richtung der Linie deckt die Leopardenvariationsbreite einen großen Teil derjenigen des Jaguars, die, wie oben gesagt, noch stärker ins Rötlichgelbe verschoben ist. Am Ende der Linie steht dann der Tiger mit mehr oder weniger rostgelber Farbe.

Wir können somit eine vom Löwen auf der einen bis zum Tiger auf der anderen Seite zunehmende Intensivierung eines rötlichgelben Grundtones vom fahlen Gelb bis zum ausgeprägten Rostgelb erkennen. Diese gedachte

Linie darf jedoch in dieser Richtung nicht als Entwicklungslinie aufgefaßt werden, da das Anfangsglied, der Löwe, als adaptive Sonderform einer intensiver rötlichgelb, also leopardenhaft gefärbten Ursprungsart anzusehen ist. Bei der Betrachtung der möglichen Entwicklungsrichtung können wir demnach eher von der Leopardenfärbung ausgehen, deren Grundton dann also nach zwei Seiten hin abgewandelt worden wäre. Da für die Richtung auf den Löwen zu ein der Glogerschen Regel entsprechender Vorgang verantwortlich gemacht werden kann, wäre zu untersuchen, ob ähnliches nicht auch für die andere Richtung gefunden werden kann, also eine Intensivierung der Färbung auf Grund feuchter Biotope der Vorfahren von Jaguar und Tiger. In der Tat scheint dies der Fall zu sein, denn die beiden zuletzt genannten Arten zeigen im Gegensatz zu Leopard und Löwe eine außerordentlich große Liebe für das Wasser, was auf ein wasserreiches Biotop der Artvorfahren hinweisen könnte.

Bei der Untersuchung der Fellfärbung dürfen Sondererscheinungen wie Melanismus und Albinismus nicht außer Acht gelassen werden. Beide Typen sind bei den Pantherkatzen zu finden, der erste dabei in besonderer Häufigkeit.

Am besten bekannt für häufige Ausbildung schwarzer Exemplare ist der Leopard; der schwarze Panther ist ja zu einem festen Begriff geworden. Das Vorkommen dieser Schwärzlinge ist über das Verbreitungsgebiet des Leoparden nicht gleichmäßig verteilt; in Süd- und Südostasien sind sie in starker Häufung zu finden (vergl. z. B. P o c o c k , 1930; W e i g e l , 1961). Diese Tiere haben dunkelbraun-schwarze Grundfarbe, auf der bei bestimmtem Lichteinfall die schwarzen Flecken noch deutlich zu sehen sind. Wie schon C a n t o r (1846) angibt, sind auch einige weiße Haare in das Fell eingemischt, allerdings nicht genug, um einen grauen Eindruck hervorzurufen. Das gleiche (wenige weiße Haare) erwähnt auch S c h o u t e d e n (1947) für einen schwarzen Kongo-Leoparden.

In Abessinien finden sich ebenfalls dunkle Exemplare, die jedoch nach P o c o c k (1930) nicht auf normalen Melanismus zurückzuführen sind, sondern auf vom Rücken her ausgehende stufenweise Verdunklung der Grundfarbe. Die dabei zu erwartenden Zwischenstadien werden in Abessinien tatsächlich gefunden (von hell-normalfarben über oliv- und braungelb bis zu schwarz). Aus Indien sind zwei Exemplare nigristisch-abundistischer Farb- bzw. Musterungsveränderung bekannt (P o c o c k , 1930). Die dunkle Farbe ist hier nicht durch Grundfarbenverdunklung, sondern Zeichnungsvermehrung bedingt. Mehrere Felle dieser Art kommen auch aus dem Kapland (P o c o c k , 1932; G ü n t h e r , 1885), eines aus dem Kongogebiet (W e i g e l , 1961), eines aus Somaliland (P o c o c k , 1935 a).

Möglicherweise sind mit dem Melanismusfaktor, der hier dominant zu sein scheint, verschiedene andere Merkmale gekoppelt. So berichtet Z i z e y (1932), daß in einem Gebiet von Assam gehäuft schwarze Leoparden vorkamen, die alle das gleiche Erscheinungsbild aufwiesen: auffallend langer und dicker Schwanz, Augen eigenartig fahlblau. A l i (1927) schreibt, daß

normalerweise mit Melanismus beim Leoparden besondere Wildheit korreliert sei. B a h a d u r (1942), der schwarze Panther züchtete, stellt fest, daß diese gegenüber normalen Leoparden mehr untersetzt gebaut sowie durch kürzere Vorderbeine hinten überbaut erscheinen. Zum Temperament seiner Tiere schreibt B a h a d u r : „The temper of both cubs and adults can only be described as vile. Panthers are notoriously ‚uncertain‘, but black panthers are real ‚limbs of Satan““. B l a i n v i l l e sagt, daß im Hyoid des schwarzen javanischen Leoparden das Epihyalerudiment besser entwickelt sei als beim normalen Leoparden.

Ähnlich wie beim Leoparden liegen die Verhältnisse beim Jaguar, bei dem schwarze Tiere ebenfalls relativ häufig auftreten. K r u m b i e g e l (1953) fand unter 414 Fellen verschiedener Herkunft 19, = 4%, schwarze.

Schwärzlinge beim Tiger sind allgemein weniger bekannt, kommen jedoch, wenn auch nur sehr selten, ebenfalls vor (schwarz bzw. dunkelbraun mit noch dunkleren Streifen) (H a u x w e l l, 1914; J o n e s, 1923; B u r t o n, R. G., 1926; P r a t e r, 1937). Wieweit die aus China berichteten „blauen“ Tiger Melanismen sind, oder aber einen Dilutionsfaktor besitzen, ist nicht sicher bekannt (W e i g e l, 1961).

Für den Löwen vermutet G u g g i s b e r g, daß die häufige Schwarzfärbung der Mähne einen Schritt in diese Richtung darstelle, was jedoch von M a z a k (1964) in berechnete Zweifel gezogen wird. Ganz schwarze Löwen sollen in der Ikotosteppe gesehen worden sein, ein beinahe schwarzer bzw. stark dunkelbrauner Löwe ist aus der Gegend von Niniveh (Bagdad) bekannt geworden (G u g g i s b e r g, 1960).

In vergleichender Übersicht zeigt sich also, daß Melanismus bei allen Vertretern der Gattung *Panthera* vorkommen kann. Unterschiede lassen sich höchstens in der verschiedenen häufigen Ausbildung erkennen. Enger zusammenzuschließen wären dabei eventuell Leopard und Jaguar, bei denen schwarze Tiere in relativ hohem Prozentsatz auftreten.

Wenn wir uns nun dem Albinismus zuwenden, können wir folgendes finden: Am relativ häufigsten scheinen Weißlinge beim Tiger aufzutreten. Sie kommen anscheinend in seinem ganzen Verbreitungsgebiet vor (für Nordchina: C a h a l a n e, 1943); am besten sind sie aus Indien bekannt, wo sie in den letzten Jahrzehnten immer häufiger zu werden scheinen (R o b i n s o n, 1927; G e e, 1959). Außer wenigen rein albinotischen Exemplaren, bei denen die Stellen der Streifung nur noch bei bestimmtem Lichtauffall sichtbar werden, sind alle Übergangsmöglichkeiten von teilweisem Albinismus — rein weiß mit braungrauen bis schwarzen Streifen, sehr hell cremefarben mit dunklen Streifen u. a. — beim Tiger zu finden.

Nach B u r t o n, R. G. (1933) veränderte sich bei einem weißen Tiger mit lichtscharfen Streifen die Streifenfarbe in der heißen Jahreszeit, so daß die Streifen dann heller bräunlich erschienen.

Von einer solchen Färbung — weiß mit aschgrauen Streifen, Irisfarbe dicht an der Pupille eisblau, sonst in das normale Gelb übergehend (R e e d, 1963) — ist auch der Erbgang bekannt (G e e, 1959). Diese Albinostufe wird

demnach recessiv vererbt, ein derartig weißer Tiger ist homozygot für den Albinofaktor.⁴⁾

Boetticher (1932) beschreibt ein Fell eines solchen Tigers, dessen Grundfarbe hell elfenbeinweiß war, an den Regionen jedoch, die bei der normalen Tigerfärbung weiß sind (Bauch, Innenseite der Schenkel u. a.), stärker gelb gefärbt war, „licht kanariengelb“, wie Boetticher sagt.

Zwei junge vollalbinotische Tiger, die ebenfalls aus Indien bekannt wurden (Gee, 1959), zeigten außer völlig weißem Fell und roten Augen einen auffallend und unnormal langen Nacken und waren in auffallend schlechter Kondition. Einen vollalbinotischen Tiger erwähnt auch Pockock (1929).

Weißer Exemplare gibt es auch beim Jaguar; auf dem Bergland von Guyana sollen solche gar nicht einmal selten sein (Sanderson, 1956). Ein Totalalbino wird von Wagner (1841) angeführt — graulichweiß ohne schwarze Zeichnung, nur mit dunkleren Schattierungen an Stelle der Flecken.

Beim Leoparden sind Albinos nur selten zu finden, kommen jedoch ebenfalls vor, in den gleichen Abstufungen wie beim Tiger vom Total- bis zum Teilalbinismus (Krumbiegel, 1953; Weigel, 1961).

Beim Löwen waren bis vor kurzem noch keine albinotischen Stücke bekannt. In den letzten Jahren soll jedoch im Krüger-Nationalpark eine weiße Löwin aufgetreten sein (Pressemitteilung; Das Tier, Jhrg. 1963). Seltene Vorstufen in diese Richtung könnten beim Löwen vielleicht erbliche weiße Zehen- und Ballenflecke darstellen (Schneider, 1930), wie es Krumbiegel (1953) vermutet, die aber viel wahrscheinlicher in Entsprechung z. B. zur Hauskatzenscheckung gedeutet werden müssen, ebenfalls als Vorstufe. Flavismus und Rufinismus als weitere Möglichkeit der Farbänderung findet sich häufiger nur beim Leoparden (Weigel, 1961), tritt aber auch beim Tiger auf, z. B. gelbrot oder dunkel rostrot ohne deutliche Streifung, wie Cantor (1846) von Tigern der Malayischen Halbinsel angibt. Van Ingen & Van Ingen (1941) beschreiben ein Tigerfell, dessen Grundfarbe fahl-lohfarben war, die Streifen in einem dunkleren Ton gleicher Farbe, nur die letzten drei Schwanzstreifen schwarz. Ähnlich gefärbt war ein Leopardenfell (Van Ingen & Van Ingen, 1941 und Fooks, 1941), mit fahlgelber Grundfarbe und matt orangeroten Rosetten.

Von einem Bengaltiger wird noch eine andere Farbabweichung berichtet: „grizzled head“ (Jones, 1923). Shortridge (1934) beschreibt ein Leopardenfell aus Südafrika, dessen Grundfarbe ein „dunkles Van-Dyck-Braun“ war, mit sehr starkem orangefarbenen Glanz, und dessen Flecken z. T. schwarz, z. T. sepiabraun, an manchen Stellen aber kaum von der Grundfarbe abgehoben und nur schwer zu erkennen waren.

Im Anschluß an die Behandlung der Fellfärbung der *Panthera*-Arten sei

⁴⁾ Nach Abschluß des Manuskriptes erhielt der Verf. eine Notiz von Reed (1964, Geburt eines weißen Tigers im Nationalen Zoologischen Park, Washington; Freunde d. Kölner Zoos 7: 61), nach der eine solche weiße Tigerin mit einem normalfarbenen ♂ gepaart wurde und einen Wurf von zwei normalfarbenen und einem weißen Tier brachte. Man müßte hier annehmen, daß der Tiger den Albinofaktor heterozygot besaß.

noch ein Blick auf diejenige des Irbis geworfen. Seine Grundfarbe ist weißgrau bis rahmgelb und graugelb, je nach Haarlänge im Sommer und Winterfell variierend, im Sommer dunkler graugelb (Fellbeschreibungen u. a. bei Brass, 1904; Pocock, 1930; Zukowsky, 1950). Unter den oben behandelten Arten weist nur der Leopard in wenigen Formen eine derartige Färbung auf (z. B. *Panthera pardus saxicolor*) (vergl. Pocock, 1930). Sie ist beim Irbis ebenfalls als Anpassung einer satter graugelb gefärbten Form an die trockenkalte Hochgebirgsumwelt aufzufassen. Ein albinotischer Irbis soll in der Bucharei gefunden worden sein, in der gleichen Gegend auch Schwärzlinge (Krumbiegel, 1953).

Ergebnis:

Die verschiedenen Fellfärbungen der *Panthera*-Arten lassen sich auf einen rötlichgelben Ton zurückführen, der der durchschnittlichen Leopardenfärbung entspricht. Diese Grundfarbe dürfte im Laufe der Evolution zu den Färbungen der einzelnen Arten weitgehend in Entsprechung der Glogerschen Regel abgewandelt worden sein. Auf der einen Seite entstand daraus in Anpassung an ein trockenes Steppenbiotop die fahlrötlichgelbe Löwenfarbe, auf der anderen Seite die intensivere Jaguarfarbe und das Rostgelb des Tigers in einem feuchten Biotop. Nach der Verbreitung aberranter Färbungen ähneln sich am meisten Leopard und Jaguar. Letzterem kommt darin auch der Tiger nahe. Im Gegensatz zu diesen Arten zeigt der Löwe geringere Neigung zur Ausbildung melanotischer oder albinotischer Stücke, was vielleicht mit der allgemeinen Pigmentreduktion zum fahlen Farbton zusammenhängen mag. Die Grundfarbe des Irbis ist als Anpassung an sein Hochgebirgsbiotop anzusehen und ebenfalls von einer leopardenähnlichen, jedoch mehr graugelben Färbung ableitbar.

d) Der „Mähnenwirbel“

Ein bei den Pantherkatzen in verschiedener Ausprägung auftretendes Merkmal, das den Haarstrom des Felles betrifft, ist der „Mähnenwirbel“, dessen Bildung von Leyhausen (1950) studiert wurde. Seine Ergebnisse seien hier kurz zitiert:

„Bei der Hauskatze und vielen anderen Kleinkatzen befindet sich unmittelbar am Grunde der Ohrrückseite ein kleiner, oft nur schwer feststellbarer Haarwirbel. Der Haarstrom, der zwischen den Ohren vom Kopf über den Nacken nach hinten zieht, muß hier eine scharfe Wendung machen, um auch auf die Ohrrückseite zu steigen, und daraus erklärt sich das Zustandekommen des Wirbels. Bei Puma, Nebelparder und Irbis befindet sich der Wirbel noch genau an der gleichen Stelle. Bei den anderen Großkatzen dagegen wird er auf einer Linie, die vom Ohr seitlich über den Nacken jederseits zur Schulter verläuft, nach rückwärts verlagert. Die Ar-

ten Tiger, Leopard, Jaguar und Löwe unterscheiden sich nun im Grad der Rückwärtsverlagerung des Wirbels. Beim Tiger liegt er häufig wie bei den Kleinkatzen dicht hinter dem Ohr. Er kann aber auch seitlich im Nacken liegen, äußerstenfalls bis etwa 5 cm vor der Schulter. Dies ist für Leopard und Jaguar die vorderste Lage des Wirbels, er kann bei ihnen aber auch bis hinter die Schulter zurückweichen. Beim Löwen liegt der Wirbel auf oder hinter der Schulter. Letzteres ist nur bei ♂♂ der Fall; der Wirbel kann dann auch noch hinter der Schulter etwa handbreit nach abwärts gezogen sein“ (Taf. XII, Fig. 39).

Für die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge läßt sich daraus folgendes erschließen: Als ursprünglicher Fall der Lage des Mähnenwirbels bei den Feliden ist die Ausprägung anzusehen, wie sie bei den Kleinkatzen zu finden ist, also die Lage dicht hinter dem Ohr, wie sich auch nur in dieser Lage das primäre Zustandekommen des Wirbels überhaupt erklären läßt. Als Ausgangszustand der *Pantherinae* kommt das gleiche Stadium in Frage, wie es Nebelparder und Irbis noch besitzen.

Die Vorfahren der vier Pantherkatzen Tiger, Jaguar, Leopard und Löwe hatten das Stadium beginnender Rückverlagerung des Wirbels erreicht, mit der Variationsbreite dieses Merkmals beim Tiger, der demnach direkt davon abzuleiten ist (Fig. 39, I). Die drei restlichen Arten sind auf eine ebenfalls davon ableitbare gemeinsame Wurzel zurückzuführen, bei der die Rückverlagerung des Wirbels bis zu der Ausprägung von Leopard/Jaguar fortgeschritten war (Fig. 39, II). Als am fortgeschrittensten muß die Ausbildung des Löwen angesehen werden, bei dem dieser Wirbel dann auch bei der Mähnenbildung bei der öfters zu beobachtenden Scheitelung der Mähne eine große Rolle spielt.

Beim Löwen findet sich weiter hinten noch ein weiterer Haarwirbel, der „Kruppenwirbel“ (Schneider, 1953). Zwischen ihm und dem Mähnenwirbel bildet sich auf dem Rücken ein querer Haarstau (Haarkamm). Diesen Kruppenwirbel und den dadurch bedingten Haarstau fand Schneider nicht bei den übrigen Arten.

Ergebnis:

Nach der Lage des Mähnenwirbels zu schließen, stammen die *Pantherinae* von einer Form ab, bei der dieser Wirbel noch dicht hinter dem Ohr lag wie bei den *Felinae* und auf die der Irbis direkt zurückzuführen ist. Die übrigen vier Arten sind von einer gemeinsamen Wurzel ableitbar, mit beginnender Wirbelrückverlagerung, wovon zuerst der Tigerzweig abspaltete, wogegen ein anderer Zweig mit weiter fortgeschrittener Rückverlagerung des Wirbels zu den Arten Jaguar, Leopard und Löwe führte. Bei letzterem findet sich zusätzlich noch ein Kruppenwirbel ausgebildet.

e) Mähnenbildungen

Das Merkmal, in dem sich der Löwe am stärksten von den anderen Arten unterscheidet, ist die Mähne des männlichen Tieres. Ihre verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten in Beziehung zu den einzelnen Unterarten werden wir in einem späteren Teil dieser Gesamtbearbeitung bei der Besprechung des Löwen noch näher kennenlernen. Sie setzt sich zusammen (Taf. XIII, Fig. 40) aus einem Backenbart, ihrem vorderen, das Gesicht umrahmenden Teil, der auch bei sonst mähnenlosen Exemplaren wenigstens in Andeutung vorhanden ist, und starker Haarverlängerung im Nacken und am Hals (Halsmähne), die sich bis auf und hinter die Schultern (Schultermähne) und Oberarme (Hintermähne) ausdehnen kann. Dazu können Haarbüschelreihen auf beiden Seiten des Bauches als Bauchmähne kommen, sowie weitere Büschel an den Ellbogen und Unterarmen (Ellbogenbüschel), manchmal auch an den Hinterschchenkeln.

Bei der Löwin können schwacher Backenbart, schwache Ellbogenbüschel, eventuell auch Mähnenbildung und starke Ellbogenbüschel auftreten, dann wohl meist durch hormonale Störungen. Ein gutes Beispiel dafür bietet eine von Schneider (1949) beschriebene Löwin, die nach Geburt mehrerer Würfe im Alter unfruchtbar wurde und eine Mähne entwickelte, die an den Halsseiten, am Unterhals und an der Brust am längsten war. Dazu kamen starker Backenbart und Ellbogenbüschel.

Die Haarzusammensetzung der Löwenmähne entspricht etwa der Zusammensetzung des normalen Katzenfelles (Halténorth, 1957). Durch Auszählen einer Probe von 1000 Haaren aus der Halsmähne eines hellbemähten Löwen konnte ich ein Verhältnis von 91% Wollhaaren und 9% Grannenhaaren ermitteln (Taf. XIII, Fig. 42).

Ein ausgeprägter Backenbart findet sich meistens beim Tiger (Taf. XIII, Fig. 43), in beiden Geschlechtern. Seine Länge variiert jedoch nicht nur geschlechts- und unterartmäßig, sondern kann auch im Sommer- und Winterfell eine sehr verschiedene sein. Letzteres ist nach Pocock (1929) besonders bei dem Tiger des Kaukasusgebietes auffallend. Im ganzen stellt sich der Backenbart des Tigers dichter, geschlossener und einheitlicher dar als der etwas anders gestaltete des männlichen Löwen, dessen Haare im Zug der Mähne bei entsprechender Länge lockerer nach unten fallen. Bei den übrigen Arten sind entsprechende Bildungen nicht zu finden.

Eine mehr oder weniger starke Nackenmähne kommt manchmal ebenfalls beim Tiger vor. Durch die Haarverlängerung in dieser Region, wobei die Haare beliebig auseinander fallen, kann der Eindruck einer größeren Zahl von Haarwirbeln hervorgerufen werden (Leyhausen, 1950 und dazu Schneider, 1953). Besonders beim Java-Tiger, der diese Nackenmähne oft am deutlichsten zeigt, kann auch Haarverlängerung an den Halsseiten auftreten (Pocock, 1929). Haarverlängerung in der Nackenregion zu einer Art Nackenmähne beim Leoparden beschreibt Pocock (1930) von einem chinesischen Exemplar; Leyhausen erwähnt das Fell eines

schwarzen männlichen Tieres, das die ganze Schulterpartie voll von „überzähligen Wirbeln“ hatte, also, wie für den Tiger gesagt, dort ebenfalls verlängertes Haar besaß. Für den Jaguar beschreibt Ihering (1910) „struppig aufgerichtetes“ Nackenhaar. Vom Irbis ist mir die Möglichkeit einer ähnlichen Bildung nicht bekannt, auch infolge der starken Verlängerung des Gesamthaarkleides weniger gut zu ermitteln.

Längeres Haar in der Bauchregion zeigen, besonders im Winterfell, alle Arten. Diese Verlängerung kann einerseits kaum merkbar, andererseits, wie z. B. beim kaspischen (Kaukasus-)Tiger, ausgesprochen stark sein. Im Gegensatz zu der Bauchmähne des Löwen erstreckt sich diese Haarverlängerung aber in gleichmäßigem Übergang auf die gesamte Bauchbehaarung, einfach als Kälteschutz und ist nicht auf Büschelreihen beschränkt, deren verlängerten Haare von der anschließenden Behaarung ziemlich scharf abgesetzt sind. Entsprechende allgemeine Haarverlängerung ist in manchen Fällen auch bei Löwen zu finden.

Nicht ohne weiteres vergleichbar sind auch die möglichen leichten Nacken- und Halsmähenbildungen beim Tiger mit der Löwenmähne. Von letzterer habe ich aufzuzeigen versucht (Hemmer, 1962), daß ihre Bedeutung im Bereich sozialer-sexueller Kundgebung liegt und sie somit erst nach Übergang der Löwen(-vorfahren) zu geselligem Leben ausgebildet worden sein kann. Die ähnliche Bildung beim einzeltägerischen Tiger ist dagegen bei beiden Geschlechtern anzutreffen. Außerdem beginnt beim Tiger die Mähnenbildung mit der Nackenmähne, beim Löwen mit Haarverlängerung an den Halsseiten, wie es an Mähnenbildungen bei Löwinnen besonders deutlich wird.

Bei der Bewertung von Haarverlängerungen ist bei den Feliden überhaupt Vorsicht zu wahren, denn sie können in gleicher Form bei sehr verschiedenen Gruppen auftreten. Eine leichte Nackenmähne, wie sie der Tiger besitzen kann, ist auch beim Ozelot (*Leopardus pardalis*) möglich, stärkere Nackenmähne findet sich beim Geparden (*Acinonyx jubatus*) (Taf. XIII, Fig. 44). Backenbärte kommen in ähnlicher Weise wie beim Tiger bei Luchsen (*Lynx*) und Manul (*Otocolobus manul*) (Taf. XIII, Fig. 45) vor.

Die unter derart verschiedensten Bedingungen stehenden, wenn auch äußerlich ähnlichen Haarverlängerungen bei Löwe und Tiger können demnach nicht zur Wertung der Verwandtschaftsbeziehung herangezogen werden.

Ergebnis:

Eine Mähne in ausgeprägter Form zeigt nur der Löwe. Ähnliche Bildungen bzw. Haarverlängerungen finden sich beim Tiger in Form eines Backenbartes und manchmal als Haarverlängerung in der Nackenregion zu einer schwachen Nackenmähne, selten auch in der Halsregion. Sehr selten zeigen auch Leoparden und Jaguare eine solche leichte Nackenmähne. Diese Bildungen sind jedoch nicht ohne weiteres mit denen des Löwen zu verglei-

chen und treten in gleicher oder ähnlicher Form auch bei anderen Feliden auf. Somit kann die Grundtendenz zur Haarverlängerung in bestimmten Regionen nur als gemeinsames Merkmal aufgefaßt werden, das unterschiedlich ausgeprägt oder weiterentwickelt werden kann.

f) Der Schwanzstachel

In der großen Schwanzquaste des Löwen, die als weitere Haarverlängerung nur diesem zu eigen ist, verborgen steckt ein kleiner Hornstachel, dessen Entstehung und eventuelle Funktion unklar ist. Dieser Stachel sitzt mit seiner Grundfläche der Haut der Schwanzspitze auf und steht durch eine etwa 2 cm lange Sehne mit dem letzten Schwanzwirbelglied in Verbindung (Bekker, 1855). Die Größe dieses Stachels ist verschieden. Nach Bekker soll er gewöhnlich bei ♂♂ etwas größer als bei ♀♀ sein. Er wird nicht länger als etwa 1 cm, meist bleibt er kleiner. Auch seine Form ist variabel; bei jungen Tieren scheint er stärker zugespitzt zu sein, bei alten abgerundet. Beim lebenden Tier ist er hell hornfarben, weich und biegsam, verhärtet nach dem Tod jedoch recht rasch und schrumpft zusammen. Bei Museumsexemplaren und Fellen ist er meist abgefallen (Bekker, l. c.).

Dieses Horngebilde findet sich nach Lönnberg (1912) auch am unverehrten Schwanz des Leoparden. Dieser Sporn ist nach Lönnbergs Abbildung nur etwa 2 mm lang, an der Spitze abgerundet und dorsoventral abgeflacht. Durch seine Kleinheit ist er nach Einschrumpfen am alten Fell, wo er auch leicht verloren sein kann, jedoch meist nicht mehr festzustellen.

Nach Ball (1886) soll ein ähnliches Gebilde auch am Schwanz des Tigers vorkommen. Bekker erwähnt den Stachel auch von einem Puma. Die Möglichkeit zu seiner Bildung scheint also generell nicht nur bei den Pantherkatzen — wenn wir auch für Jaguar und Irbis noch keinen Nachweis haben, so ist der Stachel dennoch auch bei diesen Arten zu erwarten —, sondern von den *Felinae* mindestens auch beim Puma vorhanden zu sein. Daß nichts weiteres darüber bekannt ist, dürfte daran liegen, daß dieses Horngebilde gut nur bei der Sektion frischtoten Tiere festzustellen ist. Eine Sonderstellung kommt nach Vorhandensein oder Nichtvorhandensein dieses Stachels dem Löwen, wie früher angenommen wurde, also kaum zu.

Ergebnis:

Ein Schwanzstachel, d. h. ein Horngebilde am Schwanzende, kommt bei den Pantherkatzen beim Löwen und Leoparden, wahrscheinlich auch beim Tiger vor, bzw. ist nur von diesen bislang bekannt. Er erlaubt keine Schlüsse zur Verwandtschaft der Arten.

g) Pupillengestalt

Die Rundpupille der *Pantherinae* ist mit ein Kriterium dieser Gruppe einem Teil der *Felinae* mit Schlitzpupille gegenüber. Nach Beobachtungen Schneiders (1930) kommt den Pantherkatzen diese Form jedoch nicht in jedem Fall bzw. nur bedingt zu. Junge Löwen haben nach seinen Ergebnissen bei wenigstens mittlerer Beleuchtung senkrecht elliptische oder sogar oben und unten zugespitzte Pupillen. Diese Verlängerung in die Senkrechte verschwindet bis zum zweiten Jahr und die Pupille ist beim erwachsenen Tier in jedem Fall rund. Lediglich als Ausnahmeerscheinung nehmen dann bei starker Kontraktion die Pupillen nach oben und unten zugespitzte Gestalt an.

Beim Tiger dagegen besitzen die zusammengezogenen Pupillen eine Form, die einem auf die Spitze gestellten Rhombus gleicht. Diese Andeutung spaltförmiger Pupille ist beim jungen Tiger noch deutlicher, wo die verengte Pupille noch stärker rhombisch oder tropfenförmig mit meist oben und unten gleichmäßiger Zuspitzung erscheint.

Erwachsene Leoparden und Jaguare besitzen wie der Löwe nur Rundpupillen. Jungtiere dieser Arten zeigen aber die gleiche senkrecht elliptische Form bei Verengung, wie wir sie vom Junglöwen kennengelernt haben.

Die Pupillen des Irbis entsprechen demgegenüber ganz denen des Tigers. Verengt, sind sie spitz rhombisch, halb erweitert sind sie oben und unten zugespitzte Ellipsen wie bei jungen Tigern, und selbst in starker Erweiterung lassen sie andeutungsweise diese Zuspitzung noch erkennen (insgesamt nach Schneider, l. c.).

Der Nebelparder als Übergangsform von den *Felinae* her besitzt nach eigener Feststellung ebenfalls keine Rundpupille, sondern im verengten Zustand ziemlich ausgeprägte Schlitzpupille, als sehr schmale, lange, oben und unten zugespitzte Ellipse, und auch halb erweitert hat sie immer noch sehr ähnliche spitz-elliptische Gestalt; selbst bei starker Erweiterung ist sie nicht völlig rund. Die Schlitzpupille der meisten *Felinae* erscheint demnach auch für die *Pantherinae* als phyletische Ausgangsform. Dieser stehen Irbis und Tiger noch recht nahe. Löwe, Leopard und Jaguar bilden eine etwas weiter entwickelte, zusammengehörige Gruppe.

Ergebnis:

Nach Beobachtungen von Schneider (1930) lassen sich die *Pantherinae* nach ihrer Pupillengestalt in zwei Abteilungen gliedern, von denen einerseits Löwe, Leopard und Jaguar engere Verwandtschaft aufweisen, andererseits Tiger und Irbis, die in diesem Merkmal der Ausgangsform noch näher stehen.

h) Äußerer Körperbau

Die äußere Gestalt der in Frage kommenden Arten ist sehr verschieden, wobei sich von Art zu Art teils trennende, teils gemeinsame Baumerkmale aufzeigen lassen. So ist der Jaguar mit ähnlicher Körpergröße wie der Leopard gedrungen und massiver gebaut, sein Kopf größer, seine Pranken schwerer und breiter, der Schwanz kürzer als bei dem ganz allgemein schlankeren Leoparden.

Bei den beiden großen Arten Löwe und Tiger fällt die relativ starke Hochbeinigkeit des Löwen auf (bedingt durch etwas längere Vorderbeine und dadurch stärkere Streckung der Hinterbeine, Leyhausen, 1950⁵); seine Rückenlinie ist ziemlich gerade, während die des Tigers gleichmäßig gewölbt erscheint („Karpfenrücken“, Leyhausen, 1950). Die Bauchlinie des Löwen steigt von vorn nach hinten etwas an; der Bauch erscheint hinten wie eingezogen, die Brust ist die tiefste Stelle, während die Bauchlinie beim Tiger gleichmäßig von vorn nach hinten durchgeht (Freckkop, zit. n. Guggisberg 1960).

Auf die Profilbildung weist Leyhausen besonders hin. Das Profil des Löwen ist ziemlich gerade, oder bei weiblichen und jungen Individuen der Nasenrücken nur schwach nach unten abgewinkelt. Dieser Winkel ist beim Tiger mehr oder weniger stark, scharf nach unten abgeknickt, nach Geschlecht und Unterart allerdings variierend. Diese Profillinie wird beim Löwen durch die höhere Schnauze und Nase verursacht, was auch in der Vorderansicht des Kopfes zum Ausdruck kommt, indem die Oberlippennaht des Löwen lang, beim Tiger dagegen fast überhaupt nicht ausgebildet ist.

Im gleichzeitigen Vergleich aller vier *Panthera*-Arten fällt der Leopard durch den außerordentlich langen Schwanz im Verhältnis zu den anderen Arten auf. Die Rückenlinie ist bei Leopard und Jaguar tigerähnlich gewölbt, nicht ganz so stark ausgeprägt zwar wie beim Tiger, aber nicht gerade wie beim Löwen. Ebenso entspricht ihre Bauchlinie mehr der des Tigers.

Das Profil des Leoparden entspricht dagegen in den meisten Unterarten vollkommen dem junger Löwen; es ist gleichmäßig leicht abgewinkelt, ohne den starken Knick des Tigers. Für den persischen Leoparden (*Panthera pardus saxicolor*) und den Amurleoparden beschreibt Zuckowsky (1959) allerdings abgesetzten Nasenknick ähnlich wie beim Irbis als typisch. Dieser Nasenabsatz gibt jedoch eine etwas andere Profillinie als die des Tigers. Ähnliche Verhältnisse wie beim Leoparden finden sich beim Jaguar. Im ganzen erscheint die Gestalt des Leoparden als die ursprünglichere, die Merkmale aller anderen Arten in sich vereint, und von der sich die Baueigentümlichkeiten der anderen Arten ableiten lassen.

⁵) Metrisch ist dieser Unterschied allerdings nicht sehr groß; Mazák (Der Tiger, Wittenberg 1965) gibt neuerdings für die Relation Hinterbeinlänge/Vorderbeinlänge für den Löwen die Zahl 1,20, für den Tiger 1,22.

In seiner Gesamterscheinung etwas mehr aus dieser Gruppe heraus fällt der Irbis, indem er hinten etwas, wenn auch nur wenig, stärker überbaut erscheint, und sich darin mehr den *Felinae* nähert. Unter den *Panthera*-Arten steht ihm in diesem Merkmal der Leopard noch am nächsten, wenigstens in den südostasiatischen Unterarten. In der Rücken- und Bauchlinie ähnelt der Irbis ebenfalls dem Leoparden, besitzt jedoch einen kürzeren und runderen Kopf mit starkem Nasenabsatz in der Profillinie und erscheint durch die lange Behaarung nicht so schlank, besitzt jedoch einen noch etwas längeren Schwanz als der Leopard, der durch die Behaarung sehr dick wirkt.

Der verschieden proportionierte Körperbau der Pantherkatzen drückt sich auch in der Relation Gewicht: Körperlänge aus. Zur Vergleichbarkeit dieser Größen kann ein Faktor errechnet werden, der die Zunahme des Gewichtes in der 3., der Länge in der 2. Potenz berücksichtigt, nämlich: $F = \sqrt[3]{\text{Gewicht (kg) in } \% \sqrt[2]{\text{Kopf-Rumpflänge (cm)}}$. (Von einer Berechnung der Körperoberfläche wird abgesehen, um von deren Faktoren unabhängig zu sein und eine vereinfachte Indexermittlung zu ermöglichen.)

Da nur von wenigen Subspecies, und von diesen auch nur für relativ wenige Individuen aus der Literatur Gewichte bekannt sind (Baikoff, 1925; Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Goodwin, 1933; Guggisberg, 1960; Kaplanoff, 1948; Marshall, 1937 und 1939; Sody, 1949; Ward, 1926), ist jeweils nur ein Näherungswert zu erhalten, der bei Einsatz größeren Zahlenmaterials sich noch in geringen Grenzen ändern kann (für die Durchschnittslängen der Unterarten: vgl. späteren Teil). Dessen ungeachtet zeigt sich — bei Tiger und Leopard — für die Pantherkatzen eine Bestätigung der Bergmannschen Regel, deren Gültigkeit neuerdings von Badoux (1959 und 1964) und Röhrs (1962) wieder diskutiert wurde und deren große Bedeutung für Körpergrößenschwankungen in Abhängigkeit von Klimaeinflüssen von Badoux (1964) klar dargelegt wurde. Nach Badoux (1959) bestehen ähnliche Wärmeaustauschbeziehungen wie zwischen Tieren warmer und kalter Klimata auch zwischen solchen aus feuchten Regenwäldern und offener Steppe. Diese Zunahme der relativen Körperoberfläche in feucht-wärmeren Gebieten konnte Schreider (1963) auch für Menschenrassen aufzeigen.

Indices für einige Unterarten von Leopard, Tiger und Löwe:

Leopard:	<i>Panthera pardus melas</i> (Java)	F = 29 (♂♂ allein = 30)
	<i>Panthera pardus delacouri</i> (Assam)	32 (♂♂ allein = 33)
	<i>Panthera pardus fusca</i> (S.-Indien)	32 (♂♂ allein = 34,5)
Tiger:	<i>Panthera tigris sumatrae</i> (Sumatra)	F = 37,5
	<i>Panthera tigris tigris</i> (Vorderindien)	43
	<i>Panthera tigris altaica</i> (Amur-Ussuri-Geb.)	43,5
Löwe:	<i>Panthera leo massaica</i> (Kenia)	F = 42

Beim Leoparden wird eine Zunahme von F von Java nach Vorderindien deutlich, die mit einer Zunahme der Körperlängen einhergeht (KR im Mittel für ♂♂ und ♀♀ = 103 cm bei *P. pardus melas*, 121 cm bei *P. pardus*

fusca aus Südindien). Gleichermaßen nimmt F und die Körperlänge beim Tiger zu.

Die absolut größeren Werte von F für Tiger und Löwe gegenüber dem Leoparden lassen eventuell darauf schließen, daß diese Arten ihre Entstehungszentren in kühleren Klimagebieten und/oder offenerer Landschaft besaßen als der Leopard, d. h., sowohl die gegenüber dem Leoparden relativ gedrungene Gestalt als auch absolut größere Körpergröße von Löwe und Tiger kann wohl wenigstens zum Teil auf die Einwirkung solcher Klima- bzw. Umweltfaktoren als Selektionsfaktoren zurückgeführt werden (gleichermaßen vielleicht auch die gedrungene Gestalt des Jaguars, obwohl mir für diesen nicht genügend vergleichbare Gewichtsangaben vorliegen). Gleichsinnig spricht die Wärmeliebe der Arten, die, wie wir bei der Besprechung der Schlafstellung im einleitenden Kapitel sahen, bei Löwe und Tiger deutlich geringer ist als beim Leoparden (Schlafstellung Rückenlage wird von Löwe und Tiger bereits bei deutlich tieferen Außentemperaturen als vom Leoparden eingenommen).

(Für die äußere Körpergestalt der Arten, wie in diesem Abschnitt besprochen, vergl. auch die Taf. VIII, Fig. 25—30.)

Ergebnis:

In der äußeren Gestalt unterscheiden sich die einzelnen Arten klar voneinander. Als am stärksten verschieden erscheinen Löwe und Tiger, zwischen denen Leopard und Jaguar vermitteln, indem sie in bestimmten Merkmalen mehr dem Löwen, in anderen mehr dem Tiger entsprechen. Der Irbis zeigt einen etwas abweichenden Bau, der ihn den *Felinae* annähert. Die Gewicht-Körperlängen-Relation der einzelnen Arten und Unterarten zeigt eine Bestätigung der Bergmannschen Regel für Tiger und Leopard und legt den Schluß nahe, daß Tiger und Löwe ihre Entstehungszentren in Gebieten kühleren Klimas bzw. in offenerer Landschaft besaßen als der Leopard.

i) Schädel und Gebiß

Vom Skelett kann besonders der im Verlauf der Evolution größeren Veränderungen unterworfenen Schädel zu unseren Überlegungen herangezogen werden. Die vergleichende Untersuchung der Großkatzenschädel hat bereits Haltenorth (1936/37) in umfassender Weise durchgeführt, wobei er als Großkatzen im herkömmlichen Sinn alle acht größeren Arten behandelte (Löwe, Tiger, Jaguar, Leopard, Irbis, Puma, Nebelparder und Gepard) und es bleibt hier daher nur die Aufgabe, seine wichtigsten Ergebnisse kurz zusammenfassend zu betrachten und kritisch zu beleuchten.

Als erstes stellt Haltenorth zwischen den Einzelknochen der Schädel Beziehungen auf, die bei den verschiedenen Knochen zum Teil sehr verschiedene Verhältnisse ergeben, im großen und ganzen gesehen als Haupt-

ergebnis aber erkennen lassen: „Die Großkatzen zerfallen in zwei deutlich zu unterscheidende Gruppen, von denen die eine mit den Arten Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard eine engere verwandtschaftliche Bindung ihrer Mitglieder (jedoch mit Sonderstellung des Löwen) als die zweite mit den Arten Puma, Irbis und Gepard zeigt; doch ist auch in dieser eine etwas nähere Beziehung zwischen Puma und Irbis festzustellen, wodurch der Gepard sehr vereinzelt dasteht. Löwe und Gepard sind innerhalb der Großkatzen zwei Extreme, denen der Nebelparder, der sich zwischen den beiden Gruppen befindet, noch als drittes hinzugerechnet werden kann.“ Innerhalb der ersten Gruppe können Löwe und Leopard, sowie Tiger und Jaguar, letzterer auch wieder mit dem Leoparden in nähere Beziehung gebracht werden.

Ein ähnliches Bild ergibt sich bei der Auswertung der Sagittalschnittkonstruktion der Schädel. „Auch hier zerfallen die Großkatzen in zwei große Gruppen, von denen die erste Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard, und die zweite Nebelparder, Puma und Irbis umfaßt. Die Abweichungen der Schnittkonstruktionen von dem Einzelknochenresultat beruhen nur auf verschiedener Gruppierung der Arten innerhalb dieser beiden großen Unterabteilungen. In der ersten Reihe stehen sich Jaguar und Leopard am nächsten, in der zweiten schließen sich alle bis auf den Geparden eng an den Irbis an. Der Übergang von der einen Gruppe zur anderen ist ebenfalls fließend, und zwar wird er in der ersten wiederum vom Leoparden vermittelt, in der zweiten aber mehr vom Irbis als vom Nebelparder, wie es bei dem Einzelknochendiagramm zu sehen war.“ Dem Geparden wird eine deutlich zu erkennende Sonderstellung gegenüber den beiden Gruppen eingeräumt; nähere Beziehung zu ihm zeigt nur der Puma.

Aus der Untersuchung der Breitenverhältnisse der Schädel resultiert eine etwas abweichende Gruppierung, bei der einerseits Löwe, Tiger, Jaguar, Leopard und Nebelparder, andererseits Puma, Irbis und Gepard zusammengeschlossen werden können. Innerhalb der ersten Abteilung weisen besonders enge Beziehungen jeweils Tiger und Jaguar, Leopard und Nebelparder auf.

Bei der anschließenden Einzelbetrachtung der Arten bezeichnet *Haltenorth* den Löwen auf Grund des sehr großen Gesichts-, des sehr kleinen Gehirnschädels und des flachen Profiles als den „primitivsten Bautypus der Großkatzengruppe“ bzw. als „Viverridentypus“ der Großkatzen. Welchen Sinn er aber dabei dem Wort „primitiv“ beilegt, geht nicht deutlich hervor. Einerseits schließt *Haltenorth* aus dem scheinbar primitiven Bautypus des Löwenschädels, daß der Löwe die primitivste Art der Großkatzen sei, und legt ihn als Primitivtypus der Betrachtung der anderen Arten zugrunde, betont jedoch andererseits gleichzeitig, „daß mit dem Zugrundelegen des primitiven Löwen keine phylogenetischen Beziehungen dargestellt werden sollen“. Welche Bedeutung das Wort „primitiv“ hier aber auch haben mag, es geht jedenfalls nicht an, den Löwen auf Grund seines langen Gesichtsschädels („Viverridentypus“) als primitivste Art der Großkatzen in beliebigem Sinne hinzustellen. *Röhrs* (1959) stellt durch

allometrische Beziehungssetzung zwischen Schnauzen- und Basallänge fest, daß der Unterschied in der relativen Schnauzenlänge verschieden großer Feliden (*Felis silvestris lybica*, *Lynx lynx*, *Panthera pardus*, *Panthera leo*) auf eine einfache Allometrie zurückzuführen ist. Er nimmt an, „daß die interspezifische Allometrie in diesem Fall durchaus eine funktionsgerechte Adaptation darstellt, d. h. die relative Verlängerung der Schnauze bei zunehmender Größe eine durch die Größe bedingte funktionelle Notwendigkeit ist“.

Wie stark auch gerade die Ausbildung des Löwenschädels selbst variieren kann, zeigt die Untersuchung Hollisters (1917) von Löwen aus freier Wildbahn und von in Gefangenschaft aufgezogenen Löwen gleicher Herkunft.

Wichtig erscheint demgegenüber, was Haltenorth bei der Betrachtung der verschiedenen Arten für den Leopardschädel erschließt: „Gerade in ihm sind die Verhältnisse der Schädelteile so gut aufeinander abgestimmt, daß man direkt von einem harmonischen Zusammenklang sprechen und den Leopard daher bezüglich seines Schädelbaues als den ‚Normaltypus‘ der Großkatzen bezeichnen kann“. Gegenüber dem Löwen, den er der Untersuchung als Primitivtypus ja zugrunde legte, muß ihm der Leopard dabei als fortgeschrittener erscheinen. Wenn wir nun aber den Löwen als die keineswegs primitivste Großkatze herausnehmen, dann drängt sich gerade wegen dieser Ausprägung des Leopardschädels als „Normaltypus“ die Frage auf, ob wir in ihm nicht gleichzeitig den „Urtypus“ der Pantherkatzen bzw. eine ihm sehr nahe stehende Form erblicken dürfen.

In einer späteren Veröffentlichung bestätigt Haltenorth (1953) dies insofern selbst, als er unter Normaltypus (hier die Gattung *Felis* unter den *Felinae* im Vergleich zum Leopard unter den *Pantherinae*) eine Form versteht, die am wenigsten mit Sonderanpassungen versehen ist. Diese Auffassung als Urtypus erhält dadurch noch eine Stütze, daß dem Leopard im Schädelbau von allen Großkatzen der Nebelparder am nächsten kommt, der jedoch zu den *Felinae* zu rechnen ist (Hemmer, 1964a). Das wäre leicht so zu erklären, daß sich Leopard und Nebelparder eine dem gemeinsamen Ausgangstypus weitgehend ähnelnde Schädelgestaltung erhielten, während die anderen Pantherkatzen sich durch verschiedene Spezialisationsrichtungen mehr oder weniger weit fortentwickelt haben. Röhrs (1961) betont in dieser Beziehung, „daß aus einer mehr oder weniger starken Ähnlichkeit der Proportionen von verschiedenen Formen nicht ohne weiteres Schlüsse auf den Grad der natürlichen Verwandtschaft gezogen werden können“.

Wie sehr die Einteilung der Großkatzen in systematische Kategorien allein nach den Schädelunterschieden auch von der Art der Auswertung abhängt, zeigt Zarapkin (1939), der mit einer anderen Arbeitsmethode auf der Grundlage des gleichen Zahlenmaterials (Haltenorth) mit den von Haltenorth ermittelten Ähnlichkeitsverhältnissen der einzelnen Arten weitgehend übereinstimmt, jedoch eine zum Teil abweichende systematische Einteilung erhält.

Große Übereinstimmungen mit den Ergebnissen Haltenorths zeigt

die Untersuchung des Gebisses der Großkatzen, die Schmid (1940) in morphologischer und metrisch-variationsstatistischer Hinsicht durchführt. Da diese Arbeit hauptsächlich zur Bestimmung fossiler Leoparden gedacht ist, fehlt ihr der Tiger.

Auf Grund von Gebißuntersuchungen legt auch Kabitzsch (1960) die Ähnlichkeitsverhältnisse innerhalb der Gattung *Panthera* dar. Nach ihren Ergebnissen nimmt das Leopardengebiß eine deutliche Mittelstellung unter den vier Arten ein. Große Ähnlichkeit mit ihm besitzt auf der einen Seite das Löwengebiß, auf der anderen das des Jaguars. Der Jaguar wiederum vermittelt zwischen den erstgenannten und dem Tiger, wobei letzterer vom Löwen am entferntesten steht.

Eine Untersuchung des Milchgebisses bestätigt den Befund an der bleibenden Dentition. Die Zähne von Leopard und Löwe haben mehr hohe, schlanke Spitzen, die des Tigers sind relativ etwas niedriger und plumper. Der Jaguar nimmt etwa eine Mittelstellung zwischen Leopard und Tiger ein. Die Unterschiede, die Broom (1949) zwischen dem Milchgebiß von Löwe und Leopard fand, gehen zum großen Teil auf individuelle Variation zurück und verwischen sich bei Untersuchung umfangreicheren Materials weitgehend.

Bei Neonaten-Schädeln sind die Unterschiede zwischen den Arten noch nicht ausgeprägt; Verwandtschaftsbeziehungen sind demnach in diesem Stadium nicht festzustellen. Die kennzeichnenden Artmerkmale prägen sich am Schädel erst im Laufe der Jugendentwicklung aus.

Ergebnis:

Nach Schädel- und Gebißverhältnissen bilden die vier Arten Löwe, Leopard, Jaguar und Tiger eine deutlich zusammengehörige Gruppe, während der Irbis eine von dieser Gruppe abseitige Stellung inne hat, was in der Hauptsache aus der von ihm eingeschlagenen Spezialisationsrichtung zu erklären ist. Innerhalb der geschlossenen Abteilung besitzen Jaguar und Leopard engere Bindung, wobei ersterer an den Tiger, letzterer an den Löwen anzuschließen ist. Der Leopard nimmt nach Schädel- und Gebißbau eine deutliche Mittelstellung ein und erscheint als eine dem Ausgangstypus der *Pantherinae* entsprechende bzw. ihm sehr nahe stehende Form.

k) Hyoidbau

Innerhalb der *Pantherinae*, für die der Hyoidbau im ganzen kennzeichnend ist, bestehen in seiner Ausbildung nur wenige Unterschiede. Nach P o c o c k (1916 a) sind Merkmale, wie die Einlagerung kleiner Knöchelchen im Ligament, bei verschiedenen Individuen der gleichen Art verschieden ausgebildet und die Verknöcherung anderer Teile altersabhängig.

Eine gewisse Sonderstellung scheint lediglich der Jaguar einzunehmen, dessen Hyoid nach P o c o c k s Beschreibung am ursprünglichsten erscheint,

d. h., bei ihm ist das elastische Ligament deutlich kürzer als beim Leopard und erscheint das Epihyale nur zum Teil zu ersetzen, bzw. zwischen Epi- und Ceratohyale eingeschoben zu sein. Die Beschreibung des Jaguarhyoids von Blainville (1839—1864) sieht Pocock als unrichtig an, indem durch das Vorhandensein eines Epihyaletes beim Jaguar die Täuschung gleicher Zusammensetzung wie bei den *Felinae* hervorgerufen worden sei. In Blainvilles Abbildung des Jaguarhyoids wird dieser fragliche Unterschied nicht deutlich, bzw. verschieden deutbar.

Die am oberen Ligamentende bei den anderen Arten in manchen Fällen gefundenen Verknöcherungen müssen ebenfalls als Epihyalereste gedeutet werden, so daß diese beim Jaguar lediglich kompakter wären. Zwischen Löwe, Tiger, Leopard und Irbis ist in dieser Hinsicht nach der Beschreibung Pococks kein gesicherter Unterschied festzustellen.

Deutliche Unterschiede im Bau des Zungenbeinkörpers bestehen dagegen nach Diekmann (1932) zwischen Löwe und Tiger. „Das Tigerzungenbein ist mehr rundlich im Gegensatz zu dem breiten des Löwen und besitzt nach außen gekrümmte Cornua majora. Die knorpeligen Dorsalabschnitte der großen Hörner sind nicht annähernd so stark wie beim Löwen verbreitert und abgeplattet“.

Ergebnis:

Im Hyoidbau zeigt nach Pocock im Bau des Ligaments höchstens der Jaguar eine gewisse Eigenentwicklung. Löwe und Tiger weisen dagegen nach Diekmann große Unterschiede im Bau des Zungenbeinkörpers auf.

1) Zungenbau

Die Anatomie der Zunge wurde von Sonntag (1923) in vergleichender Hinsicht untersucht. Von den *Pantherinae* lag dabei Material für alle Arten mit Ausnahme des Irbis vor. Zwischen den vier *Panthera*-Arten stellt er verschiedene Beziehungen in Gestalt und Anordnung der einzelnen Zungenelemente fest, so daß keine eindeutigen Aussagen über Zusammengehörigkeit oder Trennung der Arten gemacht werden können. Als am ursprünglichsten ausgebildet erscheint die Leopardenzunge; ihr ähnelt in gewisser Hinsicht die Zunge des Nebelparders als außenstehender Art. Durch ein auffallendes, sonst bei keiner anderen Katze entwickeltes Merkmal, nämlich die Trennung von der Epiglottis durch ein glattes Schleimhautstück ohne Papillen, lassen sich Löwe und Jaguar verbinden: (Tabelle nach Sonntag)

- I. Zunge von der Epiglottis durch ein langes glattes Schleimhautstück getrennt *Panthera leo*, *Panthera onca*
- II. Zunge von der Epiglottis nicht durch eine lange glatte Schleimhaut getrennt.
 - a) Papillae spinosae schwach *Panthera tigris*
 - b) Papillae spinosae stark *Panthera pardus*

Ergebnis:

Aus dem Bau der Zunge sind nach den Untersuchungen Sonntags kaum sichere Verwandtschaftsaussagen für sämtliche Arten zu machen. Zusammengehörig erscheinen Löwe und Jaguar; der Leopard zeigt ursprünglichere Ausbildung.

2. Vergleich physiologischer Merkmale

a) Zahndurchbruch und -wechsel

Die zeitliche Aufeinanderfolge des Erscheinens der Milchzähne sowie die Abfolge im Zahnwechsel wurde von Schneider (1959) für den Löwen eingehend auf der Grundlage eines großen Materials, für die anderen Großkatzen dazu ergänzend untersucht. Seine Ergebnisse sind hier somit von Bedeutung, wie sie Unterschiede oder Ähnlichkeiten der einzelnen Arten untereinander erkennen lassen. Zu diesem Zweck wurden die Tabellenwerte Schneiders in ein Kurvendiagramm übertragen, das sowohl die absoluten Durchbruchzeiten für die Milchzähne der daraufhin untersuchten Arten zeigt, als auch rasch die arttrennenden bzw. verbindenden Merkmale festzustellen erlaubt (Taf. XIV, Fig. 46). Die Durchbruchfolge in Unter- und Oberkiefer wurde dabei getrennt dargestellt, um unnötige Komplikationen der Auswertung zu vermeiden.

Bei dieser Auswertung zeigt sich folgendes: Im Erscheinen des Backenzahnggebisses ähneln sich die Kurvenbilder aller Arten sehr stark, lediglich die Steilheit der Kurven, die die zeitliche Dauer zum Ausdruck bringt, ist je nach Körpergröße der entsprechenden Art verschieden. Es zeigt sich darin eine Korrelation der Größe mit der Entwicklungsdauer. Eine geringe Abweichung bei diesen Kurven ist nur aus der Oberkieferfolge des Tigers zu ersehen, die von den anderen Arten auf Grund einer zeitlichen Beschleunigung zwischen p3- und p4-Durchbruch etwas verschieden ist.

Starke Unterschiede zeigen sich dagegen im Erscheinen des vorderen Gebißteiles. Im Kurvenverlauf für den Oberkiefer entsprechen sich im Prinzip auf der einen Seite Löwe, Leopard und Jaguar, auf der anderen Tiger, Puma und Hauskatze; für den Unterkiefer einerseits Löwe und Leopard, andererseits Jaguar, Tiger, Puma und Hauskatze. Dabei zeigt der Jaguar den anderen drei Arten gegenüber durch veränderte Kurvensteilheit zwischen c und i3 eine gewisse Abweichung.

In der Beziehung Unterkiefer zu Oberkiefer lassen sich ebenfalls zwei Gruppen unterscheiden, wobei in der ersten aber nur eine Art, nämlich der Löwe steht, bei dem der Unterkiefer dem Oberkiefer beim Erscheinen der ersten Schneidezähne vorangeht. Bei der zweiten Gruppe geht der Oberkiefer dem Unterkiefer zeitlich voran. Dazu gehören Tiger, Jaguar, Puma und Hauskatze. Vermittelnd zwischen beiden Gruppen steht hier der Leopard, bei dem Unterkiefer- und Oberkieferzähne gleichzeitig den Durch-

bruch beginnen. Innerhalb der Gattung *Panthera* kann so auch eine graduelle Folge festgestellt werden, wobei beim Löwen der Unterkiefer in geringem Maße in der Entwicklung vorangeht, beim Leoparden Gleichzeitigkeit herrscht, beim Jaguar der Oberkiefer um ein geringes vorangeht und beim Tiger schließlich der Oberkiefer sehr stark bevorzugt wird.

Im gesamten erscheint innerhalb der Gattung *Panthera* demnach der Tiger als dem Löwen am entferntesten verwandt, da er in allen Punkten die stärkste Abweichung von jenem aufweist. Dem Löwen nahe steht der Leopard. Zwischen letzterem und dem Tiger vermittelt der Jaguar, der zu beiden Ähnlichkeiten erkennen läßt. Die Durchbruchfolge des Tigers erscheint dabei als die ursprünglichere, da sie in gleicher Weise bei Puma und Hauskatze aus der Unterfamilie der *Felinae* auftritt. Die Zahnfolge beim Löwen wäre also als abgeleitet anzusehen, über Zwischenformen, wie sie bei Jaguar und Leopard auftreten.

Zum Zahnwechsel liegen nur wenige Beobachtungen vor, die erkennen lassen, daß er beim Löwen mit etwa 9 Monaten einsetzt, beim Leoparden mit etwa 7, bei Jaguar und Tiger anscheinend ebenfalls mit etwa 7 Monaten. Die Erscheinungsfolge der bleibenden Zähne konnte Schneider nur beim Löwen näher untersuchen, und es ergab sich dabei folgende Reihenfolge: I1, I2, M₁ (?), P² (?), I3, C, P⁴, P³, P₄, P₃, M¹. Als erster endgültiger Teil des Backenzahngebisses wird demnach die Brechschere aus P⁴ und M₁ angelegt. Der M¹, der funktionell ebenfalls zu ihr gehört, wenn auch mit sehr untergeordneter Rolle, scheint demnach etwas deplaziert durchzubrechen, kommt er doch auch bei der Hauskatze (Hemmer, 1966) an der eigentlich zu erwartenden Stelle in der Reihenfolge, etwas vor oder etwa gleichzeitig mit P⁴. Die Unstimmigkeit beim Löwen mag vielleicht z. T. auf Beobachtungsschwierigkeiten beim lebenden Tier zurückzuführen sein.

Eine Untersuchung Pockocks (1916b) über den Zahnwechsel des Irbis zeigt die gleiche Folge wie bei der Hauskatze. Diese Zahnfolge: I1, I2, M₁, P², M¹, I3, C, P⁴, P³, P₃, P₄ erscheint als die für die Feliden ursprünglich typische, von der die Wechselfolge des Löwen mit späterem Erscheinen der M¹ und der Folge P₄, P₃ anstatt P₃, P₄ sekundär abgeleitet ist. Durch eine Untersuchung von Schädeln im Stadium des Zahnwechsels von Leopard, Jaguar und Tiger konnte ebenfalls ein frühes Erscheinen der M¹ gesichert werden, während für diese Arten für die Reihenfolge von P₃ und P₄ noch keine sichere Aussage gemacht werden kann.

Ergebnis:

Die Befunde Schneiders (1959) über die Zahndurchbruchfolge und den Zahnwechsel der Großkatzen wurden in Kurvenform aufgetragen und in vergleichender Hinsicht ausgewertet. Es zeigt sich, daß der Tiger innerhalb der Gattung *Panthera* dem Löwen am entferntesten steht und die Verbindung dieser beiden Extreme durch den Leoparden, der noch eng an den Löwen anzuschließen ist, sowie durch den Jaguar hergestellt wird. Die

Durchbruchsfolge des Tigers erscheint dabei als die ursprüngliche. Im Zahnwechsel zeigt der Irbis die als felidentypisch erscheinende Folge, gleichermaßen wenigstens zum Teil Tiger, Jaguar, Leopard, während die Wechselfolge des Löwen ihnen gegenüber sekundär etwas verändert erscheint.

b) Der Harnstoffwechsel

Untersuchungen über die Zusammensetzung des Großkatzenharns und ihre Veränderung in verschiedenen physiologischen Phasen der Tiere wurden von Stohl (1957) vorgenommen. Er stellt dabei fest, daß die prozentuale Verteilung des mit dem Harn ausgeschiedenen Gesamt-Stickstoffs (in Form von Harnstoff, Ammoniak, Kreatin, Kreatinin) bei gutem Gesundheitszustand der Tiere etwa bei allen Arten gleich ist und den bei den übrigen Säugetieren festgestellten Werten entspricht.

„In Perioden dagegen, in denen die allgemeine Kondition der Tiere keineswegs als gut zu bezeichnen war, und das Geschlechtsleben der Tiere Störungen aufwies, traten in der prozentualen Verteilung des ausgeschiedenen Gesamt-N Veränderungen auf.“

Es stellte sich heraus, daß diese Verschiebungen in der Gesamt-N-Verteilung (Ammoniak + Harnstoff/Kreatinin + Kreatin) sich bei Löwe, Tiger, Leopard und Puma ziemlich entsprachen, am besten sogar bei den letzten beiden Arten. Völlig abweichend war dagegen die Reaktionsnorm des Jaguars.

Stohl bringt diese Befunde mit der Verwandtschaft der Arten in Zusammenhang, wobei der Jaguar eine sehr abseitige Stellung einnähme. Wir müssen uns dabei aber bewußt sein, daß diese Unterschiede auf physiologischen Reaktionen bei mehr oder weniger pathologischen Zuständen der Tiere beruhen, also in dieser Hinsicht mit Vorsicht für vergleichende Schlüsse zu verwerten sind. Dennoch ist die Parallelität der Reaktionen besonders von Leopard und Puma, für die Stohl ein Diagramm zeichnet, auffällig, und der Jaguar unterscheidet sich außerordentlich stark davon.

Wenn sich die beobachteten Unterschiede bei der Untersuchung weiterer Individuen als durchgehend erweisen, käme hierin dem Jaguar eine Sonderstellung gegenüber den anderen Arten der *Pantherinae* und auch dem Puma als Feline zu, die als nach Abspalten des Jaguars vom gemeinsamen Stamm erfolgte physiologische Sonderentwicklung angesehen werden müßte.

Ergebnis:

Nach Stohls (1957) Untersuchungen des Großkatzenharns nimmt der Jaguar im Harnstoffwechsel gegenüber den anderen Arten eine abseitige Stellung ein, die aber nichts über Verwandtschaftsverhältnisse aussagen kann, da sie einzig dasteht und somit als Sonderentwicklung des Jaguars anzusehen wäre.

c) Fettverteilung in den Nephronen

Ansehnliche Fettmengen in Tröpfchenform in den Nierenkanälchen scheint ein Charakteristikum der Feliden zu sein. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein Exkretionsphänomen, das dieser Gruppe zu eigen ist. Hewer et al. (zit. nach Stranack, 1962) fanden, daß bis zu 20 g Fett pro Tag sowohl von männlichen als auch von weiblichen Tigern ausgeschieden werden. Die Verteilung der Fettröpfchen in den Nephronen sowie ihre Größe variiert zwischen den Arten z. T. ziemlich stark, aber auch innerhalb einer Art bei verschiedenen Individuen, jedoch nicht bei einem Individuum zwischen den Nephronen der gleichen Niere.

Die Unterschiede, die zwischen den Arten festgestellt sind, stellt Stranack (1962) in einer Tabelle zusammen, die hier in leichter Veränderung wiedergegeben sei, da sie für unsere Fragestellung von Interesse ist (Tabelle 2).

Abkürzungserklärung:

- A = Proximaler gewundener Tubulus (= Tubulus contortus I)
 B = Terminalsegment des proximalen Tubulus
 C = Dünner Schenkel der Henleschen Schleife
 D = Weiter Schenkel der Henleschen Schleife
 E = Distaler Tubulus (= Tubulus contortus II)
 F = Sammelkanal
 + = Sehr kleine Tröpfchen
 +++ = Große Tröpfchen
 L = Tröpfchen im Lumen
 C = Fettpfropfen im Lumen

Tabelle 2:

	A	B	C	D	E	F
<i>Panthera pardus</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Panthera onca</i>	+	+C	—	—	L	—
<i>Panthera leo</i>	+	+C	—	—	L	—
	+	+++				
<i>Panthera tigris</i>	bis +++	+ —	—	—	L	—
	+					
<i>Prionailurus viverrinus</i>	bis +++	?	—	—	—	—
<i>Felis catus</i>	+++	+++	—	—	L	—
<i>Leptailurus serval</i>	+++	L	—	L	L	—
<i>Acinonyx jubatus</i>	+	+	—	—	—	—

Nach dieser Tabelle zeigen die *Panthera*-Arten untereinander ziemlich ähnliche Erscheinungsform, die aber auf Grund der großen Variationsbreite des Tigers, der allein daraufhin in mehreren Exemplaren untersucht ist, nicht gegen die *Felinae* abgegrenzt werden kann. Nach dem vorliegenden Bild, das sich eben wegen dieser Variationsbreite bei weiteren Untersu-

chungen noch ändern kann, zeigen Löwe und Jaguar Übereinstimmung, gleicherweise aber auch Leopard und Gepard, so daß eine systematische Bewertung nach diesem Merkmal nicht möglich erscheint.

Ergebnis:

Die Befunde Stranacks über die Fettverteilung in den Nephronen wurden vergleichend betrachtet; es lassen sich nach diesem Merkmal keine sicheren Beziehungssetzungen herstellen.

d) Serumeiweißbild

Serumuntersuchungen an verschiedenen Feliden (Löwe, Leopard, Tiger, Serval und Hauskatze) zeigen nach Schmitt & Klöppel (1962) keine besonderen Unterschiede zwischen den Arten: „Eine Gegenüberstellung der Ergebnisse läßt erkennen, daß die Blut(serum)eisweißwerte sämtlicher untersuchten Feliden grundsätzlich übereinstimmen, und daß sogar quantitativ, soweit es sich um gesunde Tiere handelt, kaum Unterschiede bestehen“. Zum gleichen Ergebnis kommt Pauly (1962; zit. nach Leyhausen, 1963), der zwischen Löwe, Hauskatze, Karakal und Gepard keine verwertbaren Unterschiede findet.

Ergebnis:

Serologische Unterschiede lassen keine Schlüsse zur systematischen Stellung der Arten zu, da das Serumeiweißbild bei allen Feliden sehr ähnlich ist.

e) Sinnesleistungen

Exakte experimentelle vergleichende Untersuchungen über die Sinnesleistungen der großen Katzen fehlen fast noch durchweg und sind in zoologischen Gärten auch kaum durchführbar. Wir sind daher vorerst darauf angewiesen, die verschiedenen vorliegenden Freilandbeobachtungen auszuwerten.

Der Gesichtssinn scheint eine der wichtigsten Rollen bei der Jagd zu spielen. Er ist dementsprechend gut ausgebildet, scheint in der Sehschärfe jedoch nur wenig besser als der des Menschen zu sein. Für den Luchs als Vertreter der *Felinae*, der ja sprichwörtlich gute Augen besitzen soll, wurde dies von Lindemann (1950) experimentell bestätigt. Nach Feststellungen Carrs (1962) übertrifft der Gesichtssinn des Löwen den des Menschen allerdings doch merklich. Für andere Pantherkatzen liegen noch keine Befunde vor.

Eindeutig besser als das des Menschen ist das Gehör der betreffenden Arten entwickelt. Für den Luchs als außenstehende Art wurde das wiederum

von Lindemann exakt nachgeprüft, der eine annähernd doppelte Hörweite dem Menschen gegenüber feststellen konnte. Für den Löwen macht Guggisberg (1960) die entsprechende Angabe (Aussagen über die Stellung des Beobachters zu Löwe und Geräuschquelle fehlen leider):

„Das Gehör ist bestimmt sehr scharf, denn die runden Ohren sind ständig in Bewegung, und das ferne, für uns Menschen kaum vernehmbare Grunzen eines Artgenossen oder der gedämpfte Ruf eines Schakals von den Hügeln jenseits des Tales erzeugt eine augenblickliche Reaktion. Wie oft habe ich es erlebt, daß Löwen plötzlich angestrengt in die Steppe hinaus lauschten, während meine eigenen Ohren nicht das leiseste Geräusch aufzufangen vermochten!“

Gleiches dürfte für Tiger und Leopard gelten, für die von indischen Sportjägern immer wieder mitgeteilt wird, daß das leiseste fremde Geräusch beim Ansitz die Tiere zur äußersten Vorsicht bringe oder sie zum Rückzug bewege.

Über den Wert des Geruchssinns liegen recht widersprechende Meinungen vor, jedoch ist er nach den mitgeteilten Beobachtungen jedenfalls besser als beim Menschen entwickelt. Für den Löwen haben wir verschiedene sichere Beobachtungen zur Verfügung (Adams, 1960 und 1961; Carr, 1962; Guggisberg, 1960), nach denen er sogar Geruchsspuren recht gut zu folgen vermag, was bei seiner Jagd in manchen Fällen eine große Rolle spielen dürfte. Gleichfalls sind Löwen fähig, mit dem Wind herangeführte Geruchsspuren aufzunehmen, indem sie mit vorgestrecktem Kopf in der Luft schnüffeln (Adams, 1960).

Für den Tiger wurde meist das Gegenteil behauptet (Zusammenfassung darüber bei Burton, R. G., 1933); dennoch ist auch ihm die Fähigkeit zur geruchlichen Orientierung, wohl größer als die des Menschen, nicht abzuspüren. Macdonald (1930) teilt eine Beobachtung einer sich eindeutig an einer Geruchspur orientierenden Tigerin mit. Ähnliche Beobachtungen von Tigern, die Geruchsspuren folgten, berichtet auch Burton (1933). Während meiner Zoobeobachtungen konnte ich oft sehen, wie Tiger wie Hunde am Boden schnupperten, ohne Zweifel, um sich über einen anhaftenden Geruch zu unterrichten, desgleichen auch Leoparden, Jaguare und Irbisse.

Dagegen scheint es dem Tiger weniger möglich zu sein, sich über einen Geruch zu orientieren bzw. diesen überhaupt zu erkennen, der in der Luft liegt und nicht am Boden verhaftet ist. In diesem Zusammenhang mag eine Beobachtung Corbetts (1955) angeführt werden, nach der 2 Tigerjunge auf der Suche nach einem verdeckt liegenden, aber bereits stärker riechenden Kadaver in kürzester Entfernung mehrmals an ihm vorbeiliefen, ohne geruchlich auf ihn aufmerksam zu werden.⁶⁾

⁶⁾ Nach Drucklegung des Manuskriptes erschien das Buch von R. Perry: *The world of the tiger* (Atheneum, New York 1965), in dem ein ganzes Kapitel der geruchlichen Fähigkeit des Tigers gewidmet ist. Perry zitiert hier Beobachtungen, nach denen sich Tiger auch über in der Luft liegende Gerüche orientieren.

Der Geschmackssinn wurde von Lindemann im Vergleich zum Luchs untersucht, und zwar mittels bitter und sauer vergällter Fleischstückchen für die Arten Löwe, Tiger und Leopard. Er fand dabei, daß von diesen drei Arten der Leopard geschmacklich am stärksten differenziert, der Tiger weniger, und der Löwe geschmacklich am indifferentesten reagiert.

Über den Tastsinn im Vergleich der Arten untereinander oder zu anderen Feliden liegen keine Beobachtungen vor. Für den Tiger vermutet Ismail (1960), daß die langen Schnurrhaare möglicherweise als Indikatoren für die Windrichtung dienen könnten, die im dichten Dschungel für den Menschen nicht spürbar ist, die der Tiger aber doch irgendwie erfassen muß, da er sich beim Anpirschen an die Beute danach richtet.

Ergebnis:

Unterschiede in den Sinnesleistungen der einzelnen Arten sind nach den bisherigen Feststellungen kaum vorhanden oder lassen keine Schlüsse auf Verwandtschaftsverhältnisse zu.

3. Vergleich von Verhaltensmerkmalen

a) Stimme

Vergleichende Untersuchungen zur Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen an Hand der Stimmäußerungen bei den Pantherkatzen wurden bislang nur von Leyhausen (1950) durchgeführt.⁷⁾ Er beschäftigt sich dabei nur mit dem Brüllen und dem Begrüßungsprusten und läßt die anderen Stimmäußerungen außer acht. Bei der Besprechung des Gebrülls unterscheidet er dreierlei: a) die Lautgebung, der Klang, b) die Mechanik, die Koordination der dabei tätigen Muskeln, c) die soziale Funktion.

Zu a): Leyhausen stellt fest, daß der Tigerruf heller ist als der des Löwen. Letzterer endet mit einem „chch“ (wie in „ach“), das in der Regel mehrmals nachgestoßen wird. Dieses Ende, ohne jedoch direkt nachzustoßen, kann auch bei alten Tigern ähnlich klingen. Der Löwe bringt bei stärkerer Intensität des Gebrülls Rufserien, mit ziemlich gleichmäßigen Abständen der Einzelrufe, an die lange Nachstoßserien anschließen; diese unterbleiben nur bei geringer Intensität. Leopard und Jaguar brüllen ähnlich; bei diesen ist jedoch das Nachstoßen des Löwen der Hauptteil, die Einzelrufe werden in gleichbleibender Lautstärke und während des Ein-

⁷⁾ Leider erst nach Abschluß des Manuskriptes erhielt der Verfasser von der Arbeit Tembrocks (Methoden der vergleichenden Lautforschung, Symposium Theriologicum in Brno 1960: 329—338, Praha 1962) Kenntnis, worin nach Untersuchungen von Reschke Beziehungen der Lautformen der Feliden zueinander erörtert werden. Für die Pantherkatzen bespricht Tembrock dabei kurz Mauzen, Brüllen und Nachstoßen.

ziehens und Ausstoßens der Luft hervorgebracht, so daß Ton und Rhythmus einer Säge entsteht. Davor wird nur ein kurzer, ziemlich heller Anfangsschrei gebracht, der auch unterbleiben kann. Vom Tiger werden dagegen wie vom Löwen oft Rufserien ausgestoßen, jedoch mit sehr unregelmäßigen Abständen zwischen den Einzelrufen, ohne Nachstoßen.

Zu b): *Leyhausen* zeigt, daß in der Mitarbeit der Körpermuskulatur beim Gebrüll Übereinstimmung bei Löwe, Leopard und Jaguar, deutlicher Unterschied aber zum Tiger besteht. Bei größerer Intensitätsstufe des Gebrülls stehen die ersten Arten mit Parallelstellung von Vorder- und Hinterbeinen und mit in eine Linie gestrecktem Kopf und Hals; bei den einzelnen Rufen arbeitet die Thorax- und Abdominalmuskulatur stark mit und zieht den Körper in krampfhaften Stößen zusammen. Der Tiger ruft dagegen stets im Gehen, eine Mitarbeit der Muskulatur ist dabei kaum oder nicht sichtbar.

Zu c): Nur bei Löwen gibt es ein Chorgebrüll mehrerer Tiere. Wenn einer beginnt, fallen einige oder alle anderen Löwen einer Gruppe fast immer mit ein. Das Gebrüll des Tigers bleibt von Artgenossen unbeantwortet. Die soziale Wichtigkeit des Gebrülls beim Löwen scheint deutlich (Häufigkeit des Brüllens, Beantworten durch andere Individuen, Chorgebrüll); in manchen Fällen sind auch direkte Beziehungen zwischen zwei Individuen festzustellen, die sich gegenseitig antworten.

Der eigentümlich prustende Laut, den Tiger bei Annäherung von Artgenossen als Zeichen freundlicher Gesinnung von sich geben, wird von *Leyhausen* als „Begrüßungsprusten“ bezeichnet. Nach seinen Angaben besitzt keine andere Großkatze einen entsprechenden Laut.

Soweit die Ergebnisse *Leyhausens*. Es ist nun unsere Aufgabe, diese Angaben für das Gebrüll stark zu ergänzen und z. T. richtigzustellen und auch die anderen Stimmäußerungen näher zu untersuchen. Wir müssen uns dabei jedoch immer bewußt bleiben, daß eine wirklich umfassende Kenntnis von der Lautgebung und ihrer Funktion erst nach eingehendem Freilandstudium der betreffenden Arten möglich sein wird.

Das Brüllen: Zur klareren Definition wollen wir hier als „Brüllen“ nur die Lautfolge bezeichnen, die aus einer Serie, beim Tiger auch oft nur ein oder zwei, lauter, röhrender Rufe ähnlichen Klanges besteht.⁹⁾ Die Nachstoßserien des Löwen seien primär nicht hierher gezählt, denn diese können auch, im Gegensatz zu der Auffassung *Leyhausens*, durchaus bei stärkerer, wenn auch nicht bei stärkster Brüllintensität fehlen, dagegen andererseits auch beim Gebrüll schwächerer Intensität gebracht werden. Das von *Leyhausen* ebenfalls beschriebene, diesen Nachstoßserien entsprechende Leoparden- und Jaguarbrüll sei hier vom „Brüllen“ abgetrennt, und, seinem Klang nach, als „Sägen“ bezeichnet und gesondert behandelt.

Nach dieser Definition besitzen alle vier *Panthera*-Arten ein Brüllen in ähnlicher Ausführung. Am vollkommensten ist es beim Löwen ausgeprägt, wo die Einzelrufe auch am lautesten werden, in der Klangfarbe, Zeitdauer

⁹⁾ Homotype Lautfolge nach *Tembrock* (1962).

im oben definierten Sinn. Daß der Leopard in solchem gereizten Zustand außerordentlich laut werden kann, beschreibt auch Corbett (1955) mit der Feststellung, daß „das wütende Gebrüll eines angreifenden Leoparden sehr erschreckend“ ist. Diese Laute gehören aber zu den später zu beschreibenden Kampfbläuten.

Das Tigergebrüll ist, obwohl ebenfalls sehr laut, doch klanglich meist heller als das des Löwen und in der Tonfolge von diesem deutlich verschieden. Die Einzelrufe können in stark wechselnder Zahl und mit ungleich langen Zwischenpausen aufeinander folgen. Sie erinnern in der Klangfarbe etwas an das Brüllen des Jaguars, das jedoch noch heller ist, und variieren ebenfalls geschlechts- und altersmäßig stark, wiederzugeben im Durchschnitt etwa als: „ääöung“ oder „öööung“ bis zu „ääöuch“ (weder reines „a“ noch reines „o“, sondern in verschiedenen Abstufungen zwischen a und o liegend). Das Ende des Einzelrufes kann bei alten ♂♂, wie in der letzten Umschreibung angedeutet, einen kurzen Nachstoß erhalten, der jedoch nie so lange und deutlich wird wie beim Löwen.

Als auffälligen Unterschied zu den anderen drei Arten zeigt der Tiger während dieses Brüllens keine Muskelmitarbeit in dem Maße wie Löwe, Leopard und Jaguar, sondern ruft, wie Leyhausen bereits beobachtete, im Gehen. Die anderen Arten sind dagegen derartig von dieser Lauterzeugung in Anspruch genommen (Leyhausen, 1950), daß sie bei Beginn des Brüllens die Bewegung unterbrechen, bzw. höchstens in den kurzen Zwischenpausen bei schwächerer Intensität, wie sie bei Leopard und Jaguar meist vorliegt, aus dem Liegen oder Sitzen sich erheben (Taf. XV, Fig. 47). Nach Cooper (1942) kommt es allerdings in ganz seltenen Fällen auch vor, daß Löwen während des Brüllens gehen. Nach meinen eigenen Beobachtungen kann ein Löwe bei den ersten Einzelrufen noch gehen, bleibt dann bei voller Intensität stehen, und nimmt erst während der letzten Rufe der Nachstoßserie die Bewegung wieder auf. Auch in der Bewegungsphase bleibt die Mitarbeit der Rumpfmuskulatur deutlich, während sie beim Tiger nur in den seltensten Fällen ganz schwach in Erscheinung tritt (vgl. dazu auch Leyhausen, l. c.).

Für die Verwandtschaftsverhältnisse zeigt sich demnach, daß wohl alle Arten ein Brüllen in ähnlicher Weise besitzen, daß aber die ersten drei deutlich zusammengehörig sind durch die Mechanik der Ausführung. Das Brüllen des Tigers erscheint als das ursprünglichere, da es nicht an feste Regeln in Bezug auf Zwischenpausen zwischen den Einzelrufen und Rufreihenlängen gebunden ist und ihm die stark spezialisierte Ausführungsmechanik fehlt.¹⁰⁾

Eine abgewandelte Form dieses einfachen Brüllens ist in dem Gebrüll mit Nachstoßserien zu sehen, welche letztere beim Löwen bei größerer Brüllintensität meist folgen und als dann untrennbar zugehöriger Teil des

¹⁰⁾ Diese Auffassung vertritt auch Tembrock (1962): „Im allgemeinen beginnt die Differenzierung mit der Herausbildung einer noch unregelmäßigen und nicht strophig begrenzten Folge gleichartiger (homotyper) Laute. Solche Folgen finden wir bereits beim Serval. Unter der Pantherinen-Gruppe deutet sie sich auch beim Tiger an.“

Brüllens angesehen werden müssen. Bei Leopard und Jaguar führen diese Nachstoßserien des Löwen sozusagen ein Eigenleben, indem sie eine festumrissene Lautfolge darstellen, die vom Brüllen unabhängig ist und im folgenden als „Sägen“ zu behandeln sein wird. Ob sie auch als Nachstoßserien wie beim Löwen an das Brüllen angehängt werden können, kann nach den wenigen Beobachtungen, die mir über das Brüllen dieser Arten vorliegen, nicht entschieden werden, da sie ja, wie oben gesagt, auch beim Löwen nach dem Brüllen fehlen können.

Nach der Beschreibung der Tigerstimme in *Brehms Tierleben* (1915) kann anscheinend auch der Tiger eine solche kurze Nachstoßserie folgen lassen: „Die Stimme des Tigers ist gewöhnlich ein gedehnter klagender Laut, der mehrmals kürzer und schneller wiederholt und durch ein dreibis viermaliges Hervorstößen des letzten Teiles beendet wird.“ Die Einzelrufe werden dabei jedoch von dem normalen, dort mit „a-o-ung“ umschriebenen Brülllaut unterschieden und entsprechen nach ihrer Beschreibung zweifelsohne dem unten noch zu behandelnden „Partnerruf“. Gleiches berichtet *Baikoff* (1925); der Wortlaut im Russischen ist dabei dem von *Brehm* so ähnlich, daß Übernahme von *Brehm* vermutet werden muß („Gewöhnlich gibt der Tiger einen gedehnten, klagenden Laut von sich, der ziemlich rasch wiederholt wird, und mit 3 oder 4 kurzen Lauten endet“). Als Quelle mit wiederum fast gleichlautendem Text käme eventuell auch *Blanford* (1888—91) in Frage: „Their usual call is very similar to that of the lion, a prolonged moaning, thrilling sound, repeated twice or thrice, becoming louder and quicker, and ending with three or four repetitions of the last portion of it“.¹¹⁾

Die soziale Funktion des Löwengebrülls liegt auf der Hand, ist in ihren Einzelmöglichkeiten jedoch noch unklar. Einerseits dient das Gebrüll, wie *Guggisberg* (1960) beobachten konnte, zur Territoriumsmarkierung bei den ♂♂, vielleicht auch als Schreckmittel für die Beutetiere bei gemeinsamer Jagd, andererseits in Beantwortung durch Artgenossen anscheinend als Verständigungsmittel, wird daraus aber auch zum Chorgebrüll der ganzen Gruppe und erscheint nicht zuletzt einfach auch als ein Ventil zur Abreaktion überschüssiger Erregung oder Energie (vgl. dazu auch *Leyhausen*, 1950). In einer Löwengruppe beginnt oft nur ein ganz bestimmtes Individuum mit dem Brüllen, das dann die Gruppe sozusagen nachzieht. *Cooper* (1942) stellt jedoch fest, daß dieser Anführer oft nur zeitweilig diese Funktion besitzt, während sie dann auch von anderen Individuen übernommen werden kann. Dabei haben ♂♂ häufiger diese Anführerrollen als ♀♀.

Das Chorgebrüll kann im übrigen nicht nur durch Löwengebrüll selbst ausgelöst werden. Schon *Leyhausen* bemerkt, daß es im Anschluß an Rufe von Löwen-Tiger-Bastarden erfolgen kann, zieht daraus dann aller-

¹¹⁾ Auch *Mazák* (1965, *Der Tiger*, A. Ziemsen-Verlag Wittenberg) bezieht sich offensichtlich auf eine dieser Quellen, wenn er schreibt: „Ein andermal kann man einen langgedehnten, wehklagenden, mehrmals wiederholten und mit drei oder vier scharfen Lauten endenden Ton wahrnehmen.“

dings den Schluß, daß diese Rufe also dem Löwen durch ihre löwenähnliche Klangfarbe noch verständlich sind. Daß dies durchaus nicht der Fall zu sein braucht, ist aus verschiedenen eigenen Beobachtungen zu erschließen, nach denen einerseits die Löwen eines Zirkusunternehmens ziemlich regelmäßig auf das Gebrüll eines bestimmten Tigers hin einfielen, anscheinend immer mit dem gleichen Löwen als Initiator, so daß eventuell hier eine persönliche Bindung des Löwen mit dem Tiger bestehen könnte; andererseits beginnt Löwenchorgebrüll im Frankfurter Zoo ziemlich häufig auf laute Stimmäußerungen der Jaguare hin, sei es Grollen oder Sägen, wenn die Tiere im Winter alle in den Innenkäfigen sind. Cooper beschreibt auch, daß bei den von ihm beobachteten Tieren im allgemeinen Chorgebrüll nicht nur vom Brüllen eines Löwen, sondern auch vom gesteigerten Grollen und Röhren, z. B. bei einer Begattung oder bei einem Kampf, ausgelöst wurde.

Der Irbis als letzte Pantherkatze besitzt eine dem Brüllen entsprechende Lautäußerung nicht.

Das Sägen: Diese Stimmäußerung, die fast genau den Ton einer durch Holz gezogenen Säge trifft, ist den Nachstoßserien des Löwen als homolog anzusehen und findet sich bei Leopard und Jaguar. Beim Löwen wird während der im Atemrhythmus folgenden Nachstoßserien nur beim Ausstoßen der Luft ein Einzelruf hervorgebracht. Beim Leoparden entsteht dagegen meist auch beim Einziehen der Luft ein Ton, so daß der Rhythmus doppelt so rasch wird und dadurch dem Ton einer schnell hin- und hergezogenen Handsäge gleicht. Dieser Ton beim Einatmen kann jedoch beim Leoparden genau wie beim Löwen unterbleiben, wenn auch seltener.

Das Sägen kann sofort mit den Nachstoßlauten einsetzen, oder aber durch einen halblauten Ruftönen eingeleitet werden, der sich nicht wiederholt. Am Ende der Serie werden die Einzelrufe etwas leiser und die Pausen dazwischen länger.¹²⁾ Das Sägen des Leoparden wäre so etwa wie folgt zu umschreiben: (Teile in Klammern beim Einziehen der Luft; können fehlen) „aóch — chú - (chó) - chú - (chó) - chú - (chó) - chú - (chó) - chú - (ch) — chu — ch — ch“.

Das Sägen des Jaguars gleicht grundsätzlich dem Leopardensägen, nur folgen bei ihm die Rufe wie beim Löwen in der Nachstoßserie und auch manchmal beim Leopardensägen meist nur beim Ausstoßen der Luft. Beim Einziehen ist manchmal auch nur ein schwacher Atemlaut zu hören, als Zwischenform zwischen dem ruhigen und dem „sägenden“ Einatmen. Der Beginn ist der gleiche wie beim Leoparden, entweder mit einem einzigen Vorruf oder sofort mit den Sägerufen. Individuell bestehen dabei äußerst große Unterschiede; so kenne ich aus dem Tierpark Arnhem eine Jaguarin, deren Sägereihe aus bis zu 36 Einzelrufen besteht, während die Rufzahl normalerweise weit geringer ist.¹³⁾

¹²⁾ Tembrock (1962) fand mittlere Pausen zwischen den Rufen von 0,07 bis 0,22 Sek.

¹³⁾ Zur Rufreihe des Jaguars sagt Tembrock (1962): „Seine Hauptrufe haben Pausen zwischen 0,07 und 0,14 Sek., gegen Ende vergrößern sie sich auf 0,16 bis 0,64 Sek.“

Zur Funktion des Sägens: Für den Leopard sagt schon M o s s e (1930/31), daß das Sägen normalerweise, wenn auch nicht immer, nach seinen umfangreichen Freilandbeobachtungen zu urteilen, einen Ruf nach einem Partner darstellt. Y a t e s (1935) bezeichnet es allerdings, ohne näheren Angaben, als Jagdschrei. S h o r t r i d g e (1935) stellt fest, daß das Sägen häufiger in der Paarungszeit zu hören ist als sonst.

Das gleiche gilt für den Jaguar, wo das Sägen ebenfalls wenigstens zum Teil als Partnerruf aufzufassen ist. Ich konnte das in großer Deutlichkeit an einem Jaguarpaar feststellen, das ich monatelang in regelmäßigen Abständen immer wieder beobachten konnte. Als das ♀ kurz vor der Geburt von Jungen vom ♂ abgetrennt worden war und dann während der Jungenaufzucht von ihm getrennt blieb, nahm die Häufigkeit des Sägens beim ♂ in auffälliger Weise zu und konnte am frühen Morgen, am frühen Nachmittag und dann wieder gegen Abend in den ersten Wochen nach Abtrennung mit Sicherheit öfters gehört werden, während es sonst, wenn das Paar zusammen ist, oft tagelang nicht vernommen wird. In äußerst seltenen Fällen beginnt das ♀ mit Sägen und das ♂ antwortet darauf sägend. Bei einer Beobachtungsgelegenheit sägte das ♂, das zu dieser Zeit in einem vom ♀ (das gerade ein 6 Monate altes Junges hatte) entfernten Käfig untergebracht war, häufig im Laufe des späten Vormittags. Das ♀ blickte und hörte aufmerksam und gespannt in Richtung des ♂-Käfigs, den es allerdings nicht einsehen konnte. Auf ein erneutes Sägen des ♂ hin lief das ♀ unruhig an der dem ♂ zugekehrten Käfigwand hin und her, setzte sich dann und blickte aufmerksam in die Richtung, stand bei erneutem Sägen sofort wieder auf und lief erneut einige Male hin und her; oder blieb gespannt stehen (Taf. XV, Fig. 54) und lief sofort beim ersten Sägeton wieder.

Das Sägen von Leopard und Jaguar ist demnach in der Hauptbedeutung als ein, mehr noch vom ♂ als vom ♀ angewandter, Ruf nach einem Geschlechtspartner anzusehen, dem eine Funktion bei der Auffindung der Geschlechter zukommt. Daneben dürfte es allerdings auch, wie in ähnlicher Weise das Löwengebrüll, einfach als Ventil für überschüssige Energie gebraucht werden. Wie weit ihm dazu noch eine Bedeutung zur Territoriumsmarkierung zukommt, oder ob diese vielleicht vom Brüllen übernommen wird, kann nur mittels Freilandbeobachtungen geklärt werden.

Daß das Sägen in dieser Form und Intensität beim Löwen als unabhängige Lautfolge nicht vorkommt, sondern als Bestandteil zum Brüllen gehört, mag mit dessen Lebensweise zusammenhängen. Der Tiger ist im Hinblick auf eine dem Sägen entsprechende Lautkombination fraglich und scheint sich darin von Löwe, Leopard und Jaguar zu unterscheiden. Was wir in der bei B a i k o f f, B l a n f o r d und B r e h m erwähnten Lautfolge zu sehen haben, bleibt in Hinsicht auf das danach mögliche Nachstoßen vorerst unklar, wird aber vielleicht unten bei dem Versuch der Deutung der Evolution dieser Lautäußerungen verständlicher werden.

Die Mitarbeit der Körpermuskulatur ist beim Sägen von Leopard und Jaguar die gleiche wie beim Brüllen dieser Arten und des Löwen. Bei Be-

ginn des Sägens bleiben die Leoparden normalerweise stehen und strecken Kopf und Hals wie beim Löwen in eine Linie, etwas schräg nach unten (Taf. XV, Fig. 49). Das Ausstoßen der Luft erfolgt unter krampfhaftem Muskeldruck. Beim Ausklingen der Rufreihe bzw. bei den letzten leisen Rufen kann dann langsam der Gang wieder aufgenommen werden.

Jaguare bleiben meist ebenfalls stehen, können aber, trotz noch ersichtlicher Muskelmitarbeit, auch im Gehen sägen (Taf. XV, Fig. 51); desgleichen im Liegen (Fig. 52), sogar in Seitenlage, ohne den Kopf sonderlich zu erheben, und im Sitzen (Fig. 53). Die Muskelmitarbeit ist am geringsten im Gehen und kommt dann den Verhältnissen beim Brüllen des Tigers nahe.

Der Irbis besitzt einen dem Sägen vergleichbaren Laut nicht.

Der Partnerruf: Als „Partnerruf“ bezeichne ich einen Laut, der besonders beim Tiger oft zu hören ist. Leyhausen (1950) erwähnt diesen Ruf nur kurz, indem er schreibt: „Paare reagieren untereinander auf den ‚Werberuf‘, der heller und leiser ist als das Brüllen und nach arrh oder maarrh klingt“. Nähere Angaben darüber macht Leyhausen jedoch nicht.

Von einem Tigerpaar des Frankfurter Zoos war das ♂, nachdem es längere Zeit vom ♀ abgetrennt, aber noch in Hörweite war, gestorben. Von dieser Zeit an war von der Tigerin dieser Laut, den ich von ihr vorher, als das Paar noch zusammen war, nie vernommen hatte, außerordentlich oft zu hören. In den ersten Tagen nach dem Tod des Tigers rief sie fast den ganzen Tag durch. Die Erregung, die sich damit ausdrückte, klang im Laufe der Zeit etwas ab, aber in den folgenden Monaten war dieser Partnerruf doch immer wieder zu hören, wenn auch nur in kurzen Perioden des Tages, auffallenderweise immer nur dann (meist am Abend), wenn die Tigerin im Innenkäfig war, von wo aus sie auch Monate zuvor die Rufverbindung mit dem Tiger hatte. In den Brunftphasen der Tigerin kam dann dieser Ruf weiterhin regelmäßig. Genau Entsprechendes bekam ich von einem Tiger des Zoos Amsterdam berichtet.

Steinbacher (1955) sagt vom Tiger, er habe „laute katzenartige Schreie“, und rufe „vor allem zur Paarungszeit, wenn sich Männchen und Weibchen suchen“. Damit kann nur der Partnerruf gemeint sein. Baikoff (1925) beschreibt für die Brunftzeit Laute ähnlich einer miauenden Katze, nur viel lauter, und gegenseitige Rufe zweier oder dreier Tiger.

Es handelt sich bei diesem Partnerruf um einen gedehnten, klagend klingenden Ruf, etwa wie „āāāw“ (wie englisch „aw“, „a“ zwischen a und o). Die Lautstärke dieses Rufes kann sehr stark wechseln. Einmal kann er ziemlich leise und kurz, nur angedeutet, hervorgebracht werden, ein anderesmal röhrend laut sein und durch Variieren des Endes auch in einen Brüllruf übergehen.¹⁴⁾ Er kann auch in manchen Fällen lautlich nicht gleich-

¹⁴⁾ Neuerdings berichtet Schaller nach intensivem Studium des Tigers in freier Wildbahn von diesem Laut („Das Tier“, 6. Jhg., 4: 31—35, 1966): „Sie (die Tiger) vermögen sich über große Entfernungen sehr gut miteinander zu verständigen, und zwar in erster Linie durch ein laut gebrülltes „Au-uuu aa-uuu“ (mit deutlicher Betonung auf dem ersten Vokal), das soviel bedeutet wie „hier bin ich“ und mehrmals wiederholt wird.“

bleibend stark sein, sondern an- und abschwollen, dabei auch verdoppelt sein, indem nach dem Abschwollen nochmals ein rasches Anschwellen auf volle Lautstärke erfolgt, oft im zweiten Teil noch lauter als im ersten. Eigentlich ist dieser Laut als einfaches Katzenmauzen anzusehen bzw. aus diesem entstanden zu denken, das in höchste Lautstärke gesteigert und dabei verändert wurde.¹⁵⁾

Das Vorkommen dieses Rufes neben dem normalen Brüllen und die Möglichkeit des Gebrauchs beider Rufe kurz hintereinander vom gleichen Tier, also das oben beschriebene Übergehen in den Brüllruf durch Veränderung des Endes des Partnerrufes, bestätigt D a l y (1929) nach einer Freilandbeobachtung. Er beobachtete, daß ein Tiger durch Lautnachahmung angelockt werden konnte und darauf antwortete.

Es konnte sich dabei nur um den Partnerruf handeln, da ein Tiger auf das Brüllen eines Artgenossen nicht antwortet und auch dadurch nicht angelockt wird, was aber von einem Partnerruf als selbstverständlich vorauszusetzen ist: „I noticed when the animal was calling that there were two distinct calls. One was the usual ‚Aough‘ with the ‚Ugh‘ very deep and drawn out, and the other sounded exactly like an Indian saying ‚Aw‘ (come).“

Von einer ganz ähnlichen Beobachtung berichtet auch M o r r i s (1931 a). Von einem Tigerpaar mit fast erwachsenen Jungtieren hatte der Autor die Tigerin weggeschossen. Der Tiger streifte danach die ganze Nacht in der Nähe herum, dauernd brüllend: „as he drew near (= an die tote Tigerin) he would halt and vary his call to a short ‚Ar-r, Ar-r‘ (= Partnerruf!) and then the deep ‚Ar-r-o-ung‘ (= Brüllen)“.

Ähnlich wie D a l y konnten auch C o r b e t t (1949) und A n d e r s o n (1955) verschiedene Male Menschenfressertiger, die nach einem Partner oder einer Partnerin riefen, durch Rufnachahmung heranlocken und erlegen.

Eine weitere Zoobeobachtung, die gleichfalls die Funktion dieses Lautes als Partnerruf zeigt, teilt S c h n e i d e r (1932) mit: Zwei Inseltiger „werden bei bereits ausklingender Paarung nach 3-stündiger Trennung in die Freianlage gelassen. Das ♂ harnt, . . . , alsdann springt er hinauf zu seinem Ruheplatz. Das ♀ legt sich zunächst auch, erhebt sich aber in der seiner Hitze entspringenden Unruhe, beriecht den Boden und das bespritzte Gitter, flehmt mehrmals, springt dem ♂ ein Stück entgegen, kehrt zurück, wandert umher, legt sich wieder und beginnt wie klagend zu rufen, — bis das ♂, das nun auf sie aufmerksam geworden ist, wieder zu ihr kommt“.

Einen dem Tigerpartnerruf homologen Laut besitzt der Jaguar, allerdings mir nur vom ♀ bekannt. In voller Lautstärke klingt er dem Partnerruf des Tigers außerordentlich ähnlich, ist in manchen Fällen kaum oder

¹⁵⁾ Gleiches stellte T e m b r o c k (1962) fest: „Alle Übergangsformen vom Mauzen zum Brüllen finden sich bei *Panthera tigris*. Zunächst scheint die Lautform vom Mauzen ausgehend sich zum Brüllen hin entwickelt zu haben, dessen zweite Lauthälfte in der Tonhöhe absinkt. Bei veränderter Artikulation erklingt dann das Brüllen, dessen zweite Hälfte ein tieferes Nachstoßen ist.“

überhaupt nicht von diesem unterscheidbar, meist aber doch dadurch zu trennen, daß er etwas kürzer und am Ende wie abgehackter ist, etwa wie „aao“, oft geringfügig heller als der Tigerruf. Zu beschreiben wäre er als lautes hartes Mauzen; bei leiserer Ausführung entspricht er einem Mauzen dabei noch besser und läßt kaum Zweifel an der Homologie dieses Lautes mit Mauzlauten anderer Feliden, z. B. der Hauskatze.

Andererseits entspricht er in lauter Ausführung noch mehr dem Brülllaut des Jaguars als der Partnerruf des Tigers dessen Brülllaut, obwohl auch, wie gezeigt, diese Laute beim Tiger ineinander übergehen können. Dieser Jaguarruf besitzt ebenfalls die Bedeutung eines Partnerrufes, nach einer Beobachtung einer Junge führenden Jaguarin, die nur durch eine Gittertür vom ♂ getrennt war. Sie drängte sich dabei an diese Gittertür heran, langte mit den Pranken hindurch und versuchte, hindurch zu kommen, während sich auf der anderen Seite das ♂ aufhielt. Dabei ließ sie in leiser Ausführung diesen klagenden Ruf hören.

In anderen Fällen ist die Funktion nicht ganz eindeutig zu ersehen. Die Erschwerung kommt hauptsächlich dadurch, daß ich den Ruf nur von ♀♀ mit Jungen hörte, die von ihren ♂♂ in der Zeit der Jungenaufzucht getrennt waren, so daß wohl die Funktion des Partnerrufes in diesen Fällen stets zutreffen konnte, wie bei der oben angeführten Beobachtung, aber der Ruf auch in den Funktionskreis der Jungenaufzucht gehören kann.

Letzteres scheint ebenfalls zum Teil der Fall zu sein. Eindeutig als Verständigungsmittel zu den Jungen dient ein entsprechender Laut leiserer Ausführung, in einer noch stärker dem Mauzen entsprechenden Form, die direkt als Mauzen bezeichnet werden muß. Ähnlich kommt ein leises Mauzen in diesen Fällen auch bei der Tigerin bei Jungenaufzucht vor.¹⁶⁾ Wir müssen daher unterscheiden zwischen dem Partnerruf als Ruf für den entfernten Artgenossen und dem Mauzen — aus dem auch der Partnerruf als hervorgegangen anzusehen ist —, als Verständigungsmittel zum nahebei befindlichen Artgenossen, und zwar zu den Jungen oder auch dem Geschlechtspartner. Partnerruf und Mauzen können jedoch durch Verstärkung der Lautstärke kontinuierlich aufeinander folgen bzw. auseinander hervorgehen.

Der Partnerruf kann demnach als nur stärker spezialisierte und durch gesteigerte Lautstärke zum Überwinden größerer Entfernungen angepaßte Form des mehr indifferenten Mauzens angesehen werden, das in sich wiederum abgewandelt werden kann, je nach seinem Gebrauch im Bereich der Jungenaufzucht oder des Sexualverkehrs. Andererseits scheint vom Partnerruf her der Schlüssel zum Verständnis der Evolution des Brüllens zu suchen sein.

Wir haben erfahren, daß beim Tiger Partnerruf und Brülllaute abwechseln, z. T. auch ineinander übergehen können und daß beim Jaguar die beiden Laute sich in lauter Ausführung des Partnerrufes klanglich ziem-

¹⁶⁾ Perry (1965) spricht von „a series of guttural mewling calls“, mit der die Tigerin ihre Jungen heranruft.

lich stark entsprechen. Unterschiede bestehen beim Jaguar hauptsächlich auch darin, daß beim Brüllen kurze, zusammengehörige Rufserien ausgestoßen werden, und in der deutlichen Muskelmitarbeit beim Brüllen, die beim Partnerruf fehlt oder nur angedeutet ist, wie auch beim Tiger, der den Partnerruf wie das Brüllen im Gehen ausstößt (Taf. XV, Fig. 48). Nach der oben zitierten Beschreibung der Tigerstimme bei Baikoff, Blanford und Brehm kommt beim Tiger aber auch ein Übergang vom Partnerruf zum Brüllen im Hinblick auf die Rufreihe vor, da diese dort beschriebenen Laute ganz klar Partnerrufe darstellen.

Vom Leoparden habe ich selbst einen dem Partnerruf vergleichbaren Laut noch nicht gehört. Steinhacher (1955) sagt jedoch für den Leoparden, daß er katzenartige laute Rufe habe, die er in der Paarungszeit hören läßt. Diese Beschreibung entspricht fast genau auch seiner Beschreibung des Tigerpartnerrufes, so daß es sich beim Leoparden sicher auch um den Partnerruf handelt. Ein leiseres Mauzen findet sich beim Leoparden bei Jungenaufzucht und Partnerverkehr ebenfalls, gleicherweise beim Löwen in verschiedener Abwandlung. Klanglich einen dem Partnerruf des Tigers entfernter ähnelnden, leisen bis halblauten klagenden Laut hörte ich von einer Junge führenden Löwin. Ein direkter Anlaß für diese oft wiederholten Rufe — nicht in Serie, sondern einzeln mit längeren Zeitabständen — war bei jener Beobachtung jedoch nicht ersichtlich, zumal auch andere erwachsene Löwen beider Geschlechter im gleichen Käfig waren. Klanglich in Beziehung gebracht kann dieser etwa mit „ōū-ōū-ōe“ (zwischen o und u. Schluß zwischen ö und e) zu beschreibende Laut einerseits zu halblauten Brülltönen werden, andererseits zu lautem, stärker modifiziertem Mauzen, also in gleicher Weise wie der besprochene Partnerruf von Tiger und Jaguar.

Nur schien dieser Laut hier nicht die Funktion des Partnerrufes zu besitzen, sondern als Verständigungslaut zu den Jungen gebraucht zu werden. Diese Funktion geht eindeutig auch aus den Freilandbeobachtungen Guggisbergs hervor: „ein halblauter, klagender Ton ist der Ruf, mit dem die Löwin ihre Welpen heranlockt“. Einen ähnlichen, jedoch noch leiseren Laut hörte ich auch von einem Löwen bei der Paarungsaufforderung. Daß dieser Laut, den sie als leise klagend bezeichnet, aber auch als Partnerruf beim Löwen dient, geht aus verschiedenen Beobachtungen Adams (1960) an ihrer vertrauten Löwin klar hervor.

Der Partnerruf in seinen artlich verschiedenen Abwandlungen, der, wie ausgeführt, als aus dem im Nahverkehr mit Artgenossen gebrauchten leiseren, in verschiedenen Abwandlungen vorkommenden Mauzen hervorgegangen anzusehen ist, sei es gegenüber den Jungen oder dem Geschlechtspartner, dient demnach bei den besprochenen Arten in jedem Fall in leiser, halblauter, lauter oder sehr lauter Ausführung zum Herbeirufen von Artgenossen über mehr oder weniger große Distanz, d. h., als Partnerruf im weitesten Sinn, beim Tiger dabei in der ursprünglichen Bedeutung des Partnerufes für den Sexualpartner, beim Jaguar desgleichen, daneben aber auch als Jungenruf, ähnlich wohl beim Leoparden, und beim Löwen sicher sowohl

als Ruf der Löwin für ihre Jungen als auch als Partnerruf, vielleicht mit geringer Abwandlung je nach Funktionsbereich, dabei meist in nur leiser bis halblauter Ausführung.

Die Funktion eines Partnerrufes beim Leoparden wird hauptsächlich aber nicht von diesem Laut erfüllt, sondern von dem oben beschriebenen Sägen. In gleicher Funktion wird, wie ausgeführt, das Sägen auch vom Jaguar verwendet, und zwar häufiger von den ♂♂, während bei den ♀♀ dagegen mehr der dem Tigerruf homologe Laut, der eigentliche Partnerruf, zur Anwendung zu kommen scheint, wie oben gezeigt.

Daß die Evolution des Sägens im Funktionszusammenhang mit dem Partnerruf bereits beim Tiger angedeutet scheint, dafür könnte die wiederholt angeführte Mitteilung im B r e h m einen Hinweis liefern, nach welcher der in Serie mehrmals wiederholte Partnerruf „durch ein drei- bis viermaliges Hervorstößen des letzten Teiles beendet wird“, d. h., wohl durch ein Nachstoßen in Art des Sägens, so daß wir von hier aus die Entstehung des Sägens verstehen müßten.

Dafür spricht auch eine Beobachtung, die ich an dem oben schon einmal erwähnten Jaguar-♀ des Tierparkes Arnhem machen konnte. Bei diesem Tier hatte das Sägen meist einen eigentümlich heiseren Klang, einzelne Töne dabei wie stöhnend, zu Beginn oft mehr rufend als „sägend“. Einige Male wurde zuerst ein dem Partnerruf entsprechender Laut hervorgestoßen, dann dieser Partnerruf in den nächsten drei Rufen immer mehr verkürzt, bis zum Sägeton, der in den weiteren Rufen allein anschloß.¹⁷⁾ Der Sägeton ging dabei eindeutig aus einer fortschreitenden Verkürzung des Partnerrufes hervor, das gleiche also, was nach Baikoff, Blanford und B r e h m auch beim Tiger am Ende einer Partnerruffreihe vorkommen soll.

Für die Deutung der Evolution des Sägens aus dem wiederholten, verkürzten Partnerruf spricht gleicherweise, daß beide Lautgebungsformen ursprünglich im gleichen Funktionskreis stehen, nämlich dem Rufen nach einem (Geschlechts-)Partner.

Auch der Irbis besitzt den Partnerruf, der bei ihm ebenfalls aus dem Mauzen durch Steigerung der Lautstärke hervorgeht. Klanglich steht er „zwischen dem Partnerruf des Tigers und dem Ruf des Pumas, etwa wie „oääääää“ bis „āāāā“ (zwischen a und dunklem, tiefen ä). Er schwillt zu Beginn rasch zur vollen Lautstärke an, am Schluß wieder etwas langsamer ab. Wie bei Tiger und Puma kann er auch in der Mitte etwas abschwellen und dann wieder neu laut aufgenommen werden. Der Irbisruf ist, wie normalerweise auch der Partnerruf der anderen Arten, halblaut bis laut und oft sehr lang gedehnt.

Das Prusten: Dieser eigenartige Laut war bisher nur vom Tiger bekannt (vor Leyhausen bereits von Hesse [1926] beschrieben) und ist

¹⁷⁾ Dazu ist auch die Feststellung T e m b r o c k s (1962) bemerkenswert: „Beginnt *Panthera onca* seine Rufreihe mit einem Mauzlaut (dies geschieht mitunter), dann hört man, daß dieser in eine Silbe übergeht, die wie beim Tigerruf den Charakter des Nachstoßens aufweist.“

als leises, kurzes, tonlos meckerndes Prusten bzw. Schnauben zu beschreiben, das jedoch nicht aus der Nase kommt, sondern ein Kehllaut ist (Leyhausen, 1950). Er wird normalerweise bei der Begegnung zweier Tiger ausgestoßen, ein oder mehrere Male, und ist dabei als Zeichen freundlicher Gesinnung anzusehen. In gewisser Weise scheint allerdings manchmal auch fast ein Zwang für seine Anwendung zu bestehen. Nach verschiedenen eigenen Beobachtungen hemmt er in manchen Situationen möglicherweise auch einen spielerischen Angriff geringer Intensität.

Tiger antworten meist auf eine Nachahmung dieses Lautes durch den an das Gitter tretenden Menschen. Allerdings scheint dazu, wie auch von Tiger zu Tiger, eine gewisse Annäherungsmindestdistanz notwendig zu sein, d. h. erst nach Unterschreitung einer gewissen Entfernung, die je nach Stimmung des Individuums und nach diesem selbst variieren kann, meist weniger als zwei Meter beträgt, antwortet der Tiger. Auf größere Entfernungen, bis zu drei Metern, konnte ich nur äußerst selten eine Antwort erhalten.

Ist der Tiger besser mit dem Beobachter vertraut, kann er das Prusten mehrmals hintereinander wiederholen, wobei der Tiger oft ohne Prusten des Beobachters bei Annäherung an diesen mit dem Prusten beginnt. Vom Menschen aufgezogene Jungtiger (Beobachtung an drei Monate alten Tigern im Zoo Amsterdam) lassen unaufhörlich dieses Prusten hören, wenn man zu ihnen ins Gehege eintritt; auch wenn es dicht hintereinander erfolgt, geben sie meist sofort Antwort auf das Prusten des Beobachters.

In einem Fall konnte ich das Prusten auch bei einem Tiger auslösen, der nach der Fütterung ein Stück Fleisch im Maul trug, und dabei, ohne es abzulegen, antwortet. Der Ton wurde dadurch sehr stark verändert und bekam einen recht harten Klang. Dieser Laut kann demnach auch bei halb geöffnetem Maul ohne Beteiligung der hier sicherlich gebundenen Zunge erzeugt werden. Normalerweise ist jedoch beim Prusten nur eine ganz leichte Maulöffnung zu beobachten, wobei die Oberlippe kurz etwas hoch gezogen wird.

Das Prusten kann zu dieser Funktion im Nahverkehr zweier oder mehrerer Artgenossen noch eine weitere Funktion im Fernverkehr erhalten. So war es bei der oben beschriebenen Tigerin des Frankfurter Zoos während der Zeit laufend wiederholter Partnerrufe ein Bestandteil dieses Rufverhaltens, indem meist vor jedem Partnerruf geprustet wurde, sodann oft nach dem Ruf, wie auch in den Pausen zwischen diesen Rufen oft mehrmals hintereinander, in größeren, unregelmäßigen Abständen.

Dabei verändert sich der normale Klang des Prustens, da es nun nicht, wie sonst, leise, sondern als Fernruf relativ sehr laut ausgestoßen wurde. Das Meckernde im Ton verschwand so fast ganz, bzw. war kaum wahrzunehmen, der Laut war schärfer schnaubend und nicht mehr so tonlos wie normalerweise. Eine Antwort auf ein Prusten durch den Beobachter wurde in diesen Phasen ebenfalls stets in der lautereren Form gegeben. Dabei konnte ich manchmal in Zeiten, wo nur das Prusten oftmals hintereinander laut ausgestoßen wurde, ohne zwischengeschalteten Partnerruf, durch Herantreten an den Käfig und „Ansprechen“ der Tigerin in Form

dieses Lautes mit den Antworten auch den Partnerruf auslösen, meist in leiserer Form.

Diese mögliche Verbindung mit dem Partnerruf bestätigt wiederum die Bedeutung, die dem Prusten im Sozialverhalten des Tigers zukommt. Da es demnach jedoch nicht nur bei einer Begegnung zweier Tiere, d. h. zur „Begrüßung“ gebraucht wird, erachte ich es für besser, *Leyhausens* Terminus „Begrüßungsprusten“ durch die neutrale Bezeichnung „Prusten“ zu ersetzen, wie es hier geschieht.

Nicht allein der Tiger hat jedoch diesen Laut in seinem Stimmrepertoire, er kommt auch dem Jaguar zu, mit gleichem Klang, nur meist etwas leiser. Bei diesem wird das Prusten aber anscheinend nicht wie beim Tiger bei den Begegnungen zweier Tiere als gewöhnliche Ausdrucksform gebraucht, sondern nur höchst selten, und zwar mehr im Zusammenhang mit dem Partnerruf, wie beim Tiger im oben beschriebenen Fall auch, sowie ohne vor- oder nachheriges Mauzen im Funktionskreis der Jungenaufzucht, im Verkehr (Spiel) mit den Jungen. Ich konnte das Prusten auch einige Male von einem Jaguar-♂ in Amsterdam gegen die Käfigtrenntür zu hören, hinter der das ♀ abgetrennt war.

Eine Antwort auf ein Prusten des Beobachters erfolgt, im Gegensatz zum Tiger, normalerweise nicht. Nur in einem Fall gelang es mir, im Tierpark München-Hellabrunn von einer Junge führenden Jaguarin in einer Phase des Partnerrufens eine Antwort zu erhalten, wobei dann an das leise Prusten sogleich ein mauzender Partnerruf anschloß.

Desgleichen ist das Prusten auch dem Leoparden zuzuschreiben, ist bei diesem allerdings außerordentlich selten, noch weit seltener als beim Jaguar zu hören. Da ich es mit Sicherheit beim Leoparden nur wenige Male hörte und auch nie eine sichere Antwort auf eigenes Prusten hin auslösen konnte, kann ich aber noch keinen Schluß zur Funktion ziehen, in der es angewandt wird. Möglicherweise spielt es bei der Werbung vor der Begattung manchmal eine Rolle.

Dagegen schreibt *Brehm* (1883) von einem zahmen Leoparden, daß dieser stets „durch ein absonderliches Schnauben auf den Anruf antwortete“. Wir gehen sicher nicht fehl, wenn wir in diesem nicht näher beschriebenen Schnauben das Prusten sehen, das demnach von diesem Tier dem vertrauten Pfleger gegenüber in gleicher Funktion wie beim Tiger angewandt wurde. Die *Bombay Nat. Hist. Society* schreibt (1935) vom Leoparden: „A soft purring ‚gr — gr‘, at times hardly perceptible is occasionally emitted in the vicinity of a ‚kill““. Da in dieser Arbeit auch das Prusten des Tigers mit ‚purring‘ beschrieben wird, bezieht sich diese Stelle wohl auf den entsprechenden Laut des Leoparden.

Vom Löwen kenne ich einen vergleichbaren Laut nicht; bei ihm übernimmt das in vielfachen Abwandlungen gebrauchte Gurren die Rolle eines Gesellschaftslautes, daneben in verschiedenen Fällen auch ein leises Mauzen zur Begrüßung vertrauter Artgenossen. Allerdings berichtet *Adamson* (1961) von einer Beobachtung, die auf eine Anwendung dieses Prustens auch beim Löwen hindeutet: Die der Verfasserin vertraute

Löwin fraß mit ihren Jungen beim Lagerplatz der Adamsons, als sie plötzlich den sich in nächster Nähe aufhaltenden Löwen witterte, der seit Monaten ihr Partner war. „Sie wurde nervös, schnaubte mehrmals in Richtung des Waldes, unterbrach ihre Mahlzeit und brachte die Jungen eilig fort“. In einer Löwenerzählung beschreibt Stanek als Begrüßungslaut zweimal ein „fff—fff“. Danach ist das Prusten auch beim Löwen nicht zu verneinen, wenn es auch noch der Bestätigung bedarf.

Nach der Häufigkeit der Anwendung nehmen demnach Löwe und Tiger die am weitesten getrennten Stellungen ein, während Jaguar und Leopard, die diesen Laut ebenfalls in ihrem Stimmenrepertoire haben, aber nur selten anwenden, eine Mittelposition zukommt. Der Jaguar entspricht dabei noch am meisten dem Tiger, da bei ihm das Prusten relativ noch etwas häufiger als beim Leoparden angewandt wird und in gleicher Verbindung mit dem Partnerruf wie beim Tiger vorkommen kann.

Der Irbis besitzt ebenfalls dieses Prusten; es ist jedoch viel seltener als beim Tiger zu hören und auch schwieriger als bei diesem Antwort auszulösen. Wenn dies allerdings einmal gelungen und der Kontakt zu dem Tier vom Beobachter hergestellt ist, kann es auch häufiger hintereinander als Antwort erzielt werden, wie ich im Zoo Amsterdam feststellen konnte. Der Klang des Irbisprustens ist sehr ähnlich dem des Tigers, vielleicht etwas heller und leiser.

Da auch der Nebelparder als den *Pantherinae* nächst verwandter Feline das Prusten anwendet, können wir feststellen, daß dieser Laut für die Pantherkatzen als ursprünglich typisch anzusehen ist, im Laufe der Evolution, nach Abtrennung des Tigerzweiges, aber schrittweise an Bedeutung im Ausdrucksverhalten verlor.

Der Sambarruf des Tigers: Besonders aus Indien wurde wiederholt der „Sambarruf“ des Tigers berichtet und viel diskutiert (Beadon, 1926; Burton, R. G., 1933; Morris, 1928; Phytian-Adams, 1942; Thom, 1934 u. a.). Beadon (1926) umschreibt diesen eigenartigen Ruf folgendermaßen: „something between ‚moop‘ and ‚meep‘ (the initial consonant is probably really entirely absent), and if one tries to pronounce ‚moop‘ with the lips pursed as for whistling, one gets, to my ear, a very fair imitation of the sound as I hear it.“

Dieser Ruf soll dem Ruf des Sambars (*Cervus [Rusa] unicolor*) sehr ähnlich klingen und es wurde früher angenommen, daß er eine direkte Nachahmung jenes Rufes darstelle, zur Überlistung und Täuschung bei der Jagd auf einen Sambar. Jene Meinung ist jedoch unwahrscheinlich. Nur in einem einzigen Fall (Phytian-Adams, 1942) der vielen beschriebenen antwortete ein Sambar dem Tiger, und umgekehrt; und gerade diese rein akustische Beobachtung ist nicht durch nachträgliche Spurenanalyse gesichert.

Burton, R. G. (1933) beschreibt den Ruf des Sambars als „higher in pitch, more musical, shorter, and finishing clear“, den ähnlichen Tigerruf als „lower, more ‚chesty‘, and not clear cut“. Beide Rufe sollen vom geübten Jäger einigermaßen gut zu unterscheiden sein.

Bei welchen Gelegenheiten der Sambarruf tatsächlich vom Tiger angewandt wird, ist letztlich noch nicht gesichert. Die viel vertretene Meinung, es handele sich um einen Partnerruf, wird ebenfalls angezweifelt, da er stets nur von einzelnen Tigern gehört worden sein soll, ohne daß eine Antwort durch einen zweiten Tiger erfolgt oder ein solcher aufgetaucht wäre. Wahrscheinlicher erscheint die Auffassung, es handele sich um einen Ausdruck der Überraschung oder des Verdachtes auf Gefahr bei plötzlicher Beunruhigung oder Alarmierung des Tieres (z. B. Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Hall, 1936; Thom, 1934).

Interessant erscheint in dieser Hinsicht die Angabe, daß der ostsibirische Tiger ebenfalls einen derartigen Ruf besitze, mit dem er den dortigen Rothirsch (*Cervus elaphus xanthopygus*) täusche, da anzunehmen ist, daß der Ruf eines Rothirsches vom Sambarruf deutlich verschieden ist. Loukashkin (1938) schreibt darüber: „In hunting the wapiti during the autumn, the tiger imitates the stag's call. However, it continues to roar long after the wapiti's rutting season is over by which fact it betrays itself“. Arsenjev (1951) beschreibt eine derartige Begebenheit, die er akustisch verfolgen konnte. Der Hirsch antwortete dabei dem Ruf des Tigers. „Sofort gab der Tiger Antwort. Er ahmte das Röhren recht gut nach, nur am Schluß endete es mit einem kurzen Schnurren“. Auch Baikoff (zit. nach Ognjev) machte eine derartige Beobachtung.

Da ich aus Zoobeobachtungen den vergleichbaren Ruf des Sambars und des sibirischen Wapitis nicht kenne, ist mir keine direkte Stellungnahme zur Bedeutung und Homologie dieses Lautes möglich. Die Meinung Leyhausens (1956 b), es handele sich bei diesem Ruf lediglich um das Prusten, ist ebenfalls zu berücksichtigen. Es würde sich dann um die von mir oben beschriebene laute Form des Prustens als Fernruf handeln; mit dieser Annahme könnten die verschiedenen Deutungen des Sambarrufes erklärt werden. Daß Sambar und Tiger sich antworten können, wäre dann jedoch gerade umgekehrt nicht auf einen „Sambarruf“ des Tigers, sondern besser gesagt auf einen „Tigerruf“ des Sambars zurückzuführen, da ja der Tiger auf das Prusten auch in nicht ganz treffender Ausführung antwortet. Die Deutung als Partnerruf wurde bei der Besprechung der lauten Form des Prustens aufgezeigt. Unklar bliebe mit dieser Deutung aber die Funktion als „Überraschungslaut“, auf die die meisten Beobachtungen hinweisen.¹⁸⁾

Die Bombay Nat. Hist. Soc. (1935) allerdings unterscheidet das Prusten von dem Sambarruf bei der Besprechung der Lautäußerungen des Tigers, ohne auf eventuelle Ähnlichkeit hinzuweisen. Der Sambarruf wird auch dort als Ausdruck der Überraschung, des Verdachtes auf Gefahr oder der Alarmierung angesehen. Als Ausdruck der Überraschung wird auch ein „whoof“ beschrieben, das der Leopard ebenfalls besitzen soll (auch bei Blandford 1888—91). Carlisle (1929) erwähnt einen solchen Laut vom

¹⁸⁾ Neuerdings widmet Perry (1965) diesem Laut ein ganzes Kapitel seines Tigerbuches, in dem er alles darüber Bekannte zusammenträgt, ohne allerdings zu einem besseren Ergebnis zu kommen.

Löwen. O g n e v beschreibt diesen Laut als „khaubu“ oder „vau“. B u r t o n, R. W. (1955) und M o r r i s (1953) beschreiben noch einen Laut, der wie eine Lokomotive, die plötzlich Dampf abläßt, klingt.¹⁹⁾

A n d e r e L a u t e : Außer den besprochenen Möglichkeiten der Stimmgebung besitzen die Pantherkatzen noch eine große Anzahl weiterer Laute, die jedoch meist ziemlich unspezifisch sind und keine klare Abtrennung von Art zu Art zulassen. Daher seien diese Laute hier zusammen behandelt bzw. nur kurz gestreift.

Ein besonders umfangreiches Stimmrepertoire besitzt der Löwe als gesellig lebende Art. Zur Verständigung zwischen den Sozialpartnern dienen verschiedene Grunzlaute, daneben leise Mauzlaute im Nahverkehr der Rudelangehörigen oder dem Sexualpartner gegenüber, ferner brummende Laute bei Störung (G u g g i s b e r g, 1960).

Diese Laute sind jedoch nicht für den Löwen allein spezifisch; auch bei den anderen Arten kommen sie wenigstens zum Teil in verschiedener Ausprägung und wechselnder Häufigkeit vor. Das Mauzen wurde bereits bei der Behandlung des Partnerrufs erwähnt; für die Störungslaute ist auf den letzten Abschnitt des Teiles „Sambarruf“ hinzuweisen. Nur die Funktion des Grunzens als ausgeprägter Gesellschaftslaut dürfte dem Löwen allein zukommen. Vom Löwen sind auch verschiedene Brummlaute im Rahmen der Jungenaufzucht bekannt (A d a m s o n, 1961).

Ein Merkmal der Lautgebung, das als Charakteristikum für die *Pantherinae* im allgemeinen angesehen wurde, ist das Nichtvermögen des Schnurrens in der Art, wie es die *Felinae* können. Für die Hauskatze als typischen Vertreter dieser Gruppe stellte H u s s e l (1956) fest, daß das Schnurren von der Arbeit der Stimmlippen abhängig ist und „eine wesentliche Änderung des Spannungszustandes der Stimmlippen, z. B. bei Verletzung, diese Tiere außerstande setzt, zu schnurren.“ Als funktionelles Ebenbild des Kehlkopfes einer schnurrenden Hauskatze wird die Polster- oder Gegenschlagpfeife angesehen (H u s s e l, l. c.). Dadurch sind die *Felinae* in der Lage, sowohl beim Ausatmen als auch beim Einatmen einen Ton während des Schnurrens hervorzubringen.

Dies ist den Pantherkatzen in der Mehrzahl der Arten nicht möglich; in der entsprechenden Situation des Wohlbefindens, z. B. hervorgerufen durch Kraulen an der Kehle und am Kopf wie bei einer Hauskatze, kann man von einem Leoparden wohl ebenfalls ein Schnurren erzielen, das jedoch nur beim Ausatmen hervorgebracht wird und so, da es auch recht tiefen und rauhen Klang besitzt, einem leisen Grollen nicht unähnlich ist. Normalerweise ist das Schnurren beim Leoparden von brünftigen Tieren bei der Paarungseinleitung zu vernehmen.

Ein Schnurren dieser Art besitzt außer dem Leoparden der Jaguar und auch der Löwe, wie aus Beobachtungen von A d a m s o n (1960) hervorgeht,

¹⁹⁾ Ähnlich zitiert P e r r y nach einer Beobachtung von Y a n k o v s k y das Röhren eines wütenden Tigers „like a steam-boiler“.

wonach es besonders in der Brunftphase von der Löwin gebraucht wird. Goodwin (1953) schreibt zum Schnurren des Löwen: „A lion can make a throaty rumbling sound but it does not actually purr like a common house cat“. Ebenfalls nach Goodwin kann auch der Tiger schnurren, nach Art seiner Angabe anscheinend sogar felin; mir selbst ist das Tigerschnurren nicht bekannt.

Der Irbis schnurrt anhaltend, wie eine Kleinkatze, aber laut, wie ein Leopard (Sanderson, 1956; Steinbacher, 1955 und eigene Beobachtung). Da der Irbis auch nicht wie die *Panthera*-Arten brüllen kann, ist im Gegensatz zu der Meinung Pockocks (1916a) der Hyoidbau, in dem der Irbis mit den anderen Pantherkatzen übereinstimmt, als von der Lautgebung primär unabhängig anzusehen.

Eine wichtige Rolle im Lautverhalten der Pantherkatzen spielen auch die Kampflaute. In diesem Komplex müssen wir unterscheiden zwischen Lauten, die beim Drohen, oder bei der Verteidigung, oder beim Angriff ausgestoßen werden. Im ersten Fall handelt es sich um Grollen und Knurren, das von allen Arten gebraucht wird, aber doch von Art zu Art etwas abgewandelt ist.

Beim Löwen reicht dabei die Skala der Möglichkeiten vom verhaltenen Knurren oder rollenden Grollen bis zum donnernden, anhaltenden, mit Brülllauten untermischten, röhrenden Grollen. Bei Fütterungserregung hörte ich bei gegenseitigem Anfeinden auch lautes, stoßweises Grollen, das im Rhythmus etwas an das Sägen erinnert und einen Atemlaut darstellt (in ähnlicher, leiserer Weise als stoßweises Keuchen auch z. T. nach der Begattung vom ♂). In die Gruppe dieser Grolllaute gehört wohl auch „das brummende ‚Ruff‘, das er ausstößt, wenn er gestört wird“ (Guggisberg).

Ähnlich sind die entsprechenden Laute beim Leoparden. Das Knurren oder Grollen erfolgt in leiserer Form in gleicher Weise wie das Schnurren, dem es oft recht ähnlich klingt, jeweils beim Ausatmen in rhythmischer Folge als anhaltender rollender Laut. Gesteigert werden kann es aber auch wie beim Löwen bis zum röhrenden Grollen, wie es schon bei der Besprechung des Leopardbrüllens ausgeführt wurde. Entsprechend liegen die Verhältnisse beim Jaguar. Das laute Grollen klingt bei ihm tief und dumpf rollend ähnlich Motorengeräusch.

Beim Tiger ist das gleichmäßig rollende Grollen weniger zu hören, sonst aber Knurren und Grollen bis zum Röhren in ähnlicher Weise wie bei den anderen Arten. Das Grollen des Irbis ist wieder mehr rollend.

Bei der Verteidigung kommt als wichtigstes Element das Fauchen hinzu, das bei allen Arten ursprünglich in gleicher Weise vorhanden ist. Beim Löwen scheint es nur im Jugendstadium gebraucht zu werden; wie bereits Selous (1908) feststellte, fauchen adulte Löwen nicht, sondern grollen in der entsprechenden Situation. Dabei wird auch allein beim adulten Löwen bei der Wutgebärde (Schneider, 1932) die Oberlippe kaum hochgezogen.

gen, d. h., die oberen Eckzähne nicht entblößt, wie z. B. beim Tiger.²⁰⁾ Eine besondere Form innerhalb der Droh- und Verteidigungs-laute ist der als übersteigertes, kurz abgestoßenes Fauchen großer Lautstärke anzusehende Laut, das „Angriffshusten“, das sehr laut und scharf, einem harten, trockenen Husten zu vergleichen ist. Dieser Laut wird in der Regel ein oder mehrere Male beim direkten Angriff auf einen Gegner hervorgestoßen, oder in Überlagerung von Angriffs- und Abwehrverhalten, und in etwa gleicher Form von allen Arten gebraucht. Er ist dem „Spucken“ der kleineren Katzen als homolog anzusehen, das in den gleichen Situationen bei Überlagerung von Angriff und Abwehr angewandt wird.

Aus dem Vergleich dieser artlich spezialisierten Möglichkeiten der Stimmgebung ist, wie bereits zu Beginn gesagt, kaum ein Schluß auf Verwandtschaftsverhältnisse möglich, jedenfalls nicht in der Deutlichkeit wie bei den zuerst behandelten Lauten.

Das Ergebnis der Gesamtbehandlung des Lautverhaltens der Pantherkatzen soll in folgender Tabelle (Tabelle 3) übersichtlich zusammengestellt werden, unter Mitheranziehung des Nebelparders als den Pantherinen nächst verwandtem Felinen zum Vergleich.

Tabelle 3: Verteilung der Lautformen bei den Pantherkatzen und dem Nebelparder zum Vergleich.

	Löwe	Leopard	Jaguar	Tiger	Irbis	Nebelparder
Brüllen in Rufserie	++	+	+	+	—	—
Beantwortung des Brüllens durch Artgenossen	+	—	—	—	—	—
Nachstoßserien, unabhängig oder mit Brüllen	+	+	+	(±?)	—	—
Nachstoßserie an Brüllen anschließend	+	—	—	—	—	—
Nachstoßserie unabhängig als Sägen	—	+	+	—	—	—
Sägen oder Nachstoßen beim Ein- und Ausatmen	—	+(-)	(±)	—	—	—
Sägen oder Nachstoßen nur beim Ausatmen	+	(±)	+(-)	—	—	—
Klangfarbe des Brüllens	+	±	±	—	—	—
Deutliche Mitarbeit der Thorakalmuskulatur bei Lautäußerungen	+++	+++	++	—	—	—
Partnerruf	+	+	++	++	++	+
Klangfarbe des Partnerrufes	±	?	+	+	(±)	(±)
Prusten	+?	+	+	+++	++	++

²⁰⁾ Fotos eines Löwenrivalenkampfes, die Jeannin (1957, in: Edmond-Blanc, Villenave & Schmid, *Le grand livre de la faune africaine et de sa chasse*: 118—129) publizierte, zeigen allerdings bei einem der Kampfpartner hochgezogene Oberlippe und entblößte Eckzähne, so daß lediglich ein quantitativer Unterschied bestünde.

	Löwe	Leopard	Jaguar	Tiger	Irbis	Nebelparder
Schnurren beim Ein und Ausatmen	—	—	—	(+)?	+	+
Schnurren nur beim Ausatmen	+	+	+	(-)?	—	—

An Hand dieser Tabelle zeigt sich, daß der Irbis von den Arten der Gattung *Panthera* klar getrennt ist und in seinem Lautverhalten ganz dem Nebelparder entspricht. Von *Panthera* kommt mit der größten Zahl (8) übereinstimmender und 4 weiteren, diesem sehr nahe kommenden Merkmalen der Tiger dem Irbis am nächsten, gegenüber nur 3 übereinstimmenden und 2 ähnelnden Merkmalen von Leopard/Jaguar und Irbis. Leopard und Jaguar erscheinen untereinander engst verwandt; bei ihnen stimmen 10 Merkmale überein und 4 ähneln sich stark (quantitative Unterschiede); wirklich divergierende Merkmale kommen bei diesen beiden Arten nicht vor. Dem Leoparden steht wiederum der Löwe nahe, mit 6 sich entsprechenden und 5 einander ähnlichen Merkmalen.

Vom Irbis über Tiger, Jaguar und Leopard zum Löwen zeigt sich eine fast durchgehend lineare Veränderung der Lautgebung, von dem unabhängigen Sägen von Leopard und Jaguar abgesehen, dessen Fehlen beim Löwen als sekundärer Verlust aufgefaßt werden kann. Alle anderen Unterschiede, die diese lineare Reihe stören, sind lediglich quantitativer Art und als Sonderentwicklungen der einzelnen Arten (Zunahme oder Abnahme der Häufigkeit der betreffenden Stimmäußerung) anzusehen.

Diese Reihe vom Irbis zum Löwen kann somit als Entwicklungsreihe betrachtet werden. Eine Darstellung der wahrscheinlichen phylogenetischen Zusammenhänge der Hauptkomponenten der Lautgebung, nämlich Mauzen, Partnerruf, Sägen und Brüllen, wie sie aus dieser Tabelle und besonders aus den Evolutionsüberlegungen bei der Besprechung dieser Lautäußerungen hervorgeht, zeigt Taf. XVI, Fig. 55. Im Anschluß an dieses Kapitel sei nochmals eine kurze vergleichende Übersicht über die Lautäußerungen der Pantherkatzen gegeben (Tabelle 4, siehe Seite 80 u. 81).

Ergebnis:

Nach der Untersuchung der Lautgebung lassen sich die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Pantherinae* klar erkennen. Diese zerfallen in drei Gruppen, von denen die erste vom Irbis allein repräsentiert wird, der in seinem Stimmverhalten dem Nebelparder als Feline noch ziemlich ähnlich ist. Die Hauptgruppe wird von Löwe, Leopard und Jaguar gebildet, die enger zusammengehörig erscheinen. Die dritte Gruppe mit wiederum nur einer Art, dem Tiger, vermittelt zwischen dem Irbis und der Hauptgruppe. In letzterer schließen sich Leopard und Jaguar am engsten zusammen, während der Löwe auf der Seite des Leoparden durch Sonderentwicklungen wieder etwas mehr abseits steht. Den direkten Anschluß von dieser Dreiergruppe an den Tiger bildet der Jaguar.

b) Das Flehmen

Die „Flehmen“ genannte Rümpfbewegung, die auch bei den Pantherkatzen auftritt, wird von Schneider (1932) ausführlich abgehandelt und z. T. mit Fotos belegt. Wir können uns daher in der Hauptsache auf eine kurze Darstellung seiner Ergebnisse beschränken.

Bei der Gebärde des Flehmens wird normalerweise der Kopf etwas schräg aufwärts angehoben, das Maul halb geöffnet, die Mundwinkel zurückgezogen und die Lippen vom Zahnfleisch abgezogen, so daß die Zähne entblößt werden. Die Tiere flehmen im allgemeinen „nach befremdlichen Geruchs- bzw. Geschmacksempfindungen, denen auf Grund einer dem Tier dafür innewohnenden Abneigung etwas Abstoßendes anzuhaften scheint“, sowie im Geschlechtsverkehr auf vom Partner (meist vom ♀) ausgehende Geruchsreize hin.

Die Häufigkeit des Flehmens scheint bei allen Arten im Grunde etwa gleich zu sein. Die Angabe Leyhausens (1950), daß der Tiger wie der Löwe weit häufiger flehme als Leopard und Jaguar, kann ich aus meinen eigenen Beobachtungen nicht bestätigen. Ich sah Jaguare fast ebenso oft flehmen wie Tiger, jedenfalls durchaus nicht sehr selten. Die Beobachtung unterschiedlicher Häufigkeit scheint mir wenigstens zum Teil darin zu liegen, daß Pantherkatzen, die zu mehreren im Käfig gehalten werden, wie Löwen meistens, und Tiger auch häufiger als Leoparden oder Jaguare, durch den ständigen Kontakt mit den Ausscheidungen der anderen Tiere allgemein weit häufiger flehmen als solche, die nur zu zweien oder allein gehalten werden.

Deutliche Unterschiede zwischen den Arten bestehen, wie schon Schneider (1932) und Leyhausen (1950) feststellen, in der Art der Ausführung der Flehmgebärde. Beim Löwen bleibt die Zunge dabei meist ganz im Maul zurück (Taf. XVII, Fig. 56—58) und nur in seltenen Ausnahmefällen kann sie ein kleines Stück heraushängen. Beim Tiger dagegen hängt die Zunge gewöhnlich zwischen den unteren Eckzähnen herab. Bei sehr schwacher Intensität steht dabei die Zunge jedoch gerade nur zwischen den Eckzähnen über die Schneidezähne, ohne eigentlich zu hängen. Leopard (Taf. XVII, Fig. 59) und Jaguar flehmen ganz löwenartig, mit der Zunge hinter den Vorderzähnen zurück, letzterer nach eigenen Beobachtungen aber in seltenen Fällen auch tigerartig (Taf. XVII, Fig. 60). Der Irbis flehmt nach meinen Feststellungen genau wie der Tiger (Taf. XVII, Fig. 61 und 62), in schwacher Intensität mit gerade etwas hervorstehender, in starker Intensität mit weit hängender Zunge.

Puma und Jaguarundi als Vertreter der *Felinae* flehmen nach Schneider tigerartig, ähnlich auch der Nebelparder, bei dem allerdings die Zunge meist nur mehr vorsteht als richtig hängt. Bei einem Puma sah ich aber auch einmal löwenartiges Flehmen, d. h., die Zunge stand nicht ersichtlich aus dem Mund heraus.

Nach Lindemann & Rieck (1953) flehmen Haus- und Wildkatze

Tabelle 4: Vergleichende Übersicht über die Lautäußerungen der Pantherkatzen.

Art der Lautäußerungen	Löwe	Leopard	Jaguar	Tiger	Irbis
Brüllen	Rufserie verschiedener Länge, meist mit Nachstoßserie. Sehr laut. Bedeutung hauptsächlich im sozialen Bereich. „ouuóchch — ouuóchch — ouuóchch — ouuóchch — ouóchch — óchch — chu — chu — chu — chu — chu — ch“	Kurze Rufreihe, leiser als beim Löwen, sehr ähnlich der des Jaguars. Sehr selten angewandt. Bedeutung?	Kurze Rufreihe, weit leiser als beim Löwen. Sehr selten angewandt. Bedeutung?	Einzelrufe oder Rufreihe mit unregelmäßigen Abständen der Einzelrufe. Sehr laut. Bedeutung? Einzelrufe: „aaaóung“ bis „oooung“ und „aaouúch“	
Sägen	Als Nachstoßserie am Brüllen, dort dargestellt.	Beim Ein- und Ausatmen oder nur beim Ausatmen, letzteres seltener. Bedeutung wohl hauptsächlich als Ruf nach einem Partner in der Brunftzeit. „(aóch) chu — (cho) — chu — ch — ch“	Meist nur beim Ausatmen. Bedeutung wie beim Leoparden. Halbblauter Ruffton möglich.	Nachstoßrufe wahrscheinlich nach Partnerrufe	
Partnerruf	Leiser bis halblauter, klagend klingender Ruf, etwa wie „ououóe“.	Ähnlich wie beim Löwen oder Jaguar?	Halblauter bis lauter, klagend klingender Ruf, kürzer und etwas heller als beim Tiger. „aao“	Halblauter bis sehr lauter, gedehnter, klagend klingender Ruf, heller als beim Tiger, „óääääu“ bis „aaaa“.	
Mauzen	In verschiedenen Formen bei der Jungenaufzucht und im Partnerverkehr. Als Ruf für die Jungen dem Partner ruf ziemlich entsprechend.	In verschiedenen Formen in den gleichen Funktionskreisen wie beim Löwen.	Halblauter bis lauter, klagend klingender Ruf, kürzer und etwas heller als beim Tiger. „aao“	In verschiedenen Formen in den gleichen Funktionskreisen wie bei Löwe, Leopard und Jaguar.	Wie bei den anderen Arten.
Prusten	?Unsicher; jedenfalls, wenn vorhanden, höchst selten angewandt. Bedeutung unklar.	Äußerst selten angewandt, Bedeutung noch nicht im ganzen Umfang klar, z. T. wohl wie beim Tiger.	Sehr selten angewandt, meist etwas leiser als beim Tiger. Gesamtbedeutung noch unklar.	Leises, kurzes, tonlos meckendes Prusten oder Schnauben; meist bei Begegnung zweier Tiger. In etwas heller. Anwendung gegen den Partner.	Seltener angewandt als beim Tiger, sonst ziemlich entsprechend.

Sambarruf	-----	-----	-----	In seiner Zuordnung noch unsicherer Ruf, ähnlich dem Ruf des Sambars. Vielleicht Sonderform des Prustens.	-----
Grunzen	?	?	?		-----
Brummen	?	?	?		-----
Störungslaut	Ähnlich wie beim Tiger	?	?	Als „wuf“ beschrieben.	-----
Grollen	Leises Knurren bis lautes rollendes Grollen, mit röhrenden Brülltönen untermischt; Grollen oft stoßweise im Atemrhythmus.	Ähnlich wie beim Löwen, meist mehr anhaltend, weniger stoßweise; in leiser Form gewisse Ähnlichkeit mit dem Schnurren	Ähnlich wie bei Löwe und Leopard; anhaltendes rollendes, lautes Grollen wie Motorengeräusch.	Wie bei den anderen Arten, vom leisen Knurren bis zum röhrenden Grollen.	-----
Fauchen	Fauchen in der Abwehr und damit verbundene Ausdrucksbewegung gewöhnlich nur bei Jungtieren. Bei adulten Löwen in entsprechender Situation Grollen.	Fauchen mit der entsprechenden Mimik vorhanden.	Wie beim Leoparden.	Fauchen mit der entsprechenden Mimik (Wutgebärde) vorhanden, wie bei Leopard und Jaguar.	-----
Angriffshusten	Beim Angriff Laut ähnlich lautem, rauhem trockenem Husten.	Wie beim Löwen	Wie bei Löwe und Leopard.	Wie bei den anderen Arten.	-----
Schnurren	Expiratorisch; beim ♀ in der Brunftphase.	Expiratorisch; als Laut des Wohlbehagens und in der Brunftphase.	Wie beim Leoparden.	Unklar, möglicherweise sowohl inspiratorisch wie expiratorisch.	-----

unterschiedlich, wobei z. T. die Zunge im Mund bleibt, aber auch etwas zwischen den Eckzähnen heraushängen kann. Der Luchs flehmt nach Lindemann (1955) wie die Wildkatze mit vorgestreckter Zunge. Das Flehmen mit hervorstehender oder hängender Zunge erscheint, da es in verschieden starkem Maße alle der untersuchten Felinen besitzen, als das für die Pantherinen ursprünglichere, das Verhalten von Löwe, Leopard und Jaguar davon abgeleitet.

Ergebnis:

Im Flehmen zeigt sich in der Art der Ausführung ein Unterschied zwischen den Arten, wobei sich Löwe, Leopard und Jaguar entsprechen, der Tiger aber davon deutlich abweicht. Gleich wie der Tiger flehmt der Irbis. Die Flehmform dieser beiden Arten erscheint als die ursprünglichere.

c) Markierungsharnen

Wie Fiedler (1957) bereits feststellt, geben bei den meisten Großkatzen wenigstens die ♂♂ auf zweierlei Weise Harn ab. „Entweder kauern sie sich nieder und harnen auf den Boden (wobei auch bei hartem Boden Scharrbewegungen vorangehen) (Taf. XVIII, Fig. 63), oder aber sie spritzen stehend Harn in kurzen Stößen aus, z. B. an die Wand ihres Geheges bzw. Käfigs, an einen Kletterbaum oder dergl.“ (Taf. XVIII, Fig. 64). Bei diesem Harnen wird der Schwanz steil hochgehoben, mit den Hinterpfoten erfolgen ebenfalls meist einige Scharrbewegungen. Wie Fiedler zeigt, ist diese Form als Markierungsharnen aufzufassen.

Er sieht dabei zwischen Löwe und Tiger einen Unterschied, da seiner Meinung nach beim Löwen nur die ♂♂, bei Tiger aber sowohl ♂♂ als auch ♀♀ dieses Markierungsharnen zeigen. Wie die Beobachtungen von Adanson (1960) an ihrer Löwin jedoch beweisen, ist das Markierungsharnen auch bei einer Löwin gar nicht so selten und tritt besonders regelmäßig in der Brunftzeit auf. Es liegt also gegenüber dem Tiger hier kein systematisch verwertbarer Unterschied vor. Gleicherweise findet sich das Markierungsharnen bei Leopard und Jaguar.

Beim Irbis konnte ich es direkt nicht nachweisen, folgende Beobachtung spricht aber dafür, daß es auch von ihm manchmal angewandt werden kann: Ein Irbis-♂ im Zoo Rotterdam streckte zur Beobachtungszeit manchmal den Schwanz in Haltung des Spritzharnens hoch, dabei meist leichtes, krampfhaftes Schwanzzittern, aber kein Harnstrahl. Einmal dabei auch sehr wenige, schwache Scharrbewegungen mit den Hinterpfoten. Das Tier war zu dieser Zeit offensichtlich im Verdauungs- und Exkretionssystem krank, da es in der Beobachtungszeit zweimal etwas erbrach; es versuchte überhäufig mit sehr starkem Hinterpfotenscharren in normaler Stellung zu koten oder zu harnen, meist mit aber nur geringem oder ohne Erfolg. Das

Ausbleiben eines Harnstrahls bei der Spritzharnstellung kann also eventuell ebenfalls darauf zurückgeführt werden.

Bei anderen Feliden ist die Entwicklung des Markierungsharnens unterschiedlich. Vom Puma z. B. ist sowohl Fiedler wie mir selbst kein Fall von Spritzharnen bekannt. Andere Felinen haben es jedoch entwickelt. Zu einer systematischen Verwertung scheint es auch bei den *Felinae* unbrauchbar zu sein.

Ergebnis:

Entgegen der Auffassung Fiedlers (1957) besteht im Markierungsharnen zwischen Löwe und Tiger kein qualitativer Unterschied. Diese Verhaltensweise ist damit für die *Pantherinae* systematisch nicht verwertbar, gleichfalls wohl auch nicht für die *Felinae*.

d) Geselligkeit

Im allgemeinen sind die großen Katzen als Einzelgänger bekannt. Eine deutliche Ausnahme von dieser Lebensweise ist nur beim Löwen zu finden, der ein ausgeprägtes, geselliges Verhalten zeigt. Die Stärke der Löwenverbände weist dabei landschaftlich große Verschiedenheit auf. Während in Nordafrika bis zum Sudan sich normalerweise nicht mehr als zwei oder drei Löwen zusammengeschlossen haben sollen, kommen in Ost- und Südafrika stärkere Rudel vor, die sich zuweilen aus bis zu 40 Exemplaren zusammensetzen. In Indien sind die Rudel wieder kleiner. Ganz allgemein werden im offenen Steppengelände größere Verbände angetroffen als im dichten Busch (Guggisberg, 1960).

Für die Zusammensetzung dieser Rudel seien hier die Erfahrungen von Guggisberg zitiert: „Oft schließen sich mehrere Löwinnen mit ihren Jungen einander an, und zuweilen stoßen noch einige kinderlose Löwinnen zu einer derartigen Familiengruppe. Natürlich kann der aus Löwinnen und Junglöwen bestehende Verband von einem, zwei oder gar mehr Mähnenlöwen begleitet werden, sei es nur ganz vorübergehend, sei es auf längere Zeit. Die Bindung der männlichen Tiere an ein bestimmtes Rudel dürfte in löwenreichen Gegenden allerdings wesentlich lockerer sein als gemeinhin angenommen wird. Nicht selten ziehen zwei oder drei Mähnenlöwen monate- oder gar jahrelang zusammen herum, wobei sie sich von Zeit zu Zeit auf einige Tage, möglicherweise auch Wochen, trennen, wenn der eine oder andere einer Löwin den Hof macht. Junglöwen, die von ihren Müttern verlassen worden sind, bleiben meist noch während geraumer Zeit beisammen und bilden ein Jungesellenrudel.“

Ihre Beute erjagen diese Rudel gemeinsam und gehen dabei mit beachtlicher Strategie und Zusammenarbeit vor. Je nach Erfordernis der Lage arbeiten die Löwen mit Einkreisung, Zangenbewegung oder gegenseitigem

Zutreiben des Wildes.²¹⁾ Dabei legen sich einige Tiere in einen Hinterhalt, während der Rest des Rudels die entsprechende Wildherde umgeht und durch seine Witterung, seine Erscheinung oder Lautgebung die Flucht auf das Versteck der anderen hin auslöst. Für das Verhalten der Löwen dabei sei wiederum Guggisberg zitiert:

„Meist jagen die Löwen lautlos und die Treiber begnügen sich damit, dem Wild ihre Witterung zu geben. Einige hustende oder grunzende Laute mögen vor allem als gegenseitige Signale dienen. Hie und da aber brüllen sie, um Tiere in die Flucht zu jagen. Das geschieht besonders, wenn sie eingekralltes Vieh zum Ausbrechen bringen wollen.“

Gehören dem Rudel sowohl Löwen als auch Löwinnen an, so amtieren sehr oft die männlichen Tiere als Treiber, während die Löwinnen das Töten besorgen. Wenn es aber ein besonders schwieriges Umgehungsmanöver zu bewerkstelligen gilt, so ist es bisweilen ein weibliches Tier, das diese Aufgabe übernimmt und damit das Wild den anderen Mitgliedern des Rudels zuzutreiben sucht. Die Löwin ist eben die Wildspäherin und Jägerin, ihr fällt beim Beutefang ganz eindeutig die Führung zu.

Das will natürlich nicht besagen, daß der männliche Löwe überhaupt nicht jagt; es kann sogar vorkommen, daß einer im Angriff auf eine Beute den Löwinnen des Rudels vorangeht. Oft trifft man zudem Mähnenlöwen einzeln, zu zweien oder sogar in größeren Gruppen, und da müssen die Herren wohl oder übel selber Beute machen. Sie ergreifen allerdings jede Gelegenheit, sich bei Löwinnen zu Gast zu laden. Wenn das Rudel darauf aus ist, ein Stück Großwild niederzureißen, so ruhen jeweilen auch die zur Gemeinschaft gehörenden Mähnenlöwen, ihr Schwergewicht und ihre große Körperkraft in die Waagschale zu werfen.“

Beim Angriff eines Löwen und mehrerer Löwinnen auf eine übergroße Zebraatrappe einer Versuchsreihe von Grzimek (1960) wurde beobachtet, daß der Löwe das Kunstzebra zuerst packte.

Innerhalb der Löwenrudel besteht eine mehr oder weniger ausgeprägte Rangordnung, wobei die starken Mähnenlöwen dominieren (Guggisberg).

Im Gegensatz zu der Lebensweise des Löwen steht die des Tigers. Dieser ist in der Regel Einzelgänger, der ein eigenes größeres Jagdrevier für sich beansprucht.²²⁾ Nur zur Brunstzeit finden sich die Paare zusammen und blei-

²¹⁾ Kühme (Z. f. Säugetierkde. 31: 205—213, 1966) analysiert dieses Verhalten neuerdings folgendermaßen: „Ein Beuteobjekt schleichen sie (die Löwen) in Fächerformation an. Je älter und erfahrener sie sind und je näher sie dem Beutetier kommen, desto langsamer gehen sie vor. So bietet sich schon von selbst eine Rollenverteilung an, in der die voreiligen Jünger die Treiber sind, welche die Aufmerksamkeit des Wildes auf sich ziehen, während die alterfahrenen Löwen umsichtiger vorrücken, eher übersehen werden und somit in eine bessere Angriffsposition kommen können.“

²²⁾ Schaller („Ein Jahr bei den Tigern“, Das Tier, 6. Jhg. 4: 31—35, 1966) schreibt allerdings: „Was das Verhalten der Tiger zu ihresgleichen betrifft, so sind sie vielleicht in keiner Hinsicht so falsch beurteilt worden wie in eben dieser. So wird oft behauptet, daß sie stets Einzelgänger seien, außer während der Paarung. Es stimmt zwar, daß Tiger im allgemeinen allein jagen, aber es ist bei ihnen auch ganz üblich, sich während der Nacht kurz zu treffen.“

ben dann auch für z. T. lange Zeit, selten viele Jahre bis das ganze Leben lang, in enger Verbindung (z. B. Burton, R. G., 1931, 1933; Hearsey, 1932). Zur Entwicklung einer „Dauerehe“ zwischen Tigern scheint also nicht Zusammenhalten auf engem Raum erforderlich, wie es Leyhausen (1962) als Bedingung dafür ansieht.

Aus Sumatra berichtet Ladiges (1951), daß der Tiger nach Angabe einheimischer Tigerjäger hier nicht selten in Gesellschaft zu zweien oder dreien jagen soll. Ebenfalls für den indonesischen Tiger gibt Delsman (1951) an, daß er gewöhnlich in Paaren lebe.

Viele Beobachtungen von bis zu sechs zusammen herumstreifender Tiger liegen aus Indien vor (Blanford, 1888—91; Burton, R. G., 1931, 1933; Cahalane, 1943; Morris, 1931; Swire, 1930). Es handelte sich dabei, nach den Beobachtungsangaben zu schließen, jedoch wohl stets um Familien aus einem ♀ mit seinen fast erwachsenen Jungen, seltener auch von einem ♂ begleitet, was auch Blanford (1888—91) und Ismail (1960) ganz generell für alle Beobachtungen mehrerer Tiger zusammen außerhalb der Paarungszeit annehmen. Die Jungtiere können bis zum Alter von etwa 2 Jahren bei der Tigerin bleiben (Burton, R. G., 1933 und Ismail, 1960). Bei allen diesen Beobachtungen ist ein jagdlicher Zusammenhalt beider Partner nur beim Angriff auf wehrhaftes Großwild (Elefanten, Büffel) bekannt geworden (Anderson, 1926; Narayan, 1927). Ein strategisches Vorgehen bei der Jagd scheint jedoch kaum vorzukommen, wenn auch die Bombay Nat. Hist. Soc. angibt (1935), daß zuweilen (selten) Treibjagden von einer Tigerfamilie ausgeübt würden. Nach Singh (1956) tötet im Falle eines zusammen streifenden Tigerpaares der männliche Partner die Beute, im Gegensatz zu Löwe und Leopard, wo dies gewöhnlich von den weiblichen Tieren besorgt wird.

In ähnlich geringer Häufigkeit wie beim Tiger scheint ein Zusammenleben zweier Individuen beim Jaguar aufzutreten, der normalerweise gleichfalls Einzelgänger ist. Wenn zwei Jaguare zusammen beobachtet werden, dürfte es sich ebenfalls meistens um eine Mutter mit einem älteren Jungen handeln. Zur Paarungszeit bleiben ähnlich wie beim Tiger beide Geschlechter näher beieinander (Brehm). Sie unterstützen sich wohl gegenseitig beim Kampf, jagen aber kaum gemeinsam (vergl. dazu auch den wohl weitgehend unter künstlichen Bedingungen aufgenommenen Jaguar-Spielfilm „Wilde Katzen“ von W. Disney).

Wiederum ähnliche Verhältnisse sind beim Leoparden zu finden. Allerdings sind bei diesem schon gewisse fortgeschrittenere soziale Tendenzen festzustellen. Obwohl auch die Leoparden meist allein umherstreifen, trifft man doch häufig zwei oder sogar drei zusammen jagende Leoparden an. Es sei an dieser Stelle eine Beobachtung von Grzimek (1959) angeführt, der eines Tages im Tiefflug über dem Ngorongoro-Krater (Ostafrika) unter anderem zwei Leoparden sah, die auf der Jagd waren, und sich daraufhin am Kraterboden absetzen ließ:

„Die beiden Leoparden haben inzwischen einen der Schabracken-Schakale gefangen, es muß ganz schnell gegangen sein. Nun spielen sie mit dem

toten Tier wie Katzen mit einer Maus. Der eine springt noch einmal darauf zu, packt den Schakal im Genick und gibt ihm einen Prankenschlag, daß er ein Stück wegfliegt. Der andere Leopard hat im Gras gelauert. Nun schnellert er mit einem großen Satz vor und ‚fängt‘ den toten Schakal noch einmal.“

Dieses Verhalten ist als „Stauungsspiel“ in der Form des „Fangballspieles“ im Sinne Leyhausens (1956 a) aufzufassen, wie es bei jeder Katze beobachtet werden kann. Wichtig dabei ist jedoch, daß im vorliegenden Fall zwei Leoparden koordiniert beteiligt sind. Diese Koordination beim Spiel, bei dem sämtliche Teilhandlungen des normalen Beutefangs ausgeführt werden, wenn auch völlig regellos einander folgend, weist darauf hin, daß auch eine Koordination zweier Leoparden beim wirklichen Beutefang möglich ist.

Den Beweis dafür liefern verschiedene Beobachtungen an indischen Leoparden. Nach Berg (zit. nach Krumbiegel, 1953) sollen „Leoparden Hulmane durch schnelles Klettern verwirren und ‚kopflös‘ machen, so daß sie in der Angst sogar fehlgreifen und abstürzen [desgl. auch nach Morris, 1953 a; Kumar, 1955]. Ein Leopard schüttelte sogar die Affen von dünnen Zweigen herunter, der andere lauerte ihnen am Boden auf“. Ähnliches berichtet Ali Khan (1938), der ein Leopardenpaar auf der Langurjagd beobachtete. Nach Beobachtungen von Mosse (1930/31) und Angabe von Singh (1956) schlägt bei gemeinsamem Jagen eines Leopardenpaares normalerweise wie beim Löwen das ♀ die Beute.

Der Paarzusammenhalt ist beim Leoparden oft sehr eng, wie viele Beobachtungen besonders indischer Leopardenpaare beweisen (z. B. Donald, 1926; Morris, 1931 b). Gleicherweise bleiben auch die Jungen oft lange bei den Eltern (z. B. Beobachtungen von Burton, R. W., 1931). Werden mehr als drei Leoparden zusammen beobachtet, so dürfte es sich fast immer um den Fall handeln, daß fast erwachsene Jungtiere mit den Eltern herumstreifen. Es liegt auch eine Beobachtung eines Leopardenpaares vor, das mit zwei halberwachsenen und zwei kleinen Jungen eines späteren Wurfes zusammen war (Morris, 1941). Dabei war die festgestellte Marschordnung äußerst interessant: Anführend das ♂, dann die beiden halberwachsenen Jungen, dann die beiden kleinen Jungen, zuletzt das ♀.

Das Verhalten des Leoparden stellt somit infolge der Möglichkeit jagdlicher Koordination eine erste Vorstufe zum Verhalten des Löwen dar, bei dem diese Koordination mehrerer Individuen, wie oben beschrieben, zur höchsten Ausbildung gelangt. Der Zusammenschluß zweier oder dreier adulter Leoparden kann also über den meist sich nur in geringem Maße jagdlich auswirkenden Zusammenschluß zweier Individuen bzw. der Paarbildung bei Tiger und Jaguar hinaus als Ansatz zur Bildung echter Verbände wie die Rudel des Löwen betrachtet werden.

Der Irbis als letzter Vertreter der Pantherkatzen soll wiederum meist Einzeljäger sein. Jedoch sagt Schaposchnikoff (1956), daß Irbisse auch manchmal in Gruppen jagen und berichtet eine Beobachtung von einem Familienverband von 5 Tieren, die ein Wildschwein überfielen, dabei alle

aber fast gleichzeitig über ihr Opfer herfielen und somit keine Koordination bei der Jagd zeigten.

Bei der Gesamtbeurteilung dieses Verhaltensmerkmals — Geselligkeit — müssen wir uns einschränkend jedoch bewußt bleiben, daß die Neigung zur Geselligkeit bei diesen Arten im allgemeinen individuell variabel sein kann und so lediglich das Durchschnittsverhalten als nicht absolutes Merkmal herangezogen werden kann. Es können in dieser Beziehung selbst so seltsame Verhaltensweisen auftreten wie ein fester Zusammenschluß von Leopard und Tigerin, auch zur gemeinsamen Jagd, wobei der Leopard normalerweise die Beute schlägt und die Tigerin nur bei zu großem Wild ebenfalls am Schlagen beteiligt ist (Ali Khan, 1936). Ein von Montearth (1936) beschriebenes Zusammenleben von Leoparden und Wildschweinen (nicht Bären, wie Krumbiegel, 1953 fälschlicherweise übersetzt!) dürfte dagegen lediglich ein gegenseitiges Dulden bei Kommensalismus der Wildschweine gewesen sein.

Ergebnis:

Als einzige der behandelten Arten bildet der Löwe größere Rudel, die auch gemeinsam jagen. Die Löwen legen dabei eine erstaunliche Strategie und Zusammenarbeit an den Tag. Ansätze zu diesem Verhalten sind beim Leopard zu finden, der so dem Löwen am nächsten zu stehen scheint. Der Leopard zeigt aber auch in seiner diesbezüglichen Verhaltensweise starke Ähnlichkeit mit Jaguar und Tiger, so daß er zwischen diesen und dem Löwen eine Mittelstellung einnimmt. Der Irbis schließt an die Verhältnisse bei jenen an. Stammesgeschichtlich ist das Einzeljägartum als ursprünglich anzusehen, aus dem sich über Zwischenstufen, wie sie der Leopard zeigt, die Verbandsbildung des Löwen entwickelte.

e) Paarungsverhalten

Leyhausen (1950) nimmt für den Normalfall deutliche Unterschiede in der Heftigkeit des Begattungsausgangs bei Löwe und Tiger an. Es ist nun nachzuprüfen, wieweit diese Aussage berechtigt ist, bzw. ob hierin tatsächlich bezeichnende Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bestehen, die als Verwandtschaftskriterium herangezogen werden können.

Leyhausen stellt fest, daß der Ausgang der Begattung beim Löwen recht ruhig ist, und führt gegensätzlich lautende Berichte, wie von Cooper (1942) auf Abweichungen infolge außergewöhnlich stark aufgetauter Erregung zurück. Cooper machte seine Untersuchungen an Löwen, bei denen die Geschlechter getrennt gehalten und erst zur Begattung für ganz kurze Zeit zusammengelassen wurden. Bei einer von Cooper beschriebenen Gruppe gerade geschlechtsreif gewordener Tiere, in der ausnahmsweise die ♂♂ und ♀♀ noch zusammenlebten, ergab sich ein deutlicher

Gegensatz zu seinen übrigen Beobachtungen, indem die Begattung ruhig ablief. — Der Begattungsausgang beim Tiger wird dagegen von *Leyhausen* als heftig angegeben.

Angaben aus freier Wildbahn liegen für diese Verhaltensweise leider nur wenige vor. Für den Löwen scheinen die Mitteilungen *Guggisbergs* (1960) die Vermutung zu bestätigen, daß der Paarungsausgang meist sehr ruhig vonstatten geht und daß auch der Nackenbiß, den *Antonius* (1939) als „Symbolhandlung“, als Verhaltenrelikt, ansieht, meistens unterbleibt oder nur angedeutet wird.²³⁾ (Bei der Hauskatze als darin primitiver Felidentart wird der Nackenbiß schon zu Beginn der Kopula genommen und dauert während der ganzen Phase an [*Whalen*, 1963].) Doch kommen nach anderen Autoren auch z. T. starke Verwundungen bei der Paarung vor, einerseits bei der Löwin durch Biß des Löwen (*Adams*, 1960), andererseits beim Löwen durch Prankenschläge der Löwin nach Ende der Begattung. Heftiger Begattungsausgang scheint bei jüngeren Löwen häufiger vorzukommen als bei älteren.

Vom Tiger ist dafür aus dem Freiland fast nichts bekannt.²⁴⁾ Beim sibirischen Tiger fand *Doerries* (1927/28) Brunstplätze, die „Spuren von Raufereien größeren Umfanges aufwiesen“. Wahrscheinlich gingen diese Spuren aber weniger auf die Begattung als auf Kämpfe der ♂♂ zurück. Von Raufereien nach der Begattung spricht jedoch auch *Baikoff* (1925).

Nach meinen Zoobeobachtungen können für den Löwen diese Angaben voll bestätigt werden. Die Begattung geht normalerweise verhältnismäßig ruhig vor sich, meist von leisem bis mittelstarkem Knurren der Löwin, im Moment des Genitalkontaktes auch des Löwen begleitet. Aber auch diese Geräuschkulisse kann noch wegfallen, so daß in selteneren Fällen die Begattung ganz ruhig verläuft. Der Ausgang ist meist ebenfalls recht ruhig; der Löwe tritt zur Seite, die Löwin bleibt liegen bzw. läßt sich auf die Seite oder den Rücken rollen. Der Nackenbiß bei der Kopula kann stattfinden (Taf. XVIII, Fig. 66), häufiger aber unterbleiben, bzw. wird meist nur symbolisch über dem Nackenfell des ♀ ausgeführt (Fig. 67).

Die Begattung beim Tiger ist dagegen meist sehr geräuschvoll; das Knurren und Grollen des ♀ steigert sich kurz vor dem Nackenbiß, der gleichzeitig mit der Ejakulation erfolgen dürfte (*Antonius*, 1943), sehr stark bis zum röhrenden Brüllen, desgl. dann auch beim ♂. Der Ausgang ist jedoch oft sehr ruhig, so daß in der Begattung des Tigers ein Unterschied zum Löwen, der unter nicht ganz natürlichen Bedingungen, wie *Cooper* beschreibt, genau gleiches Verhalten während der Paarung besitzen kann, höchstens quantitativ besteht, nicht aber qualitativ.

²³⁾ Gute Bilder von einer Löwenkopulation in freier Wildbahn gibt *Kühme* (Z. f. Säugetierkde. 31: 205—213, 1966).

²⁴⁾ Neuerdings schreibt *Perry* (1965) in seiner Zusammenstellung von Freilandbeobachtungen: „In the act of mating the tiger, roaring, seizes the tigress's nape, and she may be severely torn by his fangs and talons; while he for his part is careful to retreat immediately the mating is concluded, before the tigress can strike him.“

Beim Leoparden können alle nur denkbaren Arten des Begattungsausganges verwirklicht werden. Die Begattung selbst kann zuweilen sehr ruhig verlaufen, manchmal auch von Schnurren begleitet, das am Ende in Grollen übergehen kann, oder auch von leisem Knurren und Grollen während der ganzen Paarung; sie kann aber auch, was häufiger der Fall ist, sehr geräuschvoll vonstatten gehen, von starkem Grollen begleitet, das sich kurz vor oder im Moment des Nackenbisses zu lautem, durchdringenden Kreischen, manchmal auch zu gurgelndem Schreien des ♂ und zu Knurren des ♀ steigert.

Für den Ausgang der Begattung gibt es folgende Möglichkeiten:

♂ tritt oder springt zur Seite oder zurück.

♀ 1. Bleibt liegen, läßt sich auf die Seite oder den Rücken rollen,

2. springt auf,

3. läßt sich auf den Rücken fallen und schlägt mit den Pranken nach dem ♂ (häufigster Ausgang, Taf. XVIII, Fig. 70),

4. springt auf und schlägt nach dem ♂.

Diese verschiedenen Möglichkeiten können sogar vom gleichen Paar im Verlaufe einer Paarungsperiode, ja manchmal am gleichen Tag verwirklicht werden und erscheinen demnach als äußerst stark von der jeweiligen Erregung und Stimmung der Partner abhängig. Für das Freileben des Leoparden schildert die Bombay Nat. Hist. Soc. (1935) die Begattung wie folgt: „Their mating is accompanied by noisy demonstrations, by snarling and spasmodic roarings“.

Ähnlich erscheinen die Verhältnisse auch beim Jaguar. Allerdings liegen mir für diese Art nicht genügend Beobachtungen für dieses Verhalten vor, so daß keine Einteilung und Häufigkeitsanalyse wie beim Leoparden stattfinden kann. Im Ganzen gesehen entsprechen die Begattung bei Leopard und Jaguar mehr der des Tigers als der des Löwen. Die Unterschiede sind jedoch nicht ständig vorhanden, sondern bei allen Arten kommen alle Möglichkeiten vor, nur in verschiedener Häufigkeit, woraus sich die Abweichungen der Arten voneinander erst ergeben. Der Löwe wäre dabei den anderen Arten gegenüber zu stellen, da bei ihm die Begattungen unter Normalbedingung fast stets ruhigen Verlauf und ruhigen Ausgang nehmen.

Das Unterlassen des Nackenbisses ist keine Einzelercheinung des Löwen. Beim Leoparden kann in manchen, wenn auch selteneren Fällen, der Nackenbiß ebenfalls nur angedeutet werden, ohne daß das ♂ wirklich zufaßt.

Der quantitativ abweichende Paarungsverlauf des Löwen muß wohl im Zusammenhang mit seiner geselligen Lebensweise gesehen werden, d. h. nicht als selbständig verwertbare Erscheinung, sondern von letzterer abhängig.

In diesem Zusammenhang zeigt auch allein der Löwe die von Leyhausen so benannte „Eifersuchsreaktion“, wobei während der Paarungszeit das ♂ gegen alle anderen Rudelmitglieder bzw. im Zoo gegen Menschen, die in die Nähe des Paares kommen, äußerst angriffslustig wird (Leyhausen), während Tiger, Leoparden und Jaguare als Arten, die sich gewöhn-

lich nur zur Paarung zusammenfinden, sich gerade in dieser Zeit sehr anschmiegsam zeigen.²⁵⁾

Ergebnis:

Unterschiede im Verlauf und Ausgang der Begattung sind bei den beobachteten Arten nur quantitativer Art. Beim Löwen ist die Paarung und ihr Ausgang meist sehr ruhig, bei Tiger, Leopard und Jaguar meist heftiger. Diese Unterschiede können jedoch nicht systematisch verwertet werden, da sie von der Lebensweise der Arten abhängig erscheinen.

f) „Artcharakter“

Über den „Artcharakter“ von Löwe und Tiger schreibt der Tierlehrer T o g a r e (1940) in etwas volkstümlich-vermenschlicher Ausdrucksweise, die uns aber hier nicht weiter zu stören braucht, folgendes (unwesentliche Partien sind herausgekürzt): „Der Löwe, besonders der männliche, ist von leicht zu erfassender, meist stetig bleibender Wesensart. Ein behagliches und möglichst beschauliches Dasein geht ihm über alles. Die Löwin ist von lebhafterem Temperament, bei weitem aber nicht so lebhaft wie der Tiger. Der Tiger ist ein ausgesprochener Choleriker. Er ist seelisch weich und anschmiegsam. Schnell aber erwacht um geringfügiger Ursache willen auch der Jähzorn in ihm. Dann schnellt er mit gewaltigem Fauchen voran. Aber solch brüllendes Fauchen und ein blitzschneller Hieb genügt für gewöhnlich auch schon, seinen Zorn abklingen zu lassen. Der Löwe frißt sozusagen seinen Groll und Zorn in sich hinein, ohne zunächst viel mehr als ein unwilliges Knurren von sich zu geben. Ein Löwe, der vielleicht wochenlang verbissenen Grimm in sich aufgespeichert hat, wird zu einem furchtbaren Gegner. Mit geradezu taktischem Genie geht er eines Tages zum Angriff vor, nachdem er tage- und tagelang alle Schwächen des Feindes beobachtet und in scheinbar harmlosen Manövern geprüft hat.“

Zu dieser Aussage des mit beiden Arten erfahrenen Dompteurs kann ich persönlich mangels Dressurerfahrung kaum etwas hinzufügen; es bleibt allerdings fraglich, mit wieviel Löwen T o g a r e derartige Erlebnisse (überlegte Angriffe) hatte, um sicher verallgemeinern zu können. Nach meinen Beobachtungen des Verhaltens der anderen Arten können Leopard und Jaguar darin mehr dem Tiger verglichen werden. Die Sonderstellung des Löwen, die sich auch in der oben schon erwähnten Eifersuchtsreaktion ausdrückt, welche auch T o g a r e hervorhebt, ist jedoch, wie zuvor für den

²⁵⁾ Zum Verhalten des Tigers bemerkt hierzu M a z á k (1965): „Die Paarungszeit bringt einen bemerkenswerten Stimmungswechsel bei den Brunsttieren mit sich, vorwiegend bei den Tigerinnen, die Männchen sind immer viel ruhiger. Die Tigerin kann in einem Augenblick ihren Kopf zärtlich am Kopf ihres Partners reiben und im nächsten Moment, durch nichts verursacht, gegen ihn heftig mit den Pranken losgehen.“

Begattungsausgang gesagt, weniger auf tatsächlich verwandtschaftlich stärkere Trennung zurückzuführen, sondern als Folge der in sozialer Hinsicht geänderten Lebensweise des Löwen anzusehen.

Der Löwe muß im „Charakter“ als gesellig lebende Art anpassungsfähiger und weniger leicht durch Artgenossen erregbar sein, als die mehr als Einzelgänger oder paarweise lebenden Arten, die meist bei der Begegnung mit einem Artgenossen mit diesem in Territoriumsstreitigkeiten kommen. In der Brunstzeit ist es dann genau umgekehrt; durch stärkere „Anschmiegsamkeit“ der Partner muß eine leichtere Kontaktfähigkeit der Einzelgänger hergestellt werden, während der Löwe sich dann meistens die anderen Geschlechtsgenossen im Rudel als mögliche Konkurrenten vom Hals halten muß.

Ergebnis:

Im „Artcharakter“ unterscheiden sich nach T o g a r e Löwe und Tiger sehr deutlich; Leopard und Jaguar kommen dem Tiger nahe. Ein Schluß zur Verwandtschaft ist daraus nicht zu ziehen, da diese Sonderstellung des Löwen im Zusammenhang mit seiner abweichenden Lebensweise gesehen werden muß.

g) Aktivität

Nach Freilandbeobachtungen wird die allgemeine Aktivität der Pantherkatzen als recht unterschiedlich geschildert. Löwen sind recht träge und werden oft ruhend angetroffen, während Leopard, Jaguar und Tiger eher als in dauernder Bewegung befindlich beschrieben werden. Dagegen steht nun eine Beobachtungsreihe im zoologischen Garten (H a a s, 1958), nach der die Trägheit aller untersuchten Pantherkatzen in zeitlicher Erfassung überraschend hoch erscheint. Dabei nimmt ein ausgewachsenes Tigerpaar mit 16 bis 18 Stunden Schlafzeit pro Tag die Spitze ein. Bei sechs erwachsenen Löwen ergab sich eine solche Zeit von 10 bis 16 Stunden. Etwa die gleiche Zeit verbringen auch Leoparden und Jaguare schlafend. Die übrigen Tätigkeitsstufen der beobachteten Tiere entsprechen sich ebenfalls.

Diese unter gleichen Bedingungen stattfindenden Beobachtungen könnten zu dem Schluß führen, daß die in Frage kommenden Arten anlagemäßig ähnlichen Aktivitätsdrang besitzen und daß die in freier Wildbahn davon anscheinend abweichende Aktivität nur auf die verschiedenen Bedingungen zurückzuführen ist, unter denen die einzelnen Arten leben. So kann der Löwe durch seine gesellige Lebensweise sich größere Ruhepausen gestatten als z. B. der Tiger, der als Einzeljäger größere Schwierigkeiten hat und meist länger jagen muß als die meist im Verband operierenden Löwen.

Dabei ist jedoch nicht zu übersehen, daß der Bewegungsdrang des Löwen den anderen Arten gegenüber tatsächlich absolut geringer erscheint, da deren Bewegung — Hin- und Herlaufen u. a. — meist mit deutlich größe-

rer Intensität als beim Löwen geschieht, wenn sie auch der Zeitdauer nach ihm etwa entspräche. Nach eigenen Beobachtungen laufen Leoparden, Jaguar und Tiger durchschnittlich jedoch auch zeitlich länger als Löwen. Allerdings kann ich dafür vorläufig exakte Zahlen nicht in ausreichendem Umfang angeben. Bei dieser Frage ist auch zu berücksichtigen, daß die Zoonhaltung mit gleichen Käfigbedingungen sich insofern eventuell verschieden auf die Aktivität auswirkt, als die Arten im Freileben verschiedene Biotope besitzen.

Wenn aber auch der Tiger, und Leopard und Jaguar ebenso, größeren Aktivitätsdrang als der Löwe besitzt, so mag im Grunde die spezifische Energieproduktion sich doch bei allen Arten entsprechen; sie wird aber beim Löwen außer durch Umsetzen in Bewegung auch in großem Umfang durch Brüllen abreagiert, was bei den anderen Arten nur in weit geringerem Maße eine Rolle spielt (vergl. aber dazu auch *Le y h a u s e n*, 1950).

Eine anlagemäßig feste Tagesperiodizität bzw. -einteilung ist, soweit dies nach der Auswertung von Freilandbeobachtungen und nach Zoo-beobachtungen möglich ist, nicht festzustellen. Festzuhalten ist lediglich, daß Hauptaktivitätsperioden meist in den Dämmerungsphasen liegen. Vom Löwen ist bekannt, daß er gerade darin große Plastizität zeigt. Ursprünglich, ohne die Bejagung durch den Menschen, waren die Löwen wohl genauso Tag- wie Nachttiere. Als dann aber in vielen Gebieten Afrikas die Verfolgung immer stärker wurde, gingen sie dort ganz zur nächtlichen Lebensweise über. Nach Einrichtung von Nationalparks in verschiedenen Gebieten stellte sich allmählich wieder die alte Lebensweise ein (*G u g g i s b e r g*, 1960).²⁶⁾

In den zoologischen Gärten weicht in den Aktivitätszeiten der Irbis etwas von den übrigen Arten ab, durch stärkere Verschiebung in die Nacht. Das mag wenigstens zum Teil jedoch auch damit zusammenhängen, daß die Außentemperatur dem kälteliebenden Irbis in unserem Klima nachts mehr zusagt als am Tage. Jedenfalls zeigte sich in einer Beobachtungsserie bei warmem Herbstwetter nach plötzlichem Temperatursturz bei einem Individuum des Krefelder Tierparks auch stärkere Tagesaktivität. Winterbeobachtungen liegen mir leider nicht vor.

Ergebnis:

In der Bewegungsaktivität dürfte sich der Löwe von Tiger, Leopard und Jaguar durch eine etwas größere Trägheit unterscheiden, während sich jene Arten darin etwa untereinander entsprechen. Der Löwe reagiert dagegen anscheinend mehr Energie durch Brüllen ab als die anderen Arten.

²⁶⁾ Nach Drucklegung dieser Arbeit erschienen „Beobachtungen zur Soziologie des Löwen in der Serengeti-Steppe Ostafrikas“ von *W. Kühme* (*Z. f. Säugetierkde.* **31**: 205—213, 1966), worin im Gegensatz zur Ansicht *Guggisbergs* festgestellt wird, daß der Löwe auch in den Gebieten ausgesprochen nachtaktiv sei, wo er nicht bejagt wird.

h) Anschneiden der Beutetiere

Zur Feststellung, ob ein Riß von einem Tiger oder einem Leoparden herrührt, haben indische Jäger entdeckt, daß sich die Stelle, an der die beiden Arten an ihren Beutetieren zu fressen beginnen, normalerweise grundsätzlich unterscheidet (Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Burton, R. G., 1933; Christopher, 1937b; Kadambi, 1953; Pillai, 1959). Tiger fressen zuerst das Fleisch der Hinterkeulen, während Leoparden vorne, an Schulter und Brust beginnen. Nur in Ausnahmefällen (Pillai, 1959) beginnen alte Leoparden auch wie Tiger hinten zu fressen, während noch seltener das umgekehrte vorkommt, d. h., daß Tiger das Verhalten eines Leoparden zeigen.

Die Art und Weise, wie ein Beutetier aufgerissen, wie mit den Eingeweiden verfahren und wo der Riß angeschnitten wird, erscheint als Teil der den Pantherkatzen angeborenen Verhaltensweisen, wie aus einigen Beobachtungen von Adamson (1960) hervorgeht. Die von ihr isoliert aufgezogene Löwin hatte keine Möglichkeit, die Methode des Aufreißen und Behandeln von Beutetieren zu übernehmen oder zu erlernen (als Teil-Kaspar-Hauser-Versuch wertbar), zeigte aber bei der ersten sich ihr dazu bietenden Gelegenheit das gesamte Verhaltensinventar, das von Löwen nach vielen übereinstimmenden Freilandbeobachtungen dabei angewandt wird. Gleiches gilt für die von Carr (1962) aufgezogenen Löwen.

Wir können demnach die Methode, wie ein Riß angeschnitten wird, die nach dem eingangs Mitgeteilten bei wenigstens zwei Arten einen deutlichen Unterschied aufweist, als Kriterium für die Verwandtschaftsfrage heranzuziehen versuchen. Ausnahmen, die bei diesem Verhaltensmerkmal öfters vorkommen, sind darauf zurückzuführen, daß, wie aus eigenen Zoobeobachtungen hervorgeht, die Pantherkatzen gerade beim Fressen große Individualisten sein können, die z. T. ihre ganz persönlichen Methoden entwickeln, was besonders bei alten Tieren zu größeren Normabweichungen führen kann.

Diese Abweichungen sind für unsere Fragestellung jedoch von geringem Interesse. Wir wollen uns daher auf die Beschreibung der üblichen Methoden des Beuteanschneidens beschränken, soweit sie aus übereinstimmenden Freilandbeobachtungen als genügend gesichert angesehen werden können:

a) Löwe: (nach Adamson, 1960; Cahalane, 1943; Carr, 1962; Guggisberg, 1960; Jobaert, 1954; Selous, 1908; Ullrich, 1962; Yates, 1935)

1. Aufreißen des Beutetieres an dünner Hautstelle zwischen den Hinter-schenkeln, am Abdomen.
2. Herauszerren der Eingeweide; Ausdrücken der Därme mittels Durchziehen durch die Vorderzähne, Fressen eines Teiles derselben; Zur-Seite-Schaffen (einige Meter) der Reste von Magen und Därmen und von deren Inhalt, Verscharren dieser Teile (an dafür ungeeigneten Lokalitäten oft

nur Ausführen einiger „symbolischer“ Scharrbewegungen; Fressen von Leber, Niere, Herz und Lunge.

3. Beginn des weiteren Fressens am Rippenfleisch oder an Weichen und Keulen.

b) Leopard: (nach Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Burton, R. G., 1933; Christopher, 1937b; Kadambi, 1953; Pillai, 1959; Yates, 1935; Zukowsky, 1924)

1. Aufreißen des Beutetieres zwischen den Hinter- oder Vorderschenkeln oder vorne am Bauch.

2. Herauszerren der Eingeweide; Zur-Seite-Schaffen des Restes von Magen und Därmen und Verscharren dieser Teile; Fressen der inneren Organe.

3. Beginn des Fressens am Rippenfleisch, nur selten an den Keulen (bei starken, alten Leoparden).

c) Tiger: (nach Anderson, 1955 und 1957; Blanford, 1888—91; Bombay Nat. Hist. Soc. 1935; Burton, R. G., 1909 und 1933; Christopher, 1937b; Kadambi, 1953; Pillai, 1959)

1. Aufreißen des Beutetieres zwischen den Hinterschenkeln.

2. Herauszerren von Magen und Därmen, Zur-Seite-Schaffen und Verscharren; Fressen der inneren Organe.

3. Beginn des Fressens an den Hinterkeulen.

d) Irbis: (nach Schaposchnikoff, 1956, nur eine Beobachtung zum Anschneiden eines erlegten Bären)

Fressen der inneren Organe und des hinteren Körperteiles, von der Analregion her.

Vom Jaguar liegen mir für diese Verhaltensweise leider keine Angaben vor, so daß diese Art nicht einbezogen werden kann. Bei den behandelten Arten zeigt sich, daß die Art und Weise und die Stelle des Aufreißen der Beutetiere gleich ist, nur beim Leoparden größeren Spielraum hat als bei den anderen Arten. Für unseren Punkt 2, die Behandlung der Eingeweide, dürfte ebenfalls ziemliche Gleichheit vorliegen, jedenfalls im abschließenden Verscharren. Ein Unterschied, der den Löwen herausheben könnte, bestünde höchstens darin, daß dieser mehr vom Darmtrakt zu fressen scheint, ehe der Rest weggeschafft und verscharrt wird.

Die eingangs aufgezeigten Unterschiede liegen in Punkt 3; während jedoch danach Tiger und Leopard recht deutlich getrennt sind, ist der Löwe keiner der beiden Arten allein anzuschließen, da sein Verhalten darin weniger stark festgelegt erscheint und er sowohl am Rippenfleisch wie der Leopard, als auch an den Keulen wie der Tiger beginnen kann. Nähere Beziehungen zeigen sich aber eher zum Leoparden, da bei diesem alte Individuen öfters auch hinten zu fressen beginnen, also dann ähnliche Plastizität wie der Löwe zeigen; daß der Tiger wie ein Leopard vorne beginnt, geschieht, wie bereits erwähnt, weit seltener. Da das Anschneiden beim Irbis — nach der einen vorliegenden Beobachtung — wie beim Tiger von hinten her geschieht, könnte dieses Verhalten das ursprünglichere sein.

Ergebnis:

In der Methode des Anschneidens der Beutetiere und der Stelle, an der jene angefressen werden, unterscheiden sich nach der Jagdliteratur besonders Tiger und Leopard deutlich, während der Löwe ein mehr intermediäres Verhalten zeigt, näher aber dem Leoparden anzuschließen ist. Das Verhalten des Tigers erscheint als das ursprünglichere, da es beim Irbis ähnlich zu sein scheint.

4. Genetischer Vergleich an Hand zwischenartlicher Bastarde**a) Pantherkatzenbastarde**

Von den Pantherkatzen waren mit Ausnahme des Irbis bereits alle Arten in verschiedener Kombination an Kreuzungen beteiligt. Auch die Bastardierung mit einem Angehörigen der *Felinae*, dem Puma, mit Leopard und Jaguar ist gelungen und zeigt, wie eng die verwandtschaftlichen Beziehungen auch über die Unterfamiliengrenze hinaus bei den Feliden sind. Die durchgeführten Kreuzungen zwischen Pantherkatzen, soweit sie Erfolg hatten bzw. die Jungtiere aufgezogen werden konnten, veranschaulicht folgendes Schema (nach Angaben von Burton, R. G., 1933; Krumbiegel, 1953; Rörig, 1903):

	Löwe	Tiger	Jaguar	Leopard	Irbis
Löwe	++	+	+	+	—
Tiger	+	++	—	+	—
Jaguar	+	—	++	+	—
Leopard	+	+	+	++	—
Irbis	—	—	—	—	++

Bei einer Kreuzung Tiger \times Leopard erfolgten zweimal Frühgeburten, so daß gesicherter Erfolg hier noch aussteht (Röhrig, 1903). Einen möglichen Bastard Tiger \times Leopard aus freier Wildbahn erwähnt Burton, R. G., (1933).

Zum Teil wurden auch schon Rückkreuzungen der Bastard- ♀♀ mit ihren Elternarten oder aber auch Kreuzungen dieser mit anderen Arten vorgenommen (Rörig, 1903; Leyhausen, 1950; Guggisberg, 1960):

	Löwe \times Tiger	Löwe \times Leopard	Leopard \times Jaguar
Löwe	+	—	+
Tiger	—	—	—
Jaguar	—	—	+
Leopard	—	—	—

Die Bastard- ♂♂ sind, soweit bei Löwen-Tiger-Bastarden untersucht, unfruchtbar, infolge unvollständiger Spermio-genese. Bei Untersuchung von Rötelmastbastarden stellt Spahnhof (1960) als Ursache der Sterilität der

F1-♂♂ ebenfalls die Unfähigkeit zur Spermienbildung fest. Die Ursache der gehemmten Spermiogenese ist jedoch noch offen. Es handelt sich offenbar um ein bei allen männlichen Säugerbastarden (Artbastarde) gleiches Prinzip. Allerdings soll nach unsicheren Berichten (Fitzinger, 1869) einmal mit einem Leopard-Jaguar-Bastardpaar weiter gezüchtet worden sein, was eine außerordentlich nahe Verwandtschaft beider Ausgangsarten voraussetzt.

Rückkreuzung in zweiter Generation wurde lediglich, wie bei der Besprechung der Fellzeichnung bereits behandelt, mit einem Bastard-♀ Löwe/Tiger \times Löwe mit einem Löwen erfolgreich durchgeführt (K e m n a, 1953).

Während die Bastarde der Pantherkatzen untereinander durchaus normal und so groß oder durch Luxurieren größer als die Elternarten sind, blieb ein Leopard-Puma-Bastard klein, anfällig und im Verhalten „etwas stumpfsinnig“ (R ö r i g, 1903; H a l t e n o r t h, 1936b), und zeigt somit eine verwandtschaftlich stärkere Trennung der Ausgangsarten, die ihrer Stellung in zwei verschiedenen Unterfamilien entspricht.

Luxurieren ist besonders von Löwen-Tiger-Bastarden als Regel bekannt; Leopard-Jaguar-Bastarde erreichen etwa Jaguargröße (Fitzinger, 1869), ein auffälliges Luxurieren trat bei ihnen nicht auf. Bei Bastarden stärker ungleichgroßer Arten, wie Löwe und Leopard, ist über ein mögliches Luxurieren ohne weiteres keine Aussage zu machen; die Tiere erreichen jedoch fast die Größe der Löwenmutter und sind weit größer als der Leopardenvater.

Verbunden mit dem Luxurieren der Körpergröße bzw. diese wohl bewirkend, ist bei Löwen-Tiger-Bastarden eine auffallend starke Entwicklungsverzögerung; so beginnt die Mähne der männlichen Tiere sich erst mit etwa 6 Jahren richtig zu entwickeln (L e y h a u s e n, 1950) (Vergleich: Löwe mit etwa 2[–3] Jahren). Das Luxurieren der Körpergröße verschwindet bei Rückkreuzung; der von L e y h a u s e n beschriebene Löwen/Tiger \times Löwe-Bastard war klein, anfällig und machte „den Eindruck einer kleinen rachitischen Löwin“.

Noch anfälliger waren die Rückkreuzungen dieses Tieres mit einem Löwen (= Rückkreuzung in zweiter Generation). Meist wurden die Würfe bereits tot aufgefunden; wenn nicht, starben die Jungtiere, bis auf zwei, in kurzer Zeit an Nabelinfektionen. Von den beiden überlebenden Individuen starb eines im Alter von 95 Tagen durch Gefäßruptur. Außerdem ergaben sich Schwierigkeiten beim Zahndurchbruch (K e m n a, 1953).

Die Rückkreuzungen eines Leopard-Jaguar-Bastardes mit einem Jaguar scheinen dagegen glatter gegangen zu sein (R ö r i g, 1903). Ebenfalls recht gut entwickelt war nach einer noch vorhandenen Abbildung (Taf. XXIII, Fig. 82) eine Kreuzung eines Leopard-Jaguar-Bastardes mit einem Löwen.

Es scheint sich nach der Konstitution und der Größe der Bastarde und ihrer Rückkreuzungen demnach eine engere Verwandtschaft innerhalb der Gruppe Löwe-Leopard-Jaguar zu zeigen, weniger eng dagegen zum Tiger, da die Bastarde Löwe \times Tiger eine auffallende Entwicklungsverzögerung haben und die Konstitution der Rückkreuzung allgemein schlechter war.

Bei Löwe-Leopard-Bastarden sind diese Entwicklungsverzögerungen nicht gegeben; die Mähne der männlichen Tiere beginnt sich wie beim Löwen schon mit etwa 2 Jahren zu entwickeln (D o i, schriftl. Mitt.).

Um die umständlich langen Benennungen der Bastarde, wie sie bisher hier im Text gebraucht wurden, zu vermeiden, wurden im Amerikanischen kurze, prägnante Bezeichnungen geschaffen, die sich aus dem ersten Namensteil des Vaternieres und dem zweiten des Muttertieres zusammensetzen, nicht immer gerade sprachlich schön, dafür aber im Allgemeingebrauch praktisch sind, da sie zugleich die Angabe des Geschlechtes der Elternarten enthalten. Für Löwen-Tiger-Bastarde bestehen somit die Namen „Tigon“ (= **Tiger** ♂ × **Lion** ♀) und „Liger“ (= **Lion** ♂ × **Tiger** ♀), für Leopard-Löwen-Bastarde „Leopon“ (= **Leopard** ♂ × **Lion** ♀). Andere Namen scheinen zur Zeit noch nicht geprägt zu sein, da in den letzten Jahren nur Vertreter dieser Kreuzungstypen in verschiedenen Zoos lebten.

Für den wissenschaftlichen Gebrauch sind jedoch Bezeichnungen vorzuziehen in der Form z. B. *Panthera tigris* ♂ × *leo* ♀ (= Tigon), für Rückkreuzungen z. B. *Panthera leo* ♂ × (*leo* ♂ / *tigris* ♀) ♀, für Kreuzungen mit Vertretern anderer Gattungen z. B. *Panthera pardus* ♂ × *Puma concolor* ♀. Diese Form der Benennung läßt allein eine eindeutige Definition zu, auch im Hinblick auf Unterarten der Elternarten, soweit diese bekannt sind, z. B. *Panthera tigris sumatrae* ♂ × *leo* ssp. ♀.

Einzelbeschreibung der bekannten Großkatzen-Bastardtypen:

1. *Panthera tigris* ♂ × *leo* ♀ (Tigon) und *Panthera leo* ♂ × *tigris* ♀ (Liger) (Taf. XIX, Fig. 71—74; Taf. XXI, Fig. 77)

(Nach Beschreibungen und Abbildungen von Fitzinger, 1868; Heck, 1932; Krumbiegel, 1953; Leyhausen, 1950; Pocock, 1935; Rörig, 1903; Urbain & Rinjard, 1949, sowie der Auswertung von Unterlagen, die von Haltenorth freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurden, und eigener Untersuchungen von 4 Fellen adulter und 2 juveniler Bastarde und 3 Schädeln adulter Individuen, dazu Lebendbeobachtungen dreier Bastard-♀♀ im Parc zoologique du Bois de Vincennes, Paris.)

Sehr groß, meist sogar etwas größer als normale Löwen und Tiger.

Körperbau: Beinlänge und Rückenlinie etwa zwischen Löwe und Tiger, aber stark variierend. Profil abgewinkelt, z. T. aber Nase vorn höher, dadurch gewisser Ausgleich. Nasenbreite und -form etwa zwischen Löwe und Tiger, variierend. Fellgrundfarbe hell, fahl ockergelb bis rostgelbbraun, löwenähnlich, aber etwas intensiver im Ton. Helle Stellen an Kopf und Unterseite in hellerer Tönung der Grundfarbe bis weißlich. Zeichnung aus braunen, schattenhaften Streifen und Flecken, am Kopf und gegen das Schwanzende zu Zeichnung dunkler bis fast schwarz (am Schwanzende). Farbe des Felles und der Zeichnung abhängig von den Unterarten der Elterntiere, besonders des Tigers, danach heller oder dunkler, fahler oder satter. Streifen kurz, mit großem breiten Innenhof; meist, besonders hinten an der Flanke, übereinanderstehende langgezogene Rosetten oder Kurz-

streifen zu Ketten mit breiten Innenhöfen zusammengeflossen; vorn an der Flanke und an den Vorderbeinen meist mehr kürzere Streifen bzw. etwas gestrecktere Flecken, z. T. aber auch noch längere und dünnere Streifen; an Beinen und Hals gestreckte Solidflecken; auf Oberschenkel längere und dünnere Streifen. Streifenlänge und -breite und Zusammenfließen in Ketten abhängig von der Unterart des Elterntigers, weniger des Löwen, kürzer oder länger, mehr als Flecken oder mehr als Streifen (mehr als Flecken bei Bengaltiger, längere Streifen bei Java- oder Sumatratiger). Kurzstreifen mehr als Rosetten ausgebildet, d. h. Ränder um den Innenhof mehr in Einzelflecken aufgelöst als beim Tiger. Zahl der Flecken (Streifen) an der Flanke etwa 5—6 von Bauch- bis Rückenmitte, etwa 6—7 zwischen Vorder- und Hinterschenkel; nach Unterart der Elterntiere etwas variierend. Schwanz wie beim Tiger geringelt. Stirnzeichnung aus Solidflecken, die z. T. etwas seitlich gestreckt sind, in der Anordnung dem Typ I in Taf. XI, Fig. 38, ähnlich. Bei Jungtieren gesamte Fellzeichnung stärker tigerähnlich, Streifen allgemein länger. Bei ♂♂ in der Jugend nur Backenbart, im Alter (schwache bis mittelstarke) Halsmähne; bei einem Liger-♀ Backenbart und leichte Nackenmähne, gewisse Haarverlängerung auch in der Halsregion; ♀♀ sonst nur mit schwachem Backenbart (kann auch fehlen, wohl je nach Tigerunterart). Schwanzquaste sehr gering ausgebildet bis mittelstark (besonders bei älteren Tieren) (Taf. XIX, Fig. 72). Sonst keine Haarverlängerungen; Mähnenwirbel in der Lage wie beim Löwen variierend.

Schädel: Profillinie etwa intermediär zwischen Löwe und Tiger, mehr tigermäßig gewölbt; Schnauzenregion relativ etwas kürzer als beim Löwen. Stirnpartie ziemlich gleichmäßig gewölbt, bei alten ♂♂ flacher und mehr intermediär. Nasalia enden hinter den Maxillariaenden, sind aber dennoch kürzer als in der Regel beim Tiger und erscheinen dadurch mehr intermediär. Apertura nasi löwenmäßig breit, aber in der Umrißform dennoch tigerähnlicher. Foramen speno-palatinum mittelgroß (intermediär), variierend. Loch der Praesphenoidrostrumspitze mittelgroß bis groß, mehr leonin bis intermediär, in gleichem Ausmaß wie innerhalb einer Art variierend. Foramen stylomastoideum und Grube des Tympanohyale getrennt. Hinterrand des Gaumendaches als dreifacher Bogen, mittlerer aber kleiner als gewöhnlich beim Löwen, dadurch mehr intermediär. Unterkiefer: Kein Schaukelkiefer wie beim Löwen, aber tigrine konkave Wölbung löwenähnlicher weiter hinten als in der Regel beim Tiger, dadurch mehr intermediär.

Zähne: Merkmale der Elternarten in wechselnder Kombination, Löwenmerkmale überwiegen dabei (für Detailbeschreibung vergl. Kabitzsch, 1960).

Schädel- und Zahnmaße dreier Bastardschädel (♂♂, erster aus Senckenberg-Museum Frankfurt, zweiter und dritter Museum Wien):

Gesamtlänge	355	296	310
Condylbasallänge	320	269	278
Basallänge	301	254	266

Jochbogenbreite	260	202	212
Temporalbreite	67	59	62
Unterkieferlänge	245	202	208
P ³ -Länge	26,2	24,1	23,2
	—	25,1	—
P ⁴ -Länge	36,5	34,1	33,5
	34,6	32,5	34,5
P ₃ -Länge	20,6	18,0	16,4
	20,6	—	—
P ₄ -Länge	27,7	25,2	—
	28,4	25,2	—
M ₁ -Länge	27,2	26,4	26,0
	27,1	26,5	26,2

Verhalten: Aktivität allgemein etwas größer als beim Löwen. Flehmen tigermäßig. Brüllen dumpfer als beim Tiger, sonst zwischen Löwen- und Tigerklangfarbe variierend, individuell verschieden; kein Nachstoßen. Brüllen wie beim Tiger im Gehen, ohne Mitarbeit der Rumpfmuskulatur. Sexualverhalten individuell sehr verschieden, ähnlich differierend wie bei Löwe oder Tiger.

2. *Panthera pardus* ♂ × *leo* ♀ (= Leopon)

a) *Panthera pardus delacouri* ♂ × *leo* ssp. ♀ (Taf. XX, Fig. 75—76; Taf. XXI, Fig. 78)

(Nach Abbildungen von Akaki und einer von H. Doi liebenswürdigerweise überlassenen Fotoserie.)

Große Tiere, weit größer als ein Leopard, fast von der Größe einer Löwin. Hochbeiniger als ein Leopard, gedrungener gebaut; Rückenlinie ziemlich gerade bis leicht gewölbt; Nase in Höhe zwischen Leopard und Löwe intermediär, Profil wie bei Leopard oder Junglöwe, Kopfform allgemein aber mehr löwenartig; Schwanz leopardenlang. Grundfarbe leopardenhaft, gelbrötlich, fahl; Zeichnung fahler als beim Leoparden. Solid- und Rosettenflecken in gleicher Verteilung wie beim Leoparden (Löwe aber ähnlich!); Rosettenränder nicht stark, weniger als beim Leopardenvater aufgelöst in Einzelflecken; Randflecken der Rosetten kleiner als bei diesem, mehr wie beim Löwen; Rosetten z. T. eckig wie beim Leoparden und manchen Löwen, meist in querer Richtung etwas in die Länge gezogen wie beim Löwen, wobei vorn am Oberarm einige Rosetten zu einer längeren Querkette verschmolzen sein können; Hof der Rosetten dunkler als die Grundfarbe, selten mit einem Innenfleck, darin dem Leopardenvater entsprechend; Fleckenzahl wie beim Leoparden bzw. Löwen im allgemeinen; Kopfzeichnung wie beim Leoparden. Bei ♂♂ Backenbart und Halsmähne (bei 3-jährigem Tier schwach; Fig. 76 und 78 zeigen 2-jähriges Exemplar). Keine Schwanzquaste. Mähnenwirbel z. T. doppelt.

b) *Panthera pardus fusca* ♂ × *leo persica*? ♀

(Nach von Haltenorth zur Verfügung gestellten Unterlagen) (Fell und Schädel im Brit. Mus. London.)²⁷⁾

Fell im allgemeinen wie Leopard erscheinend, Rückenmedianbereich dagegen stärker verdunkelt. Rosettenränder in 3—7 (besonders 5—6) Randflecken aufgelöst, diese z. T. deutlich in Zweiergruppen wie bei *P. pardus fusca* zusammenstehend. Höfe viel dunkler als die Grundfarbe. Rosetten nur im Oberarmbereich (vorne) löwenähnlich zu einer kürzeren Kette zusammentretend.

Schädel: Profil etwa leopardenhaft. Frontalia etwas gewölbt, fast mehr an Jaguar als an Leopard erinnernd, aber nicht löwenmäßig. Nasalia lang wie beim Leopard. Loch der Praesphenoidrostrumspitze löwenmäßig groß. Unterrand des Unterkiefers im vorderen Teil ziemlich plan bis leicht konvex, im hinteren Teil konkav, kein Schaukelunterkiefer.

3. *Panthera onca* × *pardus* (Taf. XXII, Fig. 79)a) *Panthera onca* × *pardus* (eine der Elternarten schwarz; vergl. unten!)

(Nach Beschreibung und Abbildung von Fitzinger, 1855 und 1868/69) (Fig. 79.)

Jaguargroß; ♂: Kopf-Rumpf-Länge 150 cm, Schwanz 75 cm; ♀: KR 135 cm, S 70 cm; Schulterhöhe bei beiden etwa 60 cm. Körper wie beim Jaguar untersetzt gebaut, Hals ziemlich kurz und dick, Beine relativ kurz, dick und kräftig. Kopf relativ groß, dick, rundlich; Stirn breit, Backen weit vorstehend, Schnauze ziemlich kurz und stumpf. Grundfarbe des Körpers dunkel fahl graubräunlich-olivfarben bis eisengrau, gegen den Rücken zu und auf der Oberseite des Kopfes dunkler bis fast schwarz, ein breites, unscharf begrenztes Rückenband bildend; gegen den Bauch hin heller, schmutzig weißgrau; Innenseite der Beine hell- bis dunkelgrau. Farbeindruck sehr ähnlich dem typischer Exemplare des abessinischen Leoparden, *Panthera pardus adusta*. Schnauze schwärzlich; an beiden Seiten der Oberlippe ein weißer Fleck, bzw. weiße Schnauzenspitze; Ohr auf der Außenseite schwarz, innen hell fahlgrau mit weißlichem Haarbüschel am Innenrand. Schwanz in der ersten Hälfte der Oberseite schwarz, seitlich fahlgrau, auf der Unterseite weißlich, gegen das Ende zu aber immer dunkler werdend bis vollkommen schwarz. Schwarze Solidflecken an den gleichen Stellen wie bei Leopard und Jaguar (Kopf, Hals, Schulter, Beine und Bauch); Rosettenflecken an den Körperseiten meist sehr stark aufgelöst, mit zu drei bis fünf sehr großen, runden Solidflecken aufgebrochenen Rändern; Hof der Rosetten in Körpergrundfarbe, ohne Innenflecken. Behaarung dicht, straff anliegend und ziemlich kurz, etwas verlängert nur am Bauch; Schwanz etwas stärker behaart und dadurch etwas dicker erscheinend.

²⁷⁾ Leider erst nach Drucklegung dieser Arbeit kam dem Verf. eine Notiz von Pocock (J. Bombay Nat. Hist. Soc. 22: 187—188, 1913) zur Kenntnis, in welcher das Fell eines Jungtieres möglicherweise des gleichen Wurfes beschrieben wird. Auch hier wird die gegenüber dem Leoparden fahler braune Rosettenzeichnung hervorgehoben.

b) *Panthera onca* (normalfarben) ♂ × *pardus melas* (schwarz) ♀

(Nach Fitzinger, 1868/69 und Rörig, 1903.)

In Farbe und Zeichnung mit obiger Beschreibung übereinstimmend (schwarze Rosettenflecken auf grauem Grund).

c) *Panthera pardus melas* (schwarz) ♂ × *onca* (normalfarben) ♀

(Nach Rörig, 1903.) (Mit obigem Fall identisch? Aus gleicher Menagerie! Nur Geschlechtsangabe irrtümlicherweise vertauscht?)

Von zwei Bastarden eines Wurfes einer normalfarben, im Farbton dem Jaguar nahekommend oder etwas dunkler; der andere schwarz, Rosetten wie bei schwarzen Leoparden oder Jaguaren bei bestimmtem Lichteinfall zu sehen.

4. *Panthera onca* ♂ × (*onca/pardus*) ♀

Rückkreuzung

a) *Panthera onca* (normalfarben) ♂ × (*onca/pardus* [einer davon schwarz]) (grau) ♀

(Nach Fitzinger, 1868/69.)

Zwei Junge eines Wurfes, davon eines normalfarben, das andere schwarz.

b) *Panthera onca* (normalfarben) ♂ × (*onca* [normalfarben] ♂ / *pardus melas* [schwarz] ♀) (grau) ♀

(Nach Fitzinger, 1868/69) (mit obigem Fall identisch?)

Zwei Junge eines Wurfes, davon eines normalfarben (Farbe des Jaguars), das andere in „Farbe der Mutter“ (in Angabe Unstimmigkeit, da gleichzeitig als „schwarz“ bezeichnet).

5. *Panthera leo* ♂ × (*leo* ♂ / *tigris* ♀) ♀

Rückkreuzung

(Nach Leyhausen, 1950, sowie eigener Untersuchung von Fell und Schädel.) (Taf. XXII, Fig. 80)

Etwas kleiner als eine normale Löwin (Rückkreuzungsbastard = weibliches Tier). Grundfarbe hell löwenmäßig. Zeichnung sehr blaß, im Sommerfell kaum zu erkennen, im Winterfell deutlicher; am deutlichsten an den Stellen (Schenkel, Bauch u. a.), an denen beim Löwen die Zeichnung am längsten persistiert. Zeichnung aus sehr großen (Durchmesser 6—9 cm), etwas quer gestreckten Rosettenflecken mit etwas der Grundfarbe gegenüber dunklerem Hof. Zahl der Flecken an der Flanke etwa: von Rücken bis Bauchmitte 5, zwischen Vorder- und Hinterschenkel 6. Beine gefleckt, am Hals z. T. längere Streifen. Da ♀, keine Aussage über Mähne möglich. Schwanzquaste nur wenig angedeutet, Endhaare des Schwanzes mit schwarzen Spitzen.

Körperbau: Beine niedrig; Rückenlinie bogig. Profil abgewinkelt, Nasenrücken wieder mit leichtem Aufwärtsknick.

Schädel: Wichtige Schädelmerkmale ganz löwenmäßig; Zahnmerkmale z. T. intermediär zwischen Löwe und Tiger, meist stärker leonin.

Maße: Gesamtlänge 336, Condylbasallänge 323, Basallänge 290, Jochbogenbreite 237, Temporalbreite 72, Unterkieferlänge 232 mm.

Verhalten: Flehmen löwenmäßig. Brüllen hell; Brüllen oft im Gehen, bei größter Intensität meist im Stehen, dabei leichte Mitarbeit der Rumpfmuskulatur; kein Nachstoßen.

6. *Panthera leo* ♂ × ([*leo* ♂ / *tigris* ♀] ♀ / *leo* ♂) ♀ (Taf. XXII, Fig. 81)

Rückkreuzung der zweiten Generation

(Nach Abbildungen von K e m n a , 1953.)

Jungtiere im Aussehen ganz wie junge Löwen.

7. *Panthera leo* ♂ × (*onca* ♂ / *pardus* ♀) ♀ (Taf. XXIII, Fig. 82)

Kreuzung eines Bastards mit einer dritten Art

(Beschreibung der Herkunft bei G u g g i s b e r g , 1960; nach einer Abbildung von K r u m b i e g e l , 1952.)

Hochbeinig wie Löwe; leichte Rückenkrümmung wie bei Leopard oder Jaguar; Schwanz dünn, länger als bei Löwe oder Jaguar, dem Leoparden etwa entsprechend; Profil fast gerade, mit sehr schwachem Knick. Fellzeichnung mit der Löwe, Leopard oder Jaguar entsprechenden Verteilung von Solid- und Rosettenflecken; blaß; Rosetten groß, annähernd rund mit manchmal einem Innenfleck; Hof gegenüber der Grundfarbe nicht verdunkelt; Rosettenränder ähnlich wie beim Löwen oder auch Jaguar wenig bis mittelstark in 5—6 kleine Flecken aufgelöst; Fleckenzahl etwa (an der Flanke) 7 (von Bauch- bis Rückenmitte) × 6 (von Vorder- bis Hinterschenkel). Stirnzeichnung aus Solidflecken wie bei Leopard, Jaguar und Löwe; auf der Oberlippe am Mundwinkel schwarzer Fleck. Behaarung am Hals schwach verstärkt, sonst normal (Alter und Geschlecht unbekannt).

8. *Panthera pardus fusca* ♂ × *Puma concolor* (aus Argentinien) ♀

(Taf. XXIII, Fig. 83)

(Nach Beschreibung und Abbildung von H a l t e n o r t h [1936 b], Abbildung von K r u m b i e g e l [1953], sowie von H a l t e n o r t h dem Verfasser zur Verfügung gestellten Unterlagen.)

Ziemlich klein; KR = 120 cm, S = 60 cm. Grundfarbe pumafarben fahl; Rosettenflecken farblich etwas abgeschwächt, dunkel rotbraun. Aussehen der einzelnen Körperteile in verschiedener, wechselnder Weise den Elternarten entsprechend: Pfoten und Bauch leopardenartig, Rücken pumaartig, Körperseiten leopardenartiger, Schwanzende pumaartig, Schnauzenpartie leopardenartig, Fleck auf der Ohraußenseite (weiß bei Leopard, fehlend bei Puma) grau, von der Grundfarbe abgehoben. Rosettenflecken sehr groß, mit der Grundfarbe gegenüber etwas verdunkeltem Hof; Abstand der Rosetten voneinander gering, Grundfarbe dazwischen netzförmig; Auflösung der Rosettenränder gering, Ränder fast geschlossen; Rosettenzahl etwa der

des Puma entsprechend. Zum Verhalten sagt R ö r i g : „Das Tier ist etwas stumpfsinnig und streckt oft die Zunge heraus“.

9. *Panthera pardus* × *tigris* ??

Hicks (nach Burton, R. G., 1933) erlegte in Indien eine Großkatze, die „unzweifelhaft ein Bastard zwischen Tiger und Leopard“ war, und beschreibt sie wie folgt: „Its head and neck were purely those of a panther, but with a body, shoulders, and neck-ruff unmistakably of a tiger, the black stripes being broad and long, though somewhat blurred and breaking off here and there into blurred rosettes, the stripes of the tiger being most predominant on the body“. Es handelte sich um ein altes ♂ von etwa 250 cm Gesamtlänge. Das Belegexemplar ist leider verschwunden.

b) Vererbung von Fellfärbung und -zeichnung

Von den verschiedenen Merkmalen der aufgeführten Pantherkatzen-Bastarde können zu einer genetischen Betrachtung vorerst nur die Merkmale herangezogen werden, die sich leicht auf Abbildungen der entsprechenden Tiere erkennen lassen oder aus Beschreibungen eindeutig hervor-gehen. Eine Überprüfung anderer Merkmale kommt deshalb noch kaum in Betracht, weil die Untersuchung wegen der geringen Zahl der Bastarde nur zu kleinem Teil direkt auf Lebendbeobachtungen oder Fell- und Schädeluntersuchungen gegründet werden kann, in der Hauptsache jedoch auf Bildmaterial angewiesen ist, sowie auf Beschreibungen, die in den meisten Fällen nur die augenfälligsten Merkmale berücksichtigen. Wir müssen uns daher hier auf den Versuch beschränken, eine Vorstellung von der Vererbung von Merkmalen der Fellfärbung und -zeichnung zu erarbeiten.

Bei der Besprechung der morphologischen Merkmale der Pantherkatzen haben wir bereits für die Genetik aberranter Fellfärbungen Hinweise erhalten. Interessant im Hinblick auf die Vererbung des Melanismusfaktors erscheinen die beschriebenen Bastarde schwarzer Leoparden mit normalgefärbten Jaguaren oder umgekehrt (?). Diese Tiere waren, mit Ausnahme eines Wurfes von *Panthera pardus melas* (schwarz) ♂ × *Panthera onca* (normalfarben) ♀, durchgehend dunkel grau-bräunlich-oliv gefärbt, in der dem normalen Felidenfell zukommenden graduellen Abstufung der Farbtiefe vom Rücken bis zum Bauch, von fast schwarz bis zu fast weiß, in der Farbe sehr ähnlich der häufigsten Färbung des abessinischen *Panthera pardus adusta*, dessen dunkle Farbe sicher eine Zwischenstufe zwischen normalfarbenen Tieren und ganz schwarzen Tieren darstellt, wie sie bei dieser Leopardenunderart ebenfalls auftreten (P o c o c k, 1932).

Das Auftreten des Schwarzfaktors, der innerartlich bei Leopard oder Jaguar Schwarzfärbung zur Folge hat, wirkt sich also bei zwischenartlicher Kreuzung von Leopard und Jaguar nicht in gleicher Weise aus, sondern läßt eine intermediäre Ausprägung entstehen.

Leider sind wir über die Abstammung des oben genauer beschriebenen Bastards dieser Form sehr im unklaren. Fitzinger glaubt sicher sagen zu können, es handele sich um die Kreuzung eines schwarzen Jaguars mit einem normalfarbigen westafrikanischen Leoparden. Dagegen schreibt Brehm, der das gleiche Tier ebenfalls erwähnt, es handele sich um einen Bastard von Jaguar und schwarzem Sundapanther. Da bei den anderen bekannten Bastarden gleicher Fellfarbe der Leopard der schwarze Elternteil war, scheint letztere Annahme die wahrscheinlichere, da andernfalls die Erklärung gleich intermediärer Farbe auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen würde.

Die erwähnte Ausnahme von dieser grauen Farbe der F_1 -Bastarde wird beschrieben als ein Wurf, in dem ein Junges normalfarben, das andere aber schwarz war (Rörig, 1903). Da diese Beschreibung oder besser Erwähnung aber sonst nichts aussagt und auch der Quelle nach unsicher erscheint, ist es durchaus möglich, daß es sich bei dem „schwarzen“ Exemplar wieder um ein mehr graues oder braungraues handelte, zumal im frühen Jugendzustand die Farben noch nicht so sicher ausgeprägt sind wie später. Auch schwarze Tiere erscheinen zunächst nur dunkelbraun. Im Falle einer grauen Färbung würde sich dieser Fall bei Annahme der Heterozygotie des schwarzen Leopardenelternanteiles (wenn schwarz, wie zu vermuten, innerartlich dominant ist) ohne weiteres erklären lassen, da die beiden Jungen dann die beiden zu erwartenden Färbungsmöglichkeiten für diese Kreuzung verwirklicht hätten.

Weitere Aufklärung kann uns vielleicht das Studium von Rückkreuzungen dieser Bastarde mit einer der Elternarten gewähren. Leider sind die Angaben darüber, die in der Literatur zu finden sind, recht spärlich (Fitzinger, 1869 und Rörig, 1903). Bei einer Rückkreuzung des betreffs des schwarzen Elternteiles fraglichen Bastards von Jaguar und Leopard mit einem normalfarbenen Jaguar wurden zwei Junge erzielt, von denen eines normalfarben, das andere schwarz war. Für dieses „Schwarz“ ist jedoch die gleiche Vorsicht am Platze, die oben dargelegt wurde.

Bei einer anderen Rückkreuzung (oder etwa mit letzterer identisch?) eines Bastards von normalfarbenem Jaguar und schwarzem Leopard mit einem normalfarbenen Jaguar sind die Angaben ebenfalls sehr unsicher gefaßt (Fitzinger, 1869 und Rörig, 1903). Eines der beiden Jungen war wie im obigen Fall normalfarben, das andere wiederum dunkel, wobei angegeben wird, es sei schwarz gefärbt gewesen, wie die Mutter. Da letztere aber nicht schwarz, sondern nach etwas sichererer Angabe nur grau war (braungrau wie beschrieben), und unter Berücksichtigung des oben für schwärzliche Farben bei Jungtieren Gesagten, ist für das Junge eher auch braungraue Farbe anzunehmen.

Ein Urteil ist aus diesen wenigen und dazu sehr unsicheren Fällen vorläufig nicht zu gewinnen. Alles, was vorerst gesagt werden kann, ist, daß offensichtlich der Schwarzfaktor des Leoparden, wenn er mit dem Normalfarbfaktor des Jaguars zusammentrifft, seine normale innerartliche Wirkung verliert und aus dem Zusammenwirken, wobei eventuell auch plas-

genetische Vererbung eine Rolle spielen mag, eine in ähnlicher Weise intermediäre Färbung resultiert, wie sie beim Leoparden nur in der abessinischen Unterart auftritt, beim Jaguar erst vor kurzem in einem Exemplar bekannt wurde, das im Londoner Zoo von normalfarbenen Eltern geboren wurde und dessen Schwärzung mit zunehmendem Alter (noch in der Jugendzeit) abgenommen haben soll (D. Morris, schriftl. Mitt.). In diesem Merkmal zeigt sich jedenfalls bei der Kreuzung eine genetische Trennung der Arten Leopard und Jaguar, da bei beiden eine derartige Färbung durch Kreuzung normalfarbener und schwarzer Individuen nicht zu erzielen ist.

An anderen Pantherkatzen-Bastarden waren aberrante Fellfärbungen bei einer der Ausgangsarten noch nicht beteiligt. Allerdings kann generell die fahle Färbung des Löwen, wie auch die des Pumas, als hohe Flavismusstufe aufgefaßt werden, da im Jugendzustand das Löwenfell einen ganz ähnlichen Eindruck macht wie ein flavistisches Leopardenfell, bei dem die Flecken ebenfalls nur in dunkleren Schattierungen der Grundfarbe hervortreten. Auch könnte die schwarze Schwanzspitze (-quaste) als einziger schwarzer Teil bei hellbemähten Löwen und allen Löwinnen darauf zurückgeführt werden, da auch bei flavistischen Leoparden und Tigern die Zeichnung am Schwanzende als einzige Stelle noch schwarz ist.

Diese fahle Löwenfarbe wirkt sich aus bei Bastarden mit dem Tiger, die gleichfalls flavistisch-rufinistischen Eindruck machen und durch das etwas dunklere Hervortreten der Zeichnung mehr der normalen Flavismusstufe bei Tiger oder Leopard entsprechen. Die Flecken und Streifen erscheinen bei diesen Individuen stark verblaßt, bzw. in dunklerem Ton der Grundfarbe angelegt, nicht aber schwarz, werden aber wiederum am äußersten Schwanzende dunkler bis gegen schwarz.

Bei Löwen-Leoparden-Bastarden ist das gleiche Phänomen zu finden. Die Tiere entsprechen in ihrer Färbung etwa der Beschreibung eines flavistischen Leoparden durch Van Ingen & Van Ingen (1941) und Fooks (1941). Wir dürfen daraus wohl den Schluß ziehen, daß normal flavistische Leoparden oder Tiger (vergl. Kap. B 1c) den Flavismusfaktor heterozygot besitzen, wie es bei den Bastarden der Fall sein muß, während dann die Fellfarbe des Löwen genetisch als homozygot flavistische Leopardenfarbe anzusehen wäre. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei der Kreuzung Leopard-Puma.

Auch für den zweiten hier zu behandelnden Punkt, die Fellzeichnung, haben wir bereits einen Fall ausführlich genetisch besprochen, nämlich bei der Aufklärung der Unterschiede zwischen Löwen- und Tigerzeichnung (Taf. IX, Fig. 33). Es zeigte sich dort, daß wir für die Ausbildung der Zeichnungselemente, d. h. der Rosettenflecken oder Tigerstreifen, zwei Hauptfaktoren voraussetzen können, nämlich die solchermaßen bezeichnete „Streckungstendenz“, den Faktor S, der die Form der Rosetten, und den Größen- oder Zahlfaktor G, der ihre Grundgröße, oder, besser ausgedrückt, ihre Zahl bestimmt. In diesem speziellen Fall sahen wir, daß die Faktoren SL und ST (L = Löwe, T = Tiger) bei ihrem Zusammentreffen eine intermediäre Ausbildung hervorrufen, vielleicht mit etwas größerer Dominanz

des Tigerfaktors. Eindeutige Dominanz des Tigerfaktors wurde deutlich bei G, d. h. GT ist in diesem Fall dominant über gL.

Letzteres trifft allerdings nicht für jeden Fall von Löwen-Tiger-Bastarden zu; je nach der Unterart des Tigers verschieden kann diese Dominanz schwächer sein, so daß die Flecken- bzw. Streifenzahl bis zu intermediär zwischen Löwe und Tiger werden kann. Ist dann bei der entsprechenden Tigerunterart, z. B. einem Bengaltiger, die Streckungswirkung von ST geringer, was einem der mittleren Stadien der Theorie zur Ableitung der Tigerstreifung (Taf. IX, Fig. 34) entspräche, dann können auch die Streifen des Bastards relativ kurz werden (am längsten sind sie bei Exemplaren, bei denen als Elternart ein Sumatra- oder Javatiger beteiligt war).

Das Aussehen der Bastardzeichnung ist infolge der intermediären Ausprägung jedoch dann vorauszusagen, wenn die Tiger- (und die Löwen-)unterart und somit das Aussehen der Elterntiere bekannt ist. Wenn sich auch letzten Endes die Zeichnungen verschiedener Löwen-Tiger-Bastarde so ziemlich voneinander unterscheiden können, sind sie doch demnach stets hauptsächlich auf die Wirkung dieser beiden Faktoren S und G zurückzuführen.

Die auffallende Erscheinung, daß bei manchen dieser Bastarde der vordere Teil der Flanke mehr gefleckt, der hintere mehr gestreift ist, findet darin ihre Erklärung, daß bei vielen Tigern die Streifung hinten an den Flanken und auf dem Oberschenkel am längsten ausgezogen ist, einem höheren Entwicklungsstadium (Fig. 34) der Tigerzeichnung entspricht (dort S also stärker wirkt), als die Streifung der vorderen oberarmnahen Region, in der die Streifen oft ganz fehlen.

Für die Fellzeichnung von Leopard-Löwen-Bastarden ist über die Vererbung des Faktors G nichts auszusagen, weil dieser bei Löwen und dem im untersuchten Fall bekannten Leopardenvater sich nicht deutlich unterscheidet (die Fleckenzahl beider ist annähernd gleich). Für S ergibt sich, daß die Bastardexemplare eine etwa intermediäre Ausprägung aufweisen, indem die Rosetten z. T. mehr denen des Leoparden entsprechen, andererseits aber auch löwenmäßig in die Länge gestreckt sind.

Von Leoparden-Jaguar-Bastarden liegt mir lediglich die farbige Zeichnung vor, die Fitzinger (1855) gab, als er dieses Tier noch ohne Wissen um seine wirkliche Herkunft unter dem Namen *Felis poliopardus* als neue Art beschrieb (Taf. XXII, Fig. 79). Danach sind die Rosetten als solche kaum zu erkennen, so stark sind sie in 3—5 runde große Solidflecken aufgelöst. Eine derartige Rosettenrandauflösung kommt beim Jaguar nie vor; beim Leoparden findet sich bei drei Unterarten eine solche Auflösung in 3—5 auffallend große runde Flecken, nämlich meist bei *P. pardus delacouri* aus Südchina und der hinterindischen Halbinsel, oft auch bei *P. pardus melas* aus Java, sowie in ähnlicher Weise oft bei *P. pardus leopardus* aus Westafrika. Da Fitzinger später sagt, daß der Leopardenelternanteil dieses Bastard ein westafrikanischer Leopard (*leopardus*) gewesen sei, Brehm aber einen Sundapanther (*delacouri* oder *melas*) dafür nominiert.

können wir ohne Bedenken annehmen, daß die Art der Ausbildung der Rosetten bei diesem Bastard, d. h. unsere Streckungstendenz S, vom Leoparden bestimmt war, dessen SP über sJ (P = Leopard, J = Jaguar) dominant ist, da es sich bei den fraglichen Elternunterarten gerade in jedem Fall um eine derjenigen handelt, die diese Form der Zeichnungsauflösung besitzen können.

Daß dennoch das Erscheinungsbild der Zeichnung so völlig anders als bei *P. pardus leopardus* oder *delacouri* oder *melas* ist, liegt lediglich daran, daß bei diesen Leopardformen die Rosetten meist klein bis sehr klein sind und in sehr großer Zahl vorkommen, während bei unserem Bastardexemplar die Zahl viel geringer ist und die Rosetten entsprechend sehr groß sind. Die Fleckenzahl ist die normale des Jaguars, so daß hier GJ als dominant über gP anzusehen ist. Wie wir schon bei Löwen-Tiger-Bastarden gesehen haben, ist also auch hier die eine geringere Fleckenzahl bewirkende Anlage G dominant über die die größere Zahl bestimmende, was natürlich rein zufällig sein kann. Jedenfalls sehen wir, daß auch für diese Zeichnung des Leopard-Jaguar-Bastards die Annahme nur zweier Hauptfaktoren, nämlich S und G, für die Erklärung von Gestalt, Größe und Zahl der Rosetten durchaus genügt.

Die Fellzeichnung der Kreuzung eines Löwen mit einem Leopard-Jaguar-Bastard ist nur schwer zu beurteilen, da die Kenntnis vom Aussehen des als Elternform beteiligten Leopard-Jaguar-Bastards fehlt, bzw. gleichermaßen das Wissen um dessen Elternunterarten. Außerdem ist die Abbildung des Tieres selbst nur mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit, aber nicht absoluter Sicherheit diesem zuzuordnen (P o c o c k, zit. nach G u g g i s b e r g, 1960).

Wir können daher hier auch keine Aussage treffen über die Dominanzverhältnisse zwischen den Löwen-, Leopard- und Jaguarfaktoren. Die Gestalt der Rosetten läßt wohl deutlich einen Einfluß des Löwen erkennen, der andere beteiligte Faktor bleibt aber unsicher, so daß SJ und SP möglich sind. Im Erscheinungsbild ähneln die Rosetten stark denen der Leopons (Löwen-Leoparden-Bastarde). Über G ist gleichermaßen keine Entscheidung zu fällen, da die vorhandene Fleckenzahl sowohl der normalen des Jaguars als auch der Minimalzahl des Löwen und Leoparden entspricht.

Beim Leopard-Puma-Bastard ist GPu (Pu = Puma) dominant oder ziemlich dominant über gP; die Fleckenzahl ist etwa die des Pumas, die weit geringer als auch die Minimalzahl des Leoparden ist. Unsicher bleibt auch die Beziehung SPu—SP, da wir die Auswirkung von SPu nicht genau kennen. Die Flecken verschwinden im Jugendkleid des Pumas meistens zeitlich eher, als die Aufhellung der Solidflecken zu Rosetten stattgefunden hätte. Daß der Puma tatsächlich eigentlich Rosettenzeichnung besitzt und nicht Solidfleckung, wie z. B. L e y h a u s e n (1950) behauptet, geht aus einer Abbildung aus B r e h m s Tierleben (1915, Säugetiere 3, Tafel Raubtiere IV) hervor. Der dort fotografierte junge Puma zeigt bereits starke Mittelaufhellung der Flankenflecken und Zerfall ihrer Ränder in 3—5 große,

meist zusammenhängende Flecken. Blonk (1963) bildet einen adulten Puma ab, der noch recht deutlich die Fleckung erkennen läßt, ebenfalls mit schwacher Mittelaufhellung.

Ergebnis des genetischen Vergleichs:

Aus der Möglichkeit einer Bastardierung können für eine Feinsystematik dieser Gruppe nur höchst mangelhafte Schlüsse gezogen werden, da selbst Kreuzung mit einem Angehörigen einer anderen Unterfamilie möglich ist und auch zu wenig Bastarde daraufhin studiert sind. Auf Grund des Luxurierens und der Allgemeinkonstitution der Bastarde und ihrer Rückkreuzungen scheint allerdings der Tiger mit dem Löwen nicht so nahe verwandt wie dieser mit Leopard und Jaguar.

Aufschluß über die Genetik von aberranten Fellfärbungen sowie der Fellzeichnungselemente ist bis jetzt nur in sehr beschränktem Maß zu gewinnen. Für die Fellzeichnung liegt die Vermutung nahe, daß Gestalt, Größe und Zahl der Rosetten nur von zwei Hauptfaktoren abhängig sind.

5. Ergebnis von 1.—4.: Verwandtschaftsverhältnisse und phylogenetischer Zusammenhang

Die vorangegangenen Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der behandelten Arten an Hand von vielen Einzelmerkmalen sind nun in zusammenfassender Weise auszuwerten. Wir sahen, daß die Ergebnisse dieser Einzelmerkmale, soweit sie einigermaßen sichere Aussagen überhaupt zulassen, in allen Fällen größtmögliche Übereinstimmung zeigen. Ohne jegliche Schwierigkeit und ohne Widerspruch ergibt sich daraus der verwandtschaftliche Zusammenhang der Pantherkatzen in klarer Form:

Die Unterfamilie der *Pantherinae* zerfällt in zwei Gruppen, von denen die eine die Arten Löwe, Leopard, Jaguar und Tiger umfaßt, die andere dagegen nur von einer einzigen Art gebildet wird, nämlich dem Irbis. Die Abweichungen dieser beiden Gruppen voneinander erscheinen, wie schon in der Einleitung ausgeführt, zu stark, als daß sie in nur einer Gattung zusammengefaßt werden könnten, d. h., den beiden Gruppen kommt, wie schon zu Beginn festgestellt und wie auch bisher in der Literatur meist gehandhabt, Gattungsrang zu. Die *Pantherinae* umfassen somit die beiden Gattungen *Panthera* Oken, 1816 und *Uncia* Gray, 1854.

In phylogenetischer Sicht weist *Uncia* eindeutig die primitiveren, d. h. ursprünglicheren Merkmale auf, die eine direkte Annäherung an die *Felinae* bzw. deren Übergangsart zu den *Pantherinae*, den Nebelparder (*Neofelis*) deutlich werden lassen. Wir haben im Irbis eine Art zu sehen, die sehr früh vom Pantherinenzweig abspaltete und dann in langer Isolierung in relativ beschränktem Ausbreitungsgebiet die Sonderanpassungen an das

Leben in einer Hochgebirgsumwelt entwickelte, die wir heute an der Art *Uncia uncia* sehen.

Innerhalb der Gattung *Panthera* können wir wiederum eine Art den übrigen drei deutlich gegenüber stellen, nämlich den Tiger. Wir müssen ihm daher gegenüber Löwe, Leopard und Jaguar den Rang einer eigenen Kategorie, einer Untergattung — *Tigris* Oken, 1816 — zuerkennen. Wie der Irbis für die *Pantherinae* im ganzen, so ist der Tiger für die Gattung *Panthera* die Art, bei der die meisten ursprünglichen Züge der Gruppe erhalten blieben, ohne daß hier beim Tiger besonders viele Neuanpassungen entwickelt worden wären. Augenfällige Neuerwerbungen sind z. B. Größe und Fellzeichnung.

Außerordentlich eng miteinander verwandt sind die restlichen drei Arten. Wir dürfen uns dabei vom äußeren Erscheinungsbild nicht täuschen lassen, das den Löwen auf den ersten Blick als eigenständig erscheinen läßt und das dazu geführt hat, daß dem Löwen allgemein Untergattungsrang zuerkannt wurde, wenn nicht sogar, wie bei vielen Autoren, Gattungsrang, oder letztlich auch eine allen anderen Katzen gegenüberstehende Stellung (B r e h m , 1829). Eine wirklich begründete Systematik darf jedoch nicht in sinnlose Aufsplitterung ausarten und Arten lediglich wegen eines sekundär stark geänderten Habitus, der ohnehin ersichtlich ist, Gattungsrang zuweisen, sondern soll in deutlicher Weise tatsächliche Verwandtschaftsverhältnisse aufzeigen (Vergl. dazu auch S i m p s o n , 1945).

Aus diesem Grund sind wir in keiner Weise berechtigt, dem Löwen innerhalb der Gattung *Panthera* eigenen Untergattungsrang zuzuerkennen, sondern müssen ihn mit den Arten Leopard und Jaguar in einer Untergattung — *Panthera* Oken, 1816 —, die der Untergattung *Tigris* gegenübersteht, zusammenfassen.

Von diesen drei Arten zeigt der Jaguar noch die stärkste Annäherung an den Tiger, wobei die ursprünglichen Merkmale ohne besondere Umformung direkt erhalten blieben. Phylogenetisch gesehen zweigte also der Jaguar vom Stamm der Untergattung *Panthera* am frühesten ab.

Am reinsten, d. h. mit den wenigsten Sonderanpassungen versehen, hat sich der Leopard seit seiner artlichen Isolierung in seinen Merkmalen erhalten, so daß er in den meisten Punkten dem Bild entspricht, das wir uns von der Stammform dieser Untergattung zu machen haben.

Obwohl die letzte Art, der Löwe, als erst relativ spät vom Leopardenzweig abgespalten anzusehen ist, hat sie doch im Gegensatz zu den anderen Arten in Anpassung an eine offene, trockene Landschaft, also an eine Savannen-Steppen-Umwelt eine große Anzahl kennzeichnender Sondermerkmale entwickelt. Der Hauptfaktor dafür dürfte in dem erst in dieser Umwelt in größerem Maße wirklich möglichen Übergang zum geselligen Leben zu suchen sein, auf den viele Verhaltenseigentümlichkeiten des Löwen, wie wir gesehen haben, zurückzuführen sind, mit dem aber auch morphologische Merkmale zusammenhängen dürften, wie ich es für die Mähne des Löwen bereits früher (H e m m e r , 1962) gezeigt habe.

Der phylogenetische Zusammenhang, wie er sich so aus den vergleichenden Untersuchungen ergibt, ist auf Taf. XXIV, Fig. 84, schematisch dargestellt; dabei sind die Stellen einzelner Evolutionsstufen, die auf den Evolutionstafeln der Einzelmerkmale aufgezeigt sind, gekennzeichnet. Weitere Kennzeichen der Stammarten dieser Stellen, die bildlich nicht derartig dargestellt wurden, sind aus den Beschreibungen der Einzelmerkmale und den dortigen Bemerkungen über die Ursprünglichkeit und dergl. zu entnehmen.

Die Längen der einzelnen Zweige und die Abstände der Abzweigungen sind willkürlich derart gewählt, die systematische Stellung am einfachsten zu veranschaulichen. Ihre jeweils tatsächlich richtige Länge, d. h. die Koordination des Stammbaumes mit den absoluten geologischen Zeiten, in denen die Evolution der *Pantherinae* vonstatten ging, herauszuarbeiten, wird Aufgabe der folgenden Teile dieser Arbeit sein, in denen die Entstehungsgebiete und -zeiten für die rezenten Arten mittels einer Revision der rezenten und fossilen Unterarten geklärt, sowie die fossilen Arten an den Stammbaum angegliedert werden sollen.

Zusammenfassung:

Unter Berücksichtigung einer großen Zahl morphologischer, physiologischer, ethologischer und genetischer Merkmale wurde das Verwandtschaftsverhältnis der rezenten Arten der *Pantherinae* untersucht und folgende Systematik für diese Unterfamilie erarbeitet: (Der sich dabei ergebende phylogenetische Zusammenhang wurde schematisch auf Taf. XXIV, Fig. 84 dargestellt)

- | | |
|--------------|--|
| Subfamilia: | <i>Pantherinae</i> Pocock, 1917 |
| 1. Genus: | <i>Uncia</i> Gray, 1854 |
| 1. Species: | <i>Uncia uncia</i> (Schreber, 1775) |
| 2. Genus: | <i>Panthera</i> Oken, 1816 |
| 1. Subgenus: | <i>Tigris</i> Oken, 1816 |
| 1. Species: | <i>Panthera (Tigris) tigris</i> (Linnaeus, 1758) |
| 2. Subgenus: | <i>Panthera</i> Oken, 1816 |
| 2. Species: | <i>Panthera (Panthera) onca</i> (Linnaeus, 1758) |
| 3. Species: | <i>Panthera (Panthera) pardus</i> (Linnaeus, 1758) |
| 4. Species: | <i>Panthera (Panthera) leo</i> (Linnaeus, 1758) |

Schrifttum

- Abramov, V.: K biologii amurskogo tigra *Panthera tigris longipilis* Fitzinger, 1868. (A contribution to the biology of the Amur-Tiger.) Vestnik československé společnosti Zoologické, Prag, 26, 2, 189—202, 1962.
- Adams, D.: Experimental Studies of Adaptive Behaviour in Cats. Comp. Psychol. Monogr., Baltimore, 6, 1, (Ser. No. 27), 1929.
- Adams, J.: Frei geboren — Eine Löwin in zwei Welten. Hoffmann u. Campe-Verlag, Hamburg, 1960.
- — : Die Löwin Elsa und ihre Jungen. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin, 1962.
- — : Für immer frei. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin, 1964.
- Akaki, K.: On the „Mähnenwirbel“ of the Leopons. Dobutsuen-Suizokukanshi (Z. f. Zool. Gärten u. Aquarien) 4, 96—99 (Japanisch).
- Ali, S.: Black Leopards. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 31, 4, 1927.
- Ali Khan, I.: Association between a Leopard and a Tigress. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 39, 155—156, 1936.
- — : Method adopted by Leopards in hunting Monkeys. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 40, 555—557, 1938.
- Allen, G.: The Mammals of China and Mongolia. Nat. Hist. Central Asia, 11, 1, 1 bis 620. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 1938.
- — : A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College, Cambridge, 83, 1—763, 1939.
- Allen, J.: Mammals collected on the Roosevelt Brazilian Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 35, 559—610, 1916.
- — : Severtzows Classification of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 41, 1919.
- — : Carnivora collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 47, 73—280, 1924.
- Anderson, K.: Herrscher der Dschungel. Verlag Paul Parey, Hamburg/Berlin, 1955.
- — : Dschungeljäger. Verlag Paul Parey, Hamburg/Berlin, 1957.
- Anderson, R. & Editors J. Bombay Nat. Hist. Soc.: Tigers and Elephants. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 31, 1926.
- Anonymous: A White Tigress in Orissa. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 19, 744, 1909.
- Antonius, O.: Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. Z. f. Tierpsych., Berlin, 3, 263—278, 1939.
- — : Nachtrag zu „Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren“. Z. f. Tierpsych., Berlin, 5, 38—42, 1943.
- Arsenjew, W.: Durch die Urwälder des fernen Ostens. Sachsenverlag, Dresden, 1951.
- Badoux, D.: Fossil Mammals from two Fissure Deposits at Punung (Java). Diss. Univ. Utrecht, Utrecht, 1959.
- — : Some Remarks on Size-Trends in Mammalian Evolution of the Holocene in Sumatra, with some additional Notes on the Sampung Fauna from Java. Säugetierkundl. Mitt. München, 12, 1—12, 1964.
- Bährens, D.: Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden. Z. f. Säugetierk., Hamburg-Berlin, 26, 154—157, 1961.
- Bahadur, R.: Black Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, 43, 512, 1942.
- Baikov, N.: Mantschurskij Tigr. Obschtschestwo Isutschenija mantschurskogo kraja, Sekzija Estestwosnanuja, 1—18, Charbin, 1925.
- Ball, V.: Observations on Lion-breeding in the Gardens of the Royal Zoological Society of Ireland. Transact. Royal Irish Acad. Sci., Dublin, 28, 723—758, 1886.
- Bates, R.: Monkeys and Panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, 53, 254—255, 1955.

- Beadon, W.: The „Sambhur“ Call of Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 2, 1926.
- Bekker, E.: Der Stachel des Löwen an dessen Schweifende. Darmstadt, 1855.
- Bemmelen, I. van: Farbenzeichnung der Säugetiere. Zool. Anz., Leipzig, 5. Suppl.-bd. (Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Utrecht 1931), 236—252, 1931.
- Biddulph, C.: Young Elephant killed by a Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 387—388, 1937.
- Blackburn, H.: A Bull Gaur (*B. gaurus*) and a Tigress fight to Death. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **37**, 950—951, 1935.
- Blainville, M. H. M. Ducrotay de: Ostéographie des Mammifères . . . , Paris, 1839 bis 1864.
- Blanford, W.: The Fauna of British India. Mammalia. Taylor & Francis, London, 1888—91.
- Blonk, H.: Wilde Katten. Thieme & Cie., Zutphen, 1964.
- Boetticher, H. v.: Ein weißer Tiger. Z. f. Säugetierk., Berlin, **7**, 258, 1932.
- — : Über „Somatolyse“, insbesondere bei Zebras. Z. f. Säugetierk., Berlin, **16**, 264 bis 270, 1941.
- Bombay Nat. Hist. Soc., Editors v. Journ.: The man-eaters of Tsavo. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 424—425, 1929.
- Bombay Nat. Hist. Soc.: The Wild Animals of the Indian Empire and the Problem of their Preservation. Part III., Carnivora. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **37**, 112—161, 1935.
- Brehm: Der Löwe keine Katze. Isis, Leipzig, 636—639, 1829.
- Brehm, A.: Die Säugethiere, 1. Bd. Brehms Thierleben, 1. Abt., Bibliogr. Inst., Leipzig-Wien, 1883.
- — : Tierleben. Herausgegeben v. O. zur Strassen. Säugetiere, 3. Bd., bearbeitet von H. Heck und M. Hilzheimer, Bibliogr. Inst., Leipzig-Wien, 1915.
- Broom, R.: Notes on the Milk Dentition of the Lion, Leopard and Cheetah. Ann. Transvaal Mus., Cambridge, **21**, 2, 1949.
- Burgess, H.: Early Days in Malaya. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **38**, 241 bis 257, 1935.
- Burmeister, H.: Description physique de la République Argentine. T. 3, Animaux vertébrés, P. 1, Buenos-Ayres, 1879.
- Burton, R. G.: Some Nature Notes. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **19**, 399—409, 1909.
- — : About Tigers and Leopards. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1, 1926.
- — : Old Deccan Days — My Tiger-Hunting Journal in 1899. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 4, 1932.
- — : The Book of the Tiger. London, 1933.
- Burton, R. W.: Jungle Tragedies. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1, 1926.
- — : Cannibalism in Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 1931.
- — : Unrecorded Sounds made by the Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **52**, 915, 1955.
- Burton, W.: Exhibition of some melanistic and black Leopard skins. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
- McCabe, R.: The Scream of the Mountain Lion. J. Mammalogy, Baltimore, **30**, 3, 305—306, 1949.
- Cahalane, V.: King of Cats and His Court. Nat. Geographic Magazine, Washington, **83**, 217—259, 1943.
- Cantor, T.: Catalogue of Mammalia inhabiting the Malayan Peninsula and Islands. J. Asiatic Soc. Bengal, Calcutta, **15**, 171—203, 241—279, 1846.
- Carlisle, G.: Eleven weeks in a lion pasture. Nat. Hist., New York, **29**, 169—180, 1929.
- Carr, N.: Return to the Wild, Collins, London, 1962.

- Christopher, S.: Tiger smoked to Death in a Cave. *J. Bombay Nat. Hist. Soc. Madras*, **39**, 385—386, 1937 a.
- — : Tiger Lore in Burma. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Madras, **39**, 386, 1937 b.
- Chubb, E.: Exhibition of the skins and skulls of two foetal Lions. *Proc. Zool. Soc. London*, 1909.
- Cooper, J.: An Exploratory Study on African Lions. *Comp. Psychol. Monographs*, Baltimore, **17**, 7, Ser. No. 91, 1942.
- Corbett, J.: Menschenfresser. — Erlebnisse eines Tigerjägers. Orell Füssli-Verlag, Zürich, 1949.
- — : Der Tempeltiger. Orell Füssli-Verlag, Zürich, 1955.
- Cowie, M.: Meine Freunde die Löwen. Berlin, 1964.
- Cuvier, G.: Recherches sur les espèces vivantes de grands Chats pour servir de preuves et d'éclaircissements au chapitre sur les Carnassiers fossiles. *Ann. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, **14**, 136—164, 1809.
- Daly, M.: Decoying Tiger by Sound. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Madras, **33**, 696—697, 1929.
- Davids, D.: Allometric Relationships in Lion vs. Domestic Cats. *Evolution*, Lawrence, **16**, 505—514, 1962.
- Delsman, H.: Dierenleven in Indonesië. N. V. Uitgewerij W. Van Hoeve, S-Gravenhage-Bandung, 1951.
- Diekmann, E.: Der Kehlkopf des Löwen mit besonderer Berücksichtigung seiner Geschlechtsunterschiede. *Z. f. Anat. u. Entw. gesch.*, Berlin, **98**, 1932.
- Doerries, F.: Meine Begegnung mit Tigern in Ost-Sibirien. Carl Hagenbecks illustrierte Tier- und Menschenwelt. Hamburg, **2**, 7, 1927/28.
- Donald, C.: The Breeding Habits of the Panther (*Felis pardus*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Madras, **31**, 3, 1926.
- Dücker, G.: Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. *Zool. Beiträge*, N. F., Berlin, **3**, 25—99, 1957.
- Elera, R. P. F. Casto de: Catálogo sistemático de toda la Fauna de Filipinas. I., Vertebrados. Manila, 1893.
- Ellermann, I. & T. Morrison-Scott: Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. *Brit. Mus. Nat. Hist.*, London, 1951.
- Encke, W.: Bericht über Geburt und Aufzucht von Geparden, *Acinonyx jubatus* (Schreb.) im Krefelder Tierpark. *D. Zool. Garten (NF)*, Leipzig **27**, 177—181, 1963.
- Ewer, R.: The Behaviour of the Meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). *Z. f. Tierpsych.*, Hamburg-Berlin, **20**, 570—607, 1963.
- Fiedler, W.: Beobachtungen zum Markierungsverhalten einiger Säugetiere. *Z. f. Säugetierk.*, Berlin, **22**, 57—76, 1957.
- Fitzinger, L.: Über eine neue Katzen-Art (*Felis poliopardus*). *Sitz. ber. d. kais. Akad. d. Wiss., Math.-Nat. Classe*, Wien, **17**, 295—298, 1855.
- — : Revision der zur natürlichen Familie der Katzen (*Felēs*) gehörigen Formen. *Sitz. ber. kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Classe*, Wien, **58**, 1. Abth., 1868 und **59**, 1. Abth., 1869.
- Flower, S.: On the Mammalia of Siam and the Malay Peninsula. *Proc. Zool. Soc.*, London, 306—379, 1900.
- Fooks, H.: A Pale Colour Form of the Panther. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Bombay, **42**, 435—436, 1941.
- Forbes, R.: Care and Early Behavioral Development of a Lion Cub. *J. Mammalogy*, Lawrence, **44**, 110—111, 1963.
- Gee, E.: A Lion and his Prey. *Oryx*, London, **3**, 186—187, 1956.
- — : Albinism and Partial Albinism in Tigers. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Bombay, **56**, 3, 1959.
- Goldman, E. & Nelson, E.: Revision of the Jaguars. *J. Mammalogy*, Baltimore, **14**, 221—240, 1933.

- Goodwin, G.: Mammals collected in the Maritime Province of Siberia by the Morden-Graves North Asiatic Expedition, with the Description of a new Hare from the Amur River. *Amer. Mus. Novit.*, New York, Nr. 681, 1—18, 1933.
- — : Lions — the proud, big Cats. *Animal Kingdom*, New York, 56, 119—125, 1953.
- Gray, J.: Notes on the Skulls of the Cats (Felidae). *Proc. Zool. Soc.*, London, 258 bis 277, 1867 a.
- — : Notes on certain species of Cats in the Collection of the British Museum. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1867 b.
- Gray, A.: *Mammalian Hybrids*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, 1954.
- Grimm, H.: Schlafstellung und Umgebungstemperatur bei der Hauskatze, *Felis catus* L. *Zool. Garten, NF.*, Leipzig, 22, 1955.
- Grzimek, B. & M.: *Serengeti darf nicht sterben*. Ullstein-Verlag, Berlin, 1959.
- Grzimek, B.: Attrappenversuche mit Zebras und Löwen in der Serengeti. *Z. f. Tierpsych.*, Berlin, 17, Hamburg, 351—357, 1960.
- Günther, A.: Note on a supposed Melanotic Variety of the Leopard, from South Africa. *Proc. Zool. Soc.*, London, 243—245, 1885.
- Guggisberg, C.: *Simba — Eine Löwenmonographie*, Hallwag-Verlag, Bern-Stuttgart, 1960.
- Haas, G.: 24-Stunden-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. *Säugetierk. Mitt.*, Stuttgart, 6, 113—117, 1958.
- Hall, I.: Shooting Notes for Central Provinces. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Madras, 39, 1, 104—115, 1936.
- Haltenorth, T.: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander. *Z. f. Säugetierk.*, Berlin, 11, 32—105, und 12, 97—240, 1936 und 1937.
- — : Ein Leopard-Puma-Bastard. *Z. f. Säugetierk.*, Berlin, 11, 349—352, 1936 b.
- — : Die Wildkatzen der alten Welt. Eine Übersicht über die Untergattung *Felis*. *Akad. Verlagsgesellsch. Geest & Portig K. G.*, Leipzig, 1953.
- — : Die Wildkatze. *Neue Brehm-Bücherei*, A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg, 1957.
- — & Trensse, W.: *Das Großwild der Erde und seine Trophäen*. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 1956.
- Hauxwell, T.: Possible occurrence of a black tiger (*Felis tigris*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Bombay, 22, 788—789, 1914.
- Hearsey, L.: Tiger killing swamp Deer or Gond (*Rucervus duvaucelli*). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Madras, 35, 4, 1932.
- Heberer, G.: Theorie der additiven Typogenese. In Heberer, *Die Evolution der Organismen*. G. Fischer-Verlag, Stuttgart, 2, 857—914, 1957.
- Heck, H.: *Bastarde*. Kosmos, Stuttgart, 29, 1932.
- Hediger, H.: *Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus*. F. Reinhardt-Verlag, Basel, 1961.
- Hemmer, H.: Einiges über die Entstehung der Mähne des Löwen (*Panthera leo*). *Säugetierkundl. Mitt.*, München, 10, 109—111, 1962.
- — : Untersuchungen über das Aussehen des altägyptischen Löwen — *Panthera leonubica* (Blainville 1843) und seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den benachbarten Löwenunterarten. *Säugetierkundl. Mitt.*, München, 11, 117—128, 1963.
- — : Zur systematischen Stellung des Nebelparders, *Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821). *Säugetierkundl. Mitt.*, München, 12, 13—17, 1964 a.
- — : Strukturveränderungen am Schädel eines Leoparden, *Panthera pardus*, infolge Unterkieferbruchs. *Säugetierkundl. Mitt.*, München, 12, 52—55, 1964 b.
- — : Studien zur Ethologie des Nebelparders — *Neofelis nebulosa* (Griffith 1821). Diplomarbeit aus dem 1. Zool. Inst. d. Univ. Mainz, unveröffentlicht.
- — : Psychische Korrelate der Pigmentation bei Feliden. *Homo*, Göttingen, 16, 44 bis 48, 1965.

- — : Mitteilung zum Backzahnwechsel der Hauskatze (*Felis catus*). Zool. Garten, N. F., Leipzig, **32**, 323—327, 1966.
- — & Koenigswald, G. von: Fossile Nebelparder (*Neofelis*) aus dem Pleistozän Südchinas und Javas. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam, Ser. B, **67**, 1—16, 1964.
- Herre, W.: Artkreuzungen bei Säugetieren. *Biologia generalis*, Wien-Leipzig, **12**, 1937.
- Hershkovitz, P.: Status of Names credited to Oken, 1816. *J. Mammalogy*, Baltimore, **30**, 289—301, 1949.
- Hesse, E.: Bemerkungen zur Biologie einiger Säugetiere. *Z. f. Säugetierk.*, Berlin, **1**, 47—58, 1926.
- Hoier, R.: Les Lions au Parc National Albert. *Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congo-laises)*, Léopoldville, **20**, 13—20, 1953.
- — : Le Léopard dans le Parc National Albert. *Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congo-laises)*, Léopoldville, **28**, 471—474, 1954.
- Hollister, N.: Some effects of environment and habit on captive Lions. *Proc. US Nat. Mus.*, Washington, **53**, 1917.
- — : East African Mammals in the United States National Museum. Part I, Insectivora, Chiroptera, and Carnivora. Smithsonian Institution, US Nat. Mus. Bull., Washington, **99**, 1—194, 1918.
- Hopwood, A.: Contributions to the Study of some African Mammals. VI. Notes on the interior of the skull in Lion, Leopard, and Cheetah. *J. Linnean Soc. London, Zoology*, London, **41**, 369—376, 1947.
- Howell, A.: Pathologic Skulls of Captive Lions. *J. Mammalogy*, Baltimore, **6**, 163 bis 168, 1925.
- Hussel, L.: Das Schnurren der Hauskatze. *Urania*, Leipzig, **19**, 1, 1956.
- Ihering, H. v.: Systematik, Verbreitung und Geschichte der südamerikanischen Raubtiere. *Archiv f. Naturgesch.*, Berlin, **76**, 1910.
- Ismail, M.: Possible Function of the Tiger's Whiskers. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Bombay, **57**, 1, 1960 a.
- — : In Defence of the Tiger. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Bombay, **57**, 2, 1960 b.
- Jacobson, E.: Notes on some Mammals from Sumatra. *J. Federated Malay States Mus.*, Singapore, **10**, 235—240, 1920.
- Jobaert, A.: Le Lion. *Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congo-laises)*, Léopoldville, **25**, 311—234, 1954.
- Johnson, M.: Das Löwenbuch, Brockhaus-Verlag, Leipzig, 1931.
- Jones, S.: Color Variations in Wild Animals. *J. Mammalogy*, Baltimore, **4**, 172—177, 1923.
- Kabitzsch, J.-F.: Die Verwandtschaft von Löwen und Tiger, dargestellt in ihrem Gebiß unter Berücksichtigung der Gebisse von Jaguar und den zwei pleistozänen Großkatzen *Felis spelaea* und *Felis atrox*. *Säugetierkundl. Mitt.*, Stuttgart, **8**, 103—140, 1960.
- Kadambi, K.: The South Indian Panther — *Panthera pardus fusca*. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Bombay, **51**, 721—724, 1953.
- Kaplanov, A.: Tigr — Isjubrj — los. Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, NS, Otdel zoologitscheskij, Moskwa, **14**, 29, 1948.
- Kemna, A.: Über eine Rückkreuzung eines Löwen-Tiger-Bastards mit einem Löwen in der zweiten Generation und tierärztliche Beobachtungen bei der Aufzucht der empfindlichen Jungtiere. *D. Zool. Garten (NF)*, Leipzig, **20**, 2/3, 1953.
- Kretzoi, N.: Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. X. Congrès international de Zoologie à Budapest 1927, Budapest, **2**, 1293—1353, 1929 a.
- — : Felida-Tanulmányok (Feliden-Studien). Budapest, 1929 b.
- Krumbiégel, I.: Die Schnee Leoparden (*Felis uncia* Schreb.) des Dresdner Zoologischen Gartens. *D. Zool. Garten (NF)*, Leipzig, **9**, 1/2, 1937.
- — : Der Löwe. Neue Brehm-Bücherei, Geest & Portig K.G., Leipzig, 1952.

- — : Biologie der Säugetiere, 2 Bde., Agis-Verlag, Krefeld, 1953—1955.
- Kumar, S.: Strange Behaviour of Monkeys in the presence of a Panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc. Bombay, **52**, 913—914, 1955.
- Ladiges, W.: Durch Dschungel und Urwald. Braunschweig, 1951.
- Leyhausen, P.: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. Z. f. Tierpsych. Berlin-Hamburg, **7**, 46—83, 1950.
- — : Beobachtungen an einer brasilianischen Tigerkatze. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **10**, 77—91, 1953.
- — : Über die Beziehung der Katze zum Beutetier. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1952 in Freiburg, Zool. Anz., Leipzig, **17**, Suppl., 1953.
- — : Verhaltensstudien an Katzen. Paul-Parey-Verlag, Berlin, 1956 a.
- — : Das Verhalten der Katzen. Handbuch d. Zoologie, 8. Bd., 7. Lfg., 10 (21), Verlag Walter de Gruyter & Co., Berlin, 1956 b.
- — : Über die unterschiedliche Entwicklung einiger Verhaltensweisen bei den Feliden. Säugetierkundl. Mitt. Stuttgart, **4**, 123—125, 1956 c.
- — : Domestikationsbedingte Verhaltenseigentümlichkeiten der Hauskatze. Z. Tierzucht u. Züchtungsbiologie, Hamburg-Berlin, **77**, 191—197, 1962.
- — : Über südamerikanische Pardelkatzen. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **20**, 627—640, 1963.
- Lindemann, W.: Beobachtungen an wilden und gezähmten Luchsen. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **7**, 217—246, 1950.
- — : Über die Jugendentwicklung beim Luchs (*Lynx l. lynx* Kerr.) und bei der Wildkatze (*Felis s. silvestris* Schreb.). Behaviour, Leiden, **8**, 1—46, 1955.
- — : & Rieck, W.: Beobachtungen bei der Aufzucht von Wildkatzen. Z. f. Tierpsych., Berlin-Hamburg, **10**, 92—119, 1953.
- Linnaeus, C.: Systema Naturae, T. 1, Ed. 10, Holmae, 1758. Photonachdruck, Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1956.
- Lönnerberg, E.: Mammals collected by the Swedish Zoological Expedition to British East Africa 1911. Kungl. Svenska Vetenskaps. Handlingar, Uppsala, **48**, 5, 1912.
- — : Notes on some Cats from Eastern Asia with description of a New Subgenus. Arkiv för Zoologi, Stockholm, **18**, A, 2, 1—22, 1926.
- Lorenz, K.: Psychologie und Stammesgeschichte. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G.-Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 131—174, 1954.
- Loukashkin, A. S.: The Manchurian Tiger. China Journal, Schanghai, **28**, 127—133, 1938.
- Loveridge, A.: Notes on East African Mammals collected 1920—1923. Proc. Zool. Soc. London, 1923.
- Ludwig, W.: Die Selektionstheorie. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G.-Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 662—712, 1954.
- Lüers, H. & H. Ulrich: Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G.-Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 552 bis 661, 1954.
- Lydekker, R.: Exhibition of, and Remarks upon, an abnormally marked Leopard-skin from the Deccan. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
- Macdonald, A.: Strange Behaviour of a Tigress. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 1, 1930.
- Makino, S. & S. Tateishi: A comparison of the chromosomes in the lion, chinese leopard cat and house cat. J. Morphology, Philadelphia, **90**, 93—102, 1952.
- Marshall, G.: Measurements of Tigers in the Naga Hills, Assam. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 615, 1937.
- — : Leopards from the Vicinity of Naga Hills. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **40**, 739, 1939.
- Matthew, W.: The Phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **28**, 289—316, 1910.

- Mazak, V.: A Note on the Lion's Mane. Z. f. Säugetierk., Hamburg/Berlin, **29**, 124 bis 127, 1964.
- Milroy, A.: Tigers and Elephants. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **32**, 1927.
- Mivart, S.: The Cat. John-Murray-Verlag, London, 1881.
- Monteath, I.: Curious Companionship between Panther and Wild Boar. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 157—158, 1936.
- Morris, R.: Tigers 'pooking'. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 1928.
- — : The sence of smell in Indian Felidae. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 695, 1929.
- — : A Tale of five Tiger. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 2, 1931 a.
- — : A Panther's strange Behaviour. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **35**, 2, 1931 b. 2, 1931 b.
- — : Panthers feeding on Tiger 'kills'. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **36**, 3, 1933.
- — : Tigers killing solitary Bull Bison (*Bibos gaurus*). J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **38**, 179, 1935.
- — : Tiger versus Bison. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **38**, 609, 1936.
- — : Two wary Tigers and two others. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 610 bis 614, 1937.
- — : Unusual Behaviour of Panthers and Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **42**, 655—656, 1941.
- — : How do the larger Felines secure nimble Prey? J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **51**, 493, 1953 a.
- — : Unrecorded Sounds made by Tiger and Wild Dog. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **51**, 494—495, 1953 b.
- Mosse, A.: The panther as I have known him. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 2—4, 1930/31.
- Narayan, V.: A Comment on 'Tigers and Elephants' and notes on Tigers and Buffaloes. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 4, 1927.
- Novikov, G.: Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR (Übersetzung aus dem Russischen). Israel Programm for Scientific Translations, Jerusalem, 1962.
- Ognev, S.: Mammals of USSR and adjacent Countries. 3, Carnivora (Übersetzung aus dem Russischen, Moskau-Leningrad 1935). Israel Programm für Scientific Translations, Jerusalem, 1962.
- Oken, L.: Lehrbuch der Naturgeschichte. 3. Theil, Zoologie, 2. Abth., Fleischthiere. Leipzig, 1816.
- Owen, R.: On the Distinguishing Peculiarities of the Crania of the Lion and Tiger. Proc. Zool. Soc. London, **2**, 1—2, 1834.
- — : On the Anatomy of the Cheetah, *Felis jubata*, Schreb. Transact. Zool. Soc. London, London, **1**, 129—136, 1835.
- Pei, W. C.: On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. Palaeontologia Sinica, Peking, Ser. C, **8**, 1, 1934.
- Petzsch, H.: Ein weißer Tiger. Z. f. Säugetierk., Berlin, **8**, 280, 1933.
- Phythian-Adams, E.: Tiger „Pooking“. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **43**, 517, 1942.
- Pienaar, U. de V.: The large Mammals of the Kruger National Park. — Their Distribution and Present-Day Status. Koedoe, Pretoria, **6**, 1—37, 1963.
- Pillai, Subhiah B.: A Tiger's unorthodox Method of Commencing its Meal. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **56**, 2, 1959.
- Ping, C.: On the Skeleton of *Felis tigris*. Contrib. Biol. Laboratory Sci. Soc. China, Nanking, **2**, 1, 1926.
- Pizey, R. M.: Black Leopards. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **36**, 1, 1932.
- Pocock, R.: The Significance of the Pattern of the Cubs of Lions (*Felis leo*) and of Pumas (*Felis concolor*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, Ser. 7, **20**, 436—445, 1907.

- — : Exhibition of photographs of a Sumatran Tiger, and Remarks upon this animal and upon other Tigers living in the Society's Gardens. Proc. Zool. Soc. London, 1908.
- — : On the Skulls of Leopards. Proc. Zool. Soc. London, 204—209, 1909.
- — : On the Hyoid Apparatus of the Lion (*F. leo*) and Related Species of Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 104, 1916 a.
- — : Some Dental and Cranial Variations in the Scotch Wild Cat (*Felis silvestris*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 105, 1916 b.
- — : On the Toothchange, Cranial Characters, and Classification of the Snow-Leopard or Ounce (*Felis uncia*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 105, 303—316, 1916 c.
- — : The Structure of the Auditory Bulla in existing Species of Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 106, 1916 d.
- — : On some of the Cranial and External Characters of the Hunting Leopard or Cheetah (*Acinonyx jubatus*). Ann. Mag. Nat. Hist., London, **18**, 107, 1916 e.
- — : On the External Characters of the Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **19**, 109, 1917 a.
- — : The Classification of existing Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist., London, **20**, 119, 329—350, 1917 b.
- — : Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **33**, 505—541, 1929.
- — : The Panthers and Ounces of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 64 bis 82, 307—336, 1930.
- — : The Lions of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **34**, 638—665, 1930.
- — : The Leopards of Africa. Proc. Zool. Soc., London, **2**, 543—591, 1932.
- — : Exhibition of the skins of two interesting varieties of Leopard. Proc. Zool. Soc. London, 733—735, 1935 a
- — : Exhibition of the skull of a lion-tiger hybrid. Proc. Zool. Soc. London, 736—740, London, 1935 b.
- — : The Races of Jaguar (*Panthera onca*). Novit. Zoologicae, Tring, **41**, 406—422, 1939.
- Prater, S.: Black Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **39**, 381—382, 1937.
- Reed, T.: „Mohini“, the white Tiger in the National Zoological Park Washington. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **27**, 126—127, 1963.
- Reinig, W.: Elimination und Selektion. G. Fischer-Verlag, Jena, 1938.
- Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Encke-Verlag, Stuttgart, 1947.
- — : Die phylogenetische Abwandlung der Ontogenese. In Heberer, Die Evolution der Organismen, G. Fischer-Verlag, Stuttgart, **1**, 103—130, 1954.
- Rice, H.: Cannibalism amongst Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, **31**, 1, 1926.
- Ridley, H.: The Mammals of the Malay Peninsula. P. 2. Natural Science, London, **6**, 89—96, 1895.
- Roberts, A.: The Mammals of South Africa. „Mamm. South Africa“, Book Fund, Johannesburg, 1951.
- Robinson, F.: White Tigers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **32**, 1927.
- Röhrs, M.: Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. f. wissenschaftl. Zoologie, Leipzig, Abt. A, **162**, 1—95, 1959.
- — : Allometrie und Systematik. Z. f. Säugetierk., Hamburg/Berlin, **26**, 130—137, 1961.
- — : Bemerkungen zur Bergmann'schen Regel. In Kurth, Evolution und Homination, G. Fischer-Verlag, Stuttgart, 49—63, 1962.
- Rörig, A.: Über Säugetier-Bastarde. D. Zool. Garten, Frankfurt, **44**, 286—292, 1903.
- Rothe, K.: Über die Schutzfarben des Löwen und Tigers. Mitt. d. Sektion f. Naturkunde d. Österr. Tour.-Klub, Wien, **17**, 9, 1905.
- Sanderson, I.: Säugetiere (bearbeitet von F. Bolle). Droemersch Verlagsanstalt Th. Knauer Nachf., München, 1956.

- Satunin, K.: Die Säugetiere des Talyschgebietes und der Mugansteppe. Mitt. d. Kaukasischen Mus., Tiflis, **2**, 263—394, 1906.
- — : Zur Systematik der Familie Felidae. Mitt. d. Kaukasischen Mus., Tiflis, **4**, 238 bis 256, 1909.
- Schaposchnikov, S.: Bars w zapadnom tjan-schanje. Priroda, Moskau, **7**, 113 bis 114, 1956.
- Schaub, S.: Was ist *Felis elata* Bravard? Eclogae Geol. Helv., Basel, **32**, 187—193, 1939.
- Schmid, E.: Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. Z. f. Säugetierk., Berlin, **15**, 1—179, 1940.
- Schmitt, I. u. G. Klöppel: Das Serumeiweißbild der Feliden. Die Kleintier-Praxis, Hannover, **7**, 40—43, 1962.
- Schneider, K.: Beobachtungen über die Pupillengestalt bei einigen lebenden Säugetieren. Neue Psychol. Studien, München, **6**, 319—354, 1930.
- — : Ein Fall von erblichem partiellen Albinismus beim Löwen. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **2**, 274—278, 1930.
- — : Das Flehmen (III.). D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **5**, 1932.
- — : Einige Bilder zur Aufzucht eines Schneeleoparden. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **9**, 37—39, 1937.
- — : Eine Löwin mit Mähne. Verh. Dtsch. Zool. 1948 in Kiel, 463—467. Leipzig, 1949.
- — : Von der Fleckung junger Löwen. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **20**, 127—150, 1953.
- — : Zum Zahndurchbruch des Löwen (*Panthera leo*) nebst Bemerkungen über das Zahnen einiger anderer Großkatzen und der Hauskatze (*Felis catus*). D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **22**, 240—361, 1959.
- Schouteden, H.: Note sur quelques Févides mélanisants du Congo belge. Revue de Zool. et de Bot. Africaines, Tervuren, **40**, 89—95, 1947.
- Schreber, J.: Die Säugethiere, 3. Theil. Erlangen, 1778.
- Schreider, E.: Anthropologie physiologique et variations climatiques. In: Physiologie et Psychologie en milieu aride — Compte-rendu de Recherches, UNESCO, Paris, 1963.
- Schulze, F., W. Kükenthal, K. Heider u. R. Hesse: Nomenclator animalium generum et subgenerum. Verlag d. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin, 1926 bis 1936.
- Schwangart, F.: Der Manul, *Otocolobus manul* (Pallas), im System der Feliden. Zentrbl. Kleintierkunde und Pelztierkunde, Leipzig, **12**, 8, (= Carnivoren-Studien, Bd. 2), 19—67, 1936.
- — : Südamerikanische Busch-, Berg- und Steppenkatzen. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-nat. Abt., NF, München, **49**, 1—77, 1941.
- Selous, F.: African Nature Notes and Reminiscences. London, 1908.
- Severtzow, M.: Notice sur la classification multisériale des Carnivores, spécialement des Félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. Revue de Zoologie pure et appliquée, Paris, 2. Ser., **18**, 1858.
- Shortridge, G.: The Mammals of South-West Africa. 2 Bde. W. Heinemann, London, 1934.
- Simpson, G.: The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, **85**, 1—350, 1945.
- Singh, K.: Experiments in implanting African Lions into Madhya Bharat. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, **53**, 465—468, 1956.
- Sody, H.: Notes on some Primates, Carnivora, and the Babirusa from the Indo-Malayan and Indo-Australian Regions. Treubia, Buitenzorg, **20**, 121—190, 1949.
- Sonntag, C.: The Comparative Anatomy of the Tongues of the Mammalia. — VIII. Carnivora. Proc. Zool. Soc. London, 1923.

- Spannhof, L.: Histochemische Untersuchungen zur Sterilität bei männlichen Säugerbastarden (Artkreuzung der Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus* × *Cl. rutilus*). Zool. Anzeiger, Leipzig, 23. Suppl., 99—107, 1960.
- Stanek, V.: Simba — Das Löwenjunge. Römer Verlag, Frankfurt/M., ohne Jahr.
- Steinbacher, G.: Die großen Räuber — Löwen, Tiger und andere Großkatzen. Lux-Lesebogen, Murnau/München, 197, 1955.
- Steinemann, P.: Die Wochenstube der Tigerin. Kosmos, Stuttgart, 55, 1959.
- Stohl, G.: Vizeletvizsgálatok állatkerti állatokon (Harnuntersuchungen bei Zootieren). Allattani Közlemények, Budapest, 46, 1957.
- Stranack, F.: Fat Distribution in the Kidney Tubules of the Felidae. Proc. Zool. Soc., London, 139, 475—482, 1962.
- Swaine, I.: A Tiger attacking an Elephant. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 36, 4, 1933.
- Swanepoel, P.: Feast of the Kings. African Wild Life, Johannesburg, 16, 215—224, 1962.
- Swire, C.: Three Tigers at a kill. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 34, 3, 1930.
- Teilhard de Chardin, P. u. J. Piveteau: Les Mammifères fossiles de Niowan (Chine). Ann. Paléontologie, Paris, 19, 1—234, 1930.
- Tembrock, G.: Tierstimmen. Eine Einführung in die Bioakustik. Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg, 1959.
- Thom, W.: Tiger Shooting in Burma. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 37, 573 bis 603, 1934.
- Togare: Erfahrungen mit wilden Tieren. Berliner u. Münchener Tierärztl. Wochenschrift, Jhg. 1940.
- Ullrich, W.: Die letzten indischen Löwen (*Panthera leo persica*) im Gir-Reservat. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, 26, 287—297, 1962.
- Urbain, A. u. J. Rinjard: Un hybride de tigre-lion au Parc Zoologique du Bois de Vincennes. Mammalia, Paris, 13, 103—104, 1949.
- Van Ingen u. van Ingen: Variation in Colour of Tigers and Panthers. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Bombay, 42, 654—655, 1941.
- Vernay, A.: Vitality of a panther. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 33, 698—699, 1929.
- — : The Lion of India. Natural History, New York, 30, 1930.
- Viret, M.: Le loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, 4, 1—197, 1954.
- Wagner, J.: Die Raubtiere. In Schreiber, J. v.: Die Säugthiere. 2. Abt. Erlangen, 1841.
- Ward, A.: The Mammals and Birds of Kashmir and the Adjacent Hill Provinces. Part IV — Carnivora. J. Bombay Nat. Hist. Soc., Madras, 31, 1, 1926.
- Weber, M.: Die Säugetiere. 2 Bde., G. Fischer-Verlag, Jena, 1928.
- Weigel, I.: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkundl. Mitt., München, 9, Sonderheft, 1—120, 1961.
- Weiss, G.: Das Tier und die menschliche „Sympathieströmung“. Z. f. Tierpsych., Berlin/Hamburg, 7, 295—299, 1950.
- Welch, F.: A Comparative Examination of three living Specimens of *Felis tigris sondaica*, with Notes on an old Javan Male. Proc. Zool. Soc., London, 892—893, 1909.
- Whalen, R.: Sexual Behavior of Cats. Behaviour, Leiden, 20, 321—342, 1963.
- Yates, C.: The Kruger National Park. London, 1935.
- Zarapkin, S.: Zur Frage der verwandtschaftlichen Stellung der Großkatzen zueinander. Z. f. Säugetierk., Berlin, 14, 220—224, 1939.
- Zdansky, O.: Quartäre Carnivoren aus Nord-China. Palaeontologia Sinica, Peking, Ser. C., 2, 1—30, 1925.

- Z u k o w s k y , L.: Beitrag zur Kenntnis der Säugetiere der nördlichen Teile Deutsch-Südwestafrikas unter besonderer Berücksichtigung des Großwildes. Archiv. f. Naturgesch., Berlin, **90**, A. 1, 29—164, 1924.
- — : Großsäuger, die Hagenbeck entdeckte. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **17**, 211 bis 221, 1950.
- — : Persische Panther. D. Zool. Garten (NF), Leipzig, **24**, 329—344, 1959.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Dr. Helmut H e m m e r , 65 Mainz, Universität,
Institut für physiologische Zoologie.

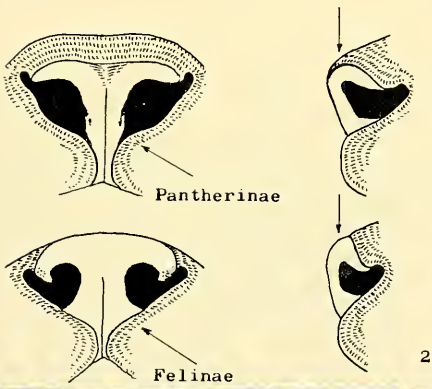
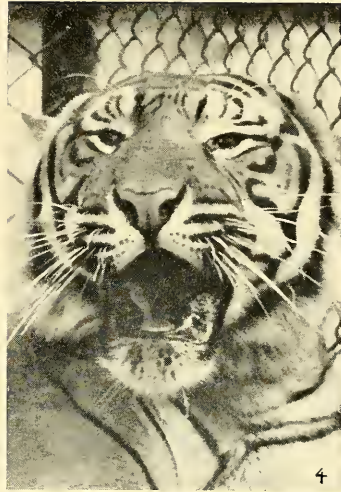
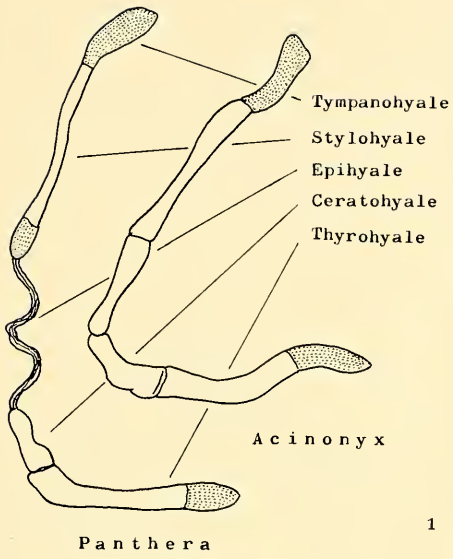
ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen
Tafel I bis XXIV

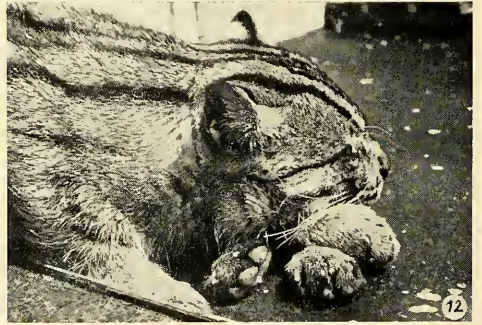
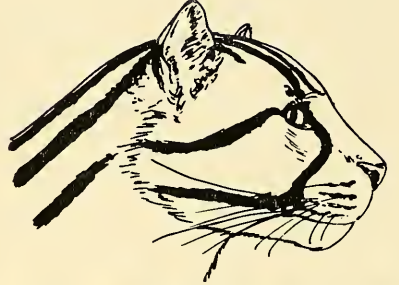
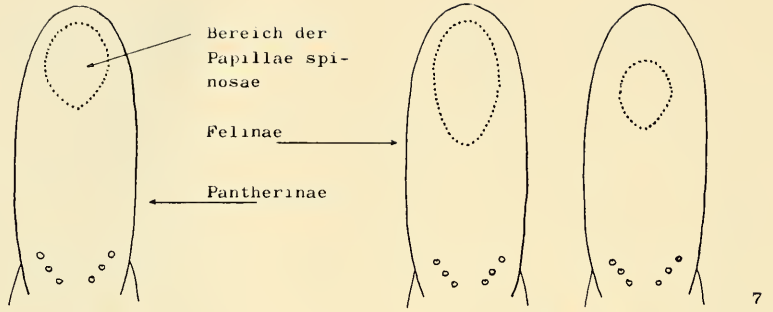
Erklärung zu Tafel I

- Fig. 1: Hyoidbau bei *Pantherinae* und *Felinae* bzw. *Acinonychinae* (am Beispiel *Acinonyx*) (nach P o c o c k , geändert).
- Fig. 2: Rhinarium bei *Pantherinae* und *Felinae* (letzte generalisiert) (nach P o c o c k , geändert).
- Fig. 3: Löwenportrait. Rhinarium in Seitenansicht. (Zoo Frankfurt/M.)
- Fig. 4: Tigerportrait (Blijdorp-Zoo Rotterdam)
- Fig. 5: Irbisportrait (Blijdorp-Zoo Rotterdam)
- Fig. 6: Nebelparderportrait (Zoo Frankfurt/M.)

Tafel I



Tafel II



Erklärung zu Tafel II

- Fig. 7: Bereich der Papillae spinosae auf der Zunge bei *Pantherinae* und *Felinae* (nach Sonntag, geändert).
- Fig. 8: Kopfzeichnung bei *Pantherinae* und *Felinae* (schematisiert).
- Fig. 9: Kopfzeichnung beim Leoparden (Tierpark München).
- Fig. 10: Irbis. Beachte die Halszeichnung! (Burgers Dierenparken Arnhem)
- Fig. 11: Kopfzeichnung beim Nebelparder (Zoo Frankfurt/M.).
- Fig. 12: Kopfzeichnung bei der Fischkatze (Zoo Frankfurt/M.).

Erklärung zu Tafel III

- Fig. 13: Freßstellung des Löwen (Artis-Zoo Amsterdam).
- Fig. 14: Freßstellung des Irbis (Artis-Zoo Amsterdam).
- Fig. 15: Freßstellung des Nebelparders (Zoo Frankfurt/M.).
- Fig. 16: Freßstellung des Pumas (Zoo Frankfurt/M.).
- Fig. 17: Schlafstellung Rückenlage bei einer Löwin (Artis-Zoo Amsterdam).
- Fig. 18: Schlafstellung Rückenlage bei einer Tigerin (Zoo Frankfurt/M.).
- Fig. 19: Schlafstellung Rückenlage bei einem Jaguar (Zoo Frankfurt/M.).
- Fig. 20: Schlafstellung Rückenlage bei einem Leoparden (Zoo Frankfurt/M.).

Tafel III



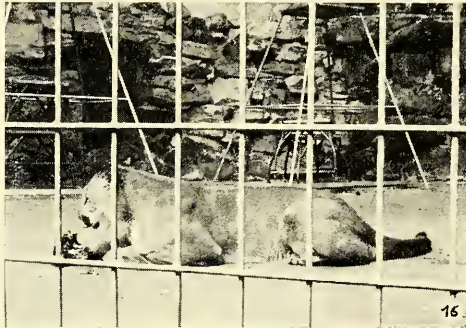
13



14



15



16



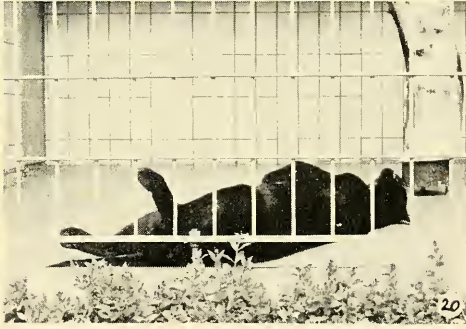
17



18

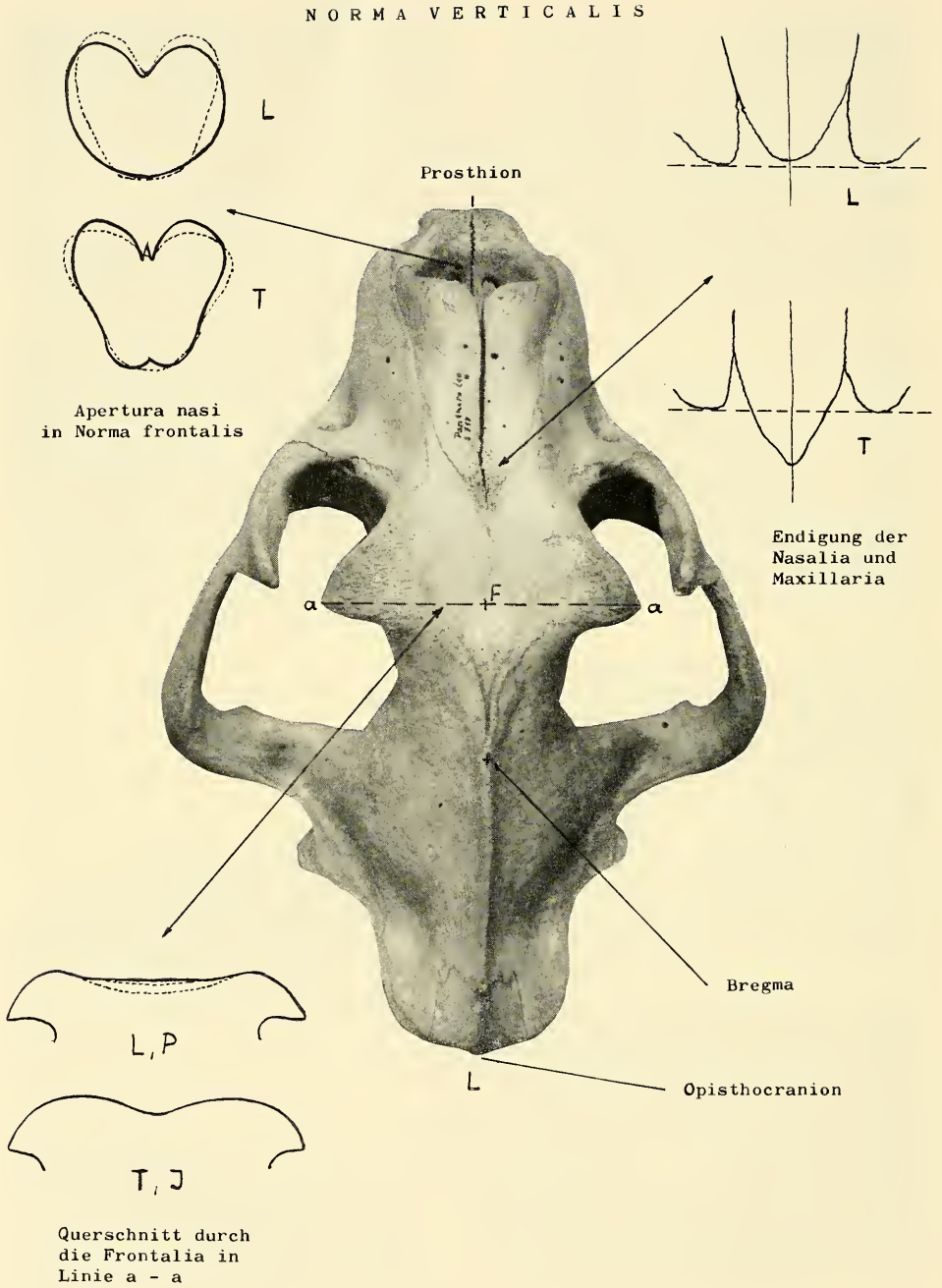


19



20

Tafel IV



Erklärung zu Tafel IV

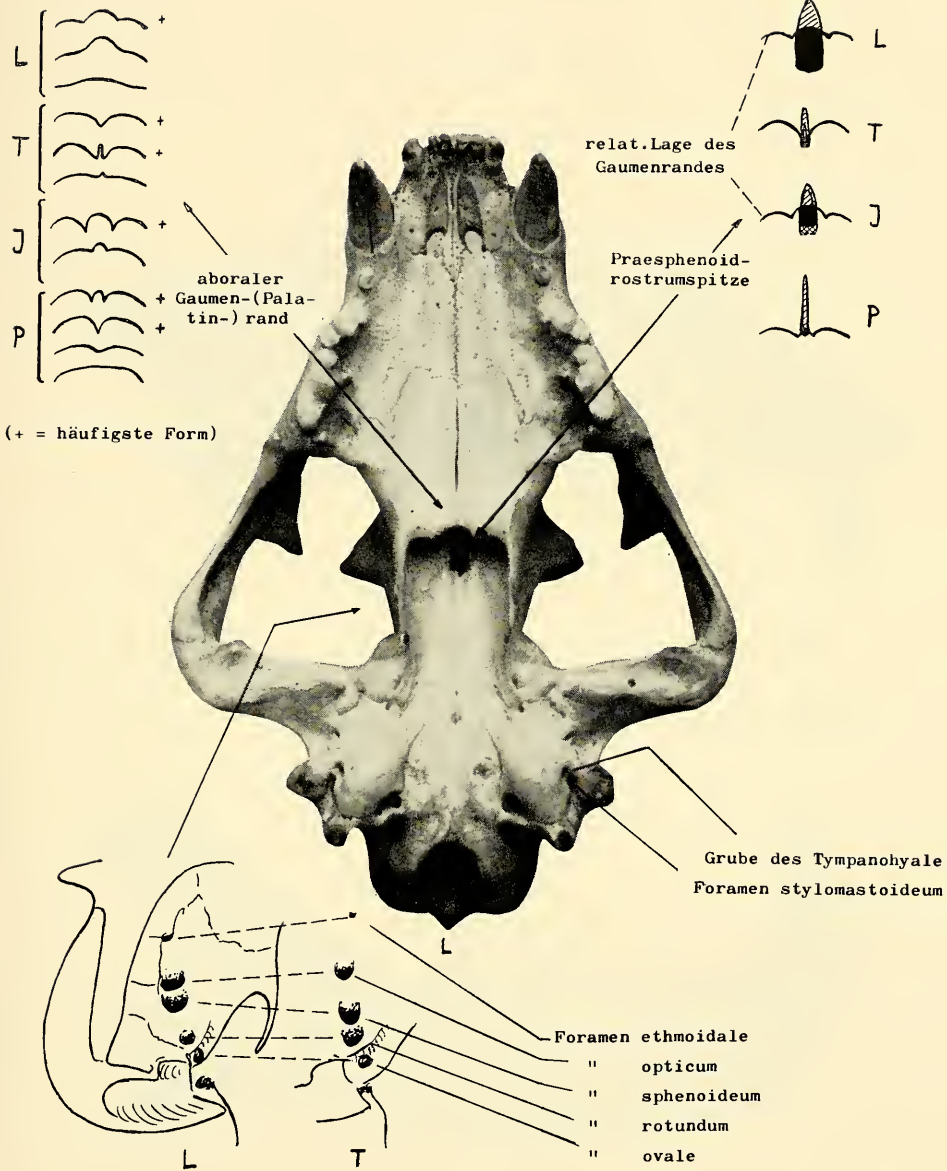
Fig. 21: Bestimmungstafel für die Schädel der rezenten *Pantherinae*: Norma verticalis.

Erklärung zu Tafel V

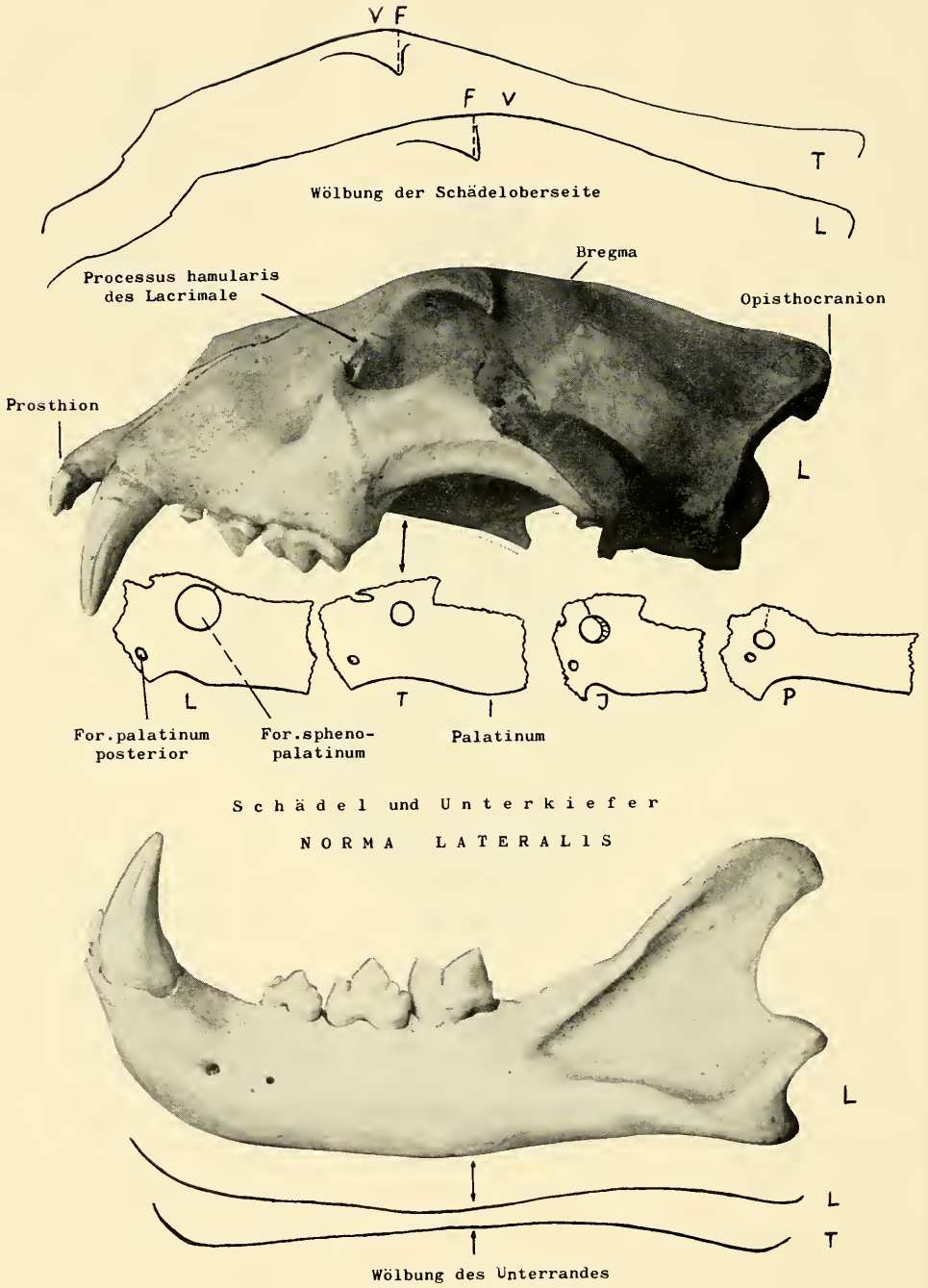
Fig. 22: Bestimmungstafel für die Schädel der rezenten *Pantherinae*: Norma basilaris.

Tafel V

NORMA BASILARIS



Tafel VI



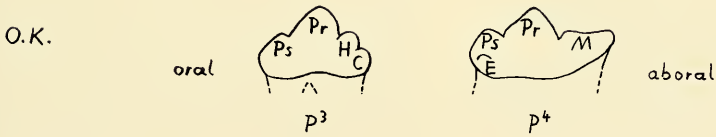
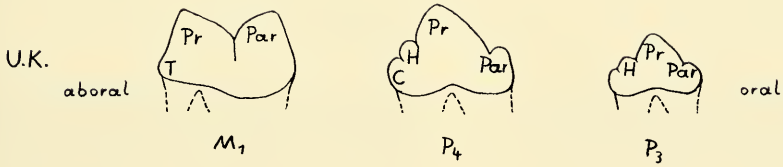
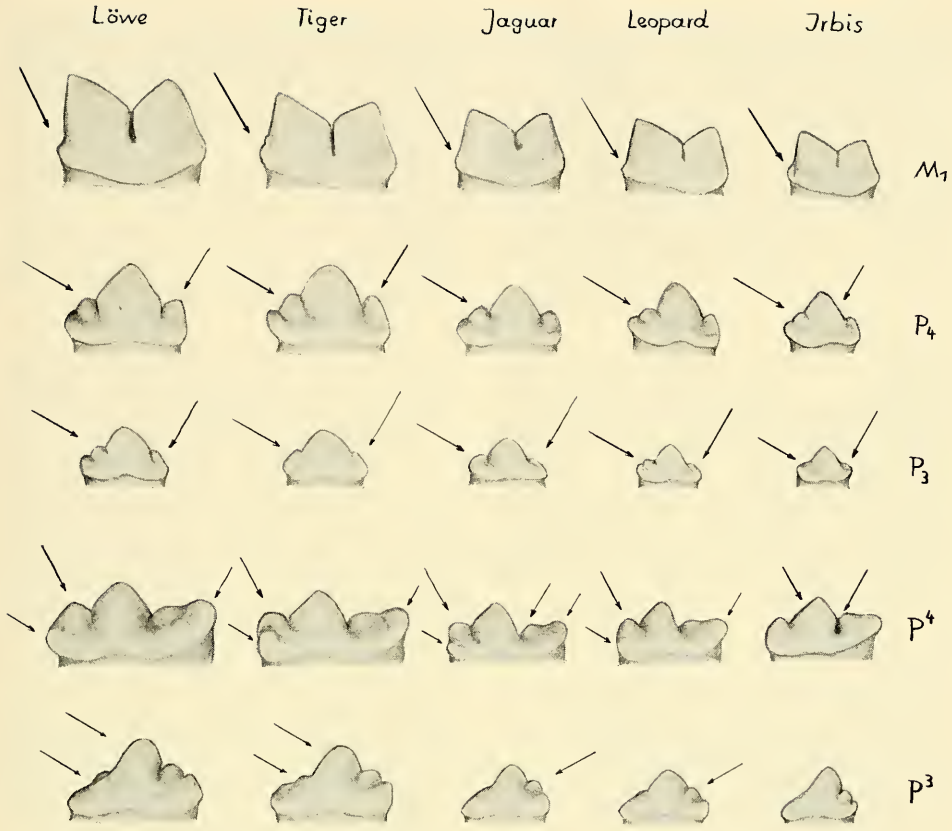
Erklärung zu Tafel VI

Fig. 23: Bestimmungstafel für die Schädel der rezenten *Pantherinae*: Norma lateralis.

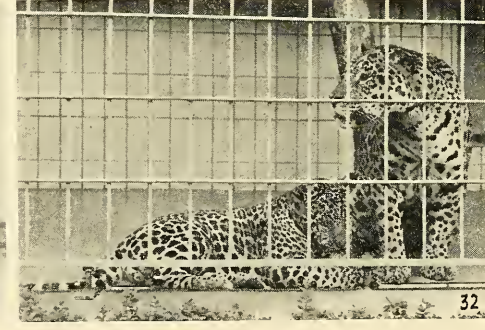
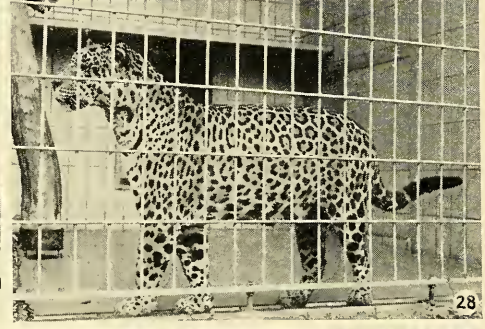
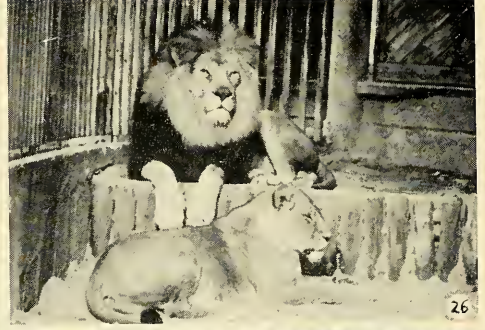
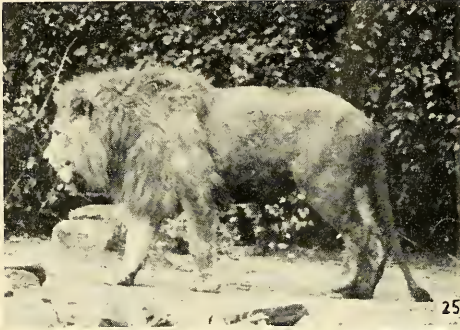
Erklärung zu Tafel VII

Fig. 24: Bestimmungstafel für die Zähne der rezenten Pantherkatzen. Erklärung für die Abkürzungen im Text.

Tafel VII



Tafel VIII



Erklärung zu Tafel VIII

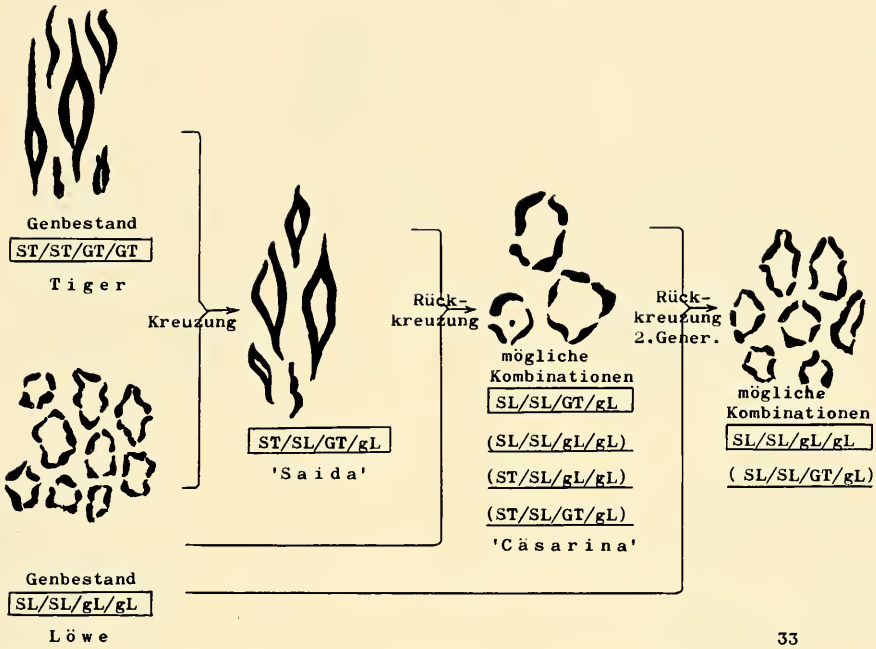
Fellzeichnung der Pantherkatzen:

- Fig. 25: Löwe; keine Fellzeichnung mehr erkennbar (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 26: Löwen. Beim ♀ vorne unten an den Flanken Rosetten noch schwach zu erkennen (Blijdorp-Zoo Rotterdam).
Fig. 27: Ceylon-Leopard (Blijdorp-Zoo Rotterdam).
Fig. 28: Jaguar (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 29: Tiger (Burger's Dierenparken Arnhem).
Fig. 30: Irbis (Burger's Dierenparken Arnhem).
Fig. 31: Nebelparder (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 32: „Halsband“ aus Solidflecken bei einem Jaguar (Zoo Frankfurt/M.).

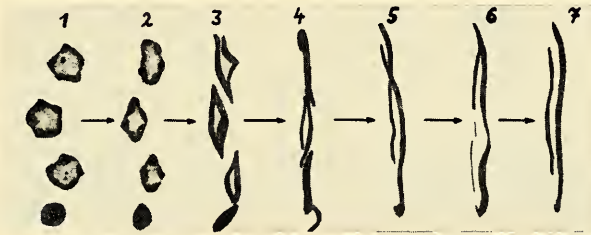
Erklärung zu Tafel IX

- Fig. 33: Genetisches Schema für die Fellzeichnung von Löwen-Tiger-Bastarden und deren Rückkreuzungen (Modell).
- Fig. 34: Schema zur Ableitung der Tigerstreifung aus Ringflecken (1 u. 2 Original, 3—6 z. T. nach Fellabbildungen bei P o c c k , 1929).
- Fig. 35: Rückenzeichnung aus (hinten) zwei Reihen kleiner, langgestreckter Solidflecken bei einem chinesischen Leoparden (*Panthera pardus japonensis*) (Zool. Staatssammlung München).
- Fig. 36: Solidfleckenlängsreihen auf dem Hinterrücken eines jungen Nebelparders (Zoo Frankfurt/M.).

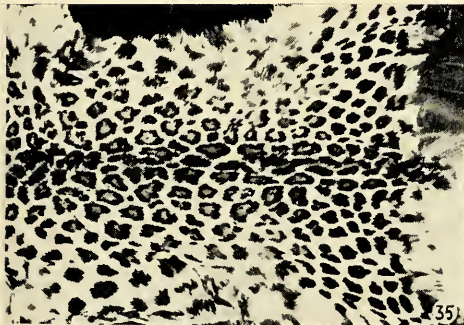
Tafel IX



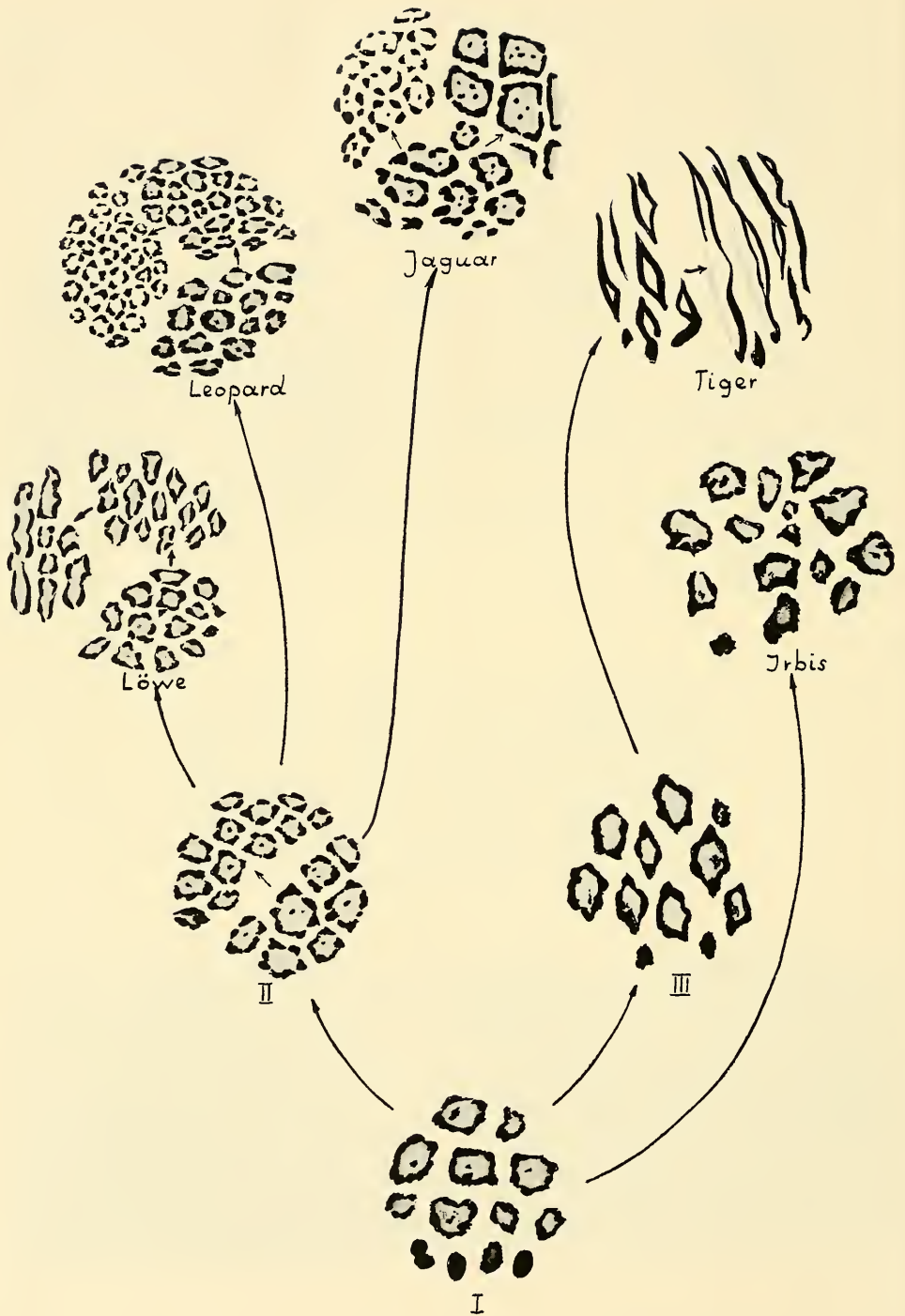
33



34



Tafel X



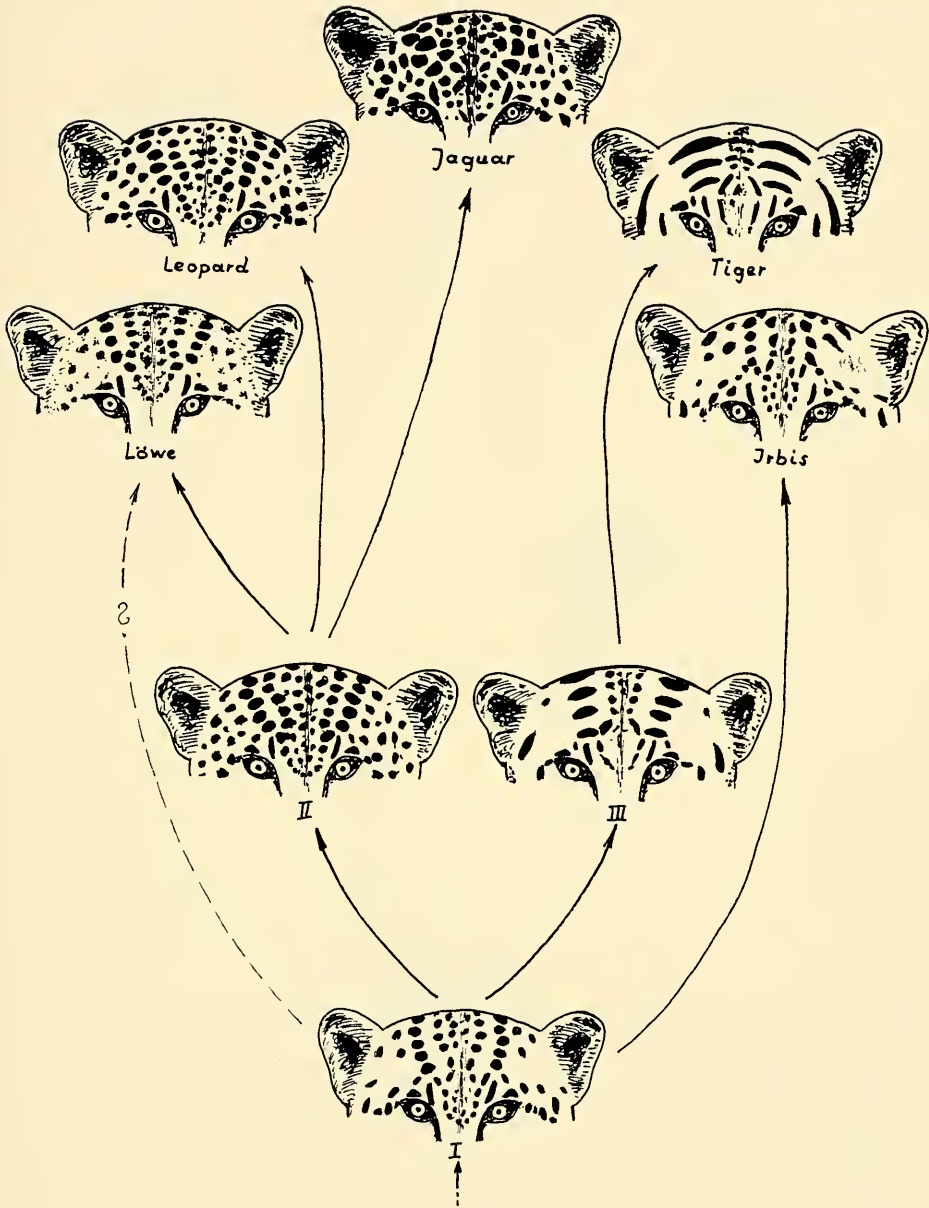
Erklärung zu Tafel X

Fig. 37: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang der Rosettengestalt der Fellzeichnung der Pantherkatzen.

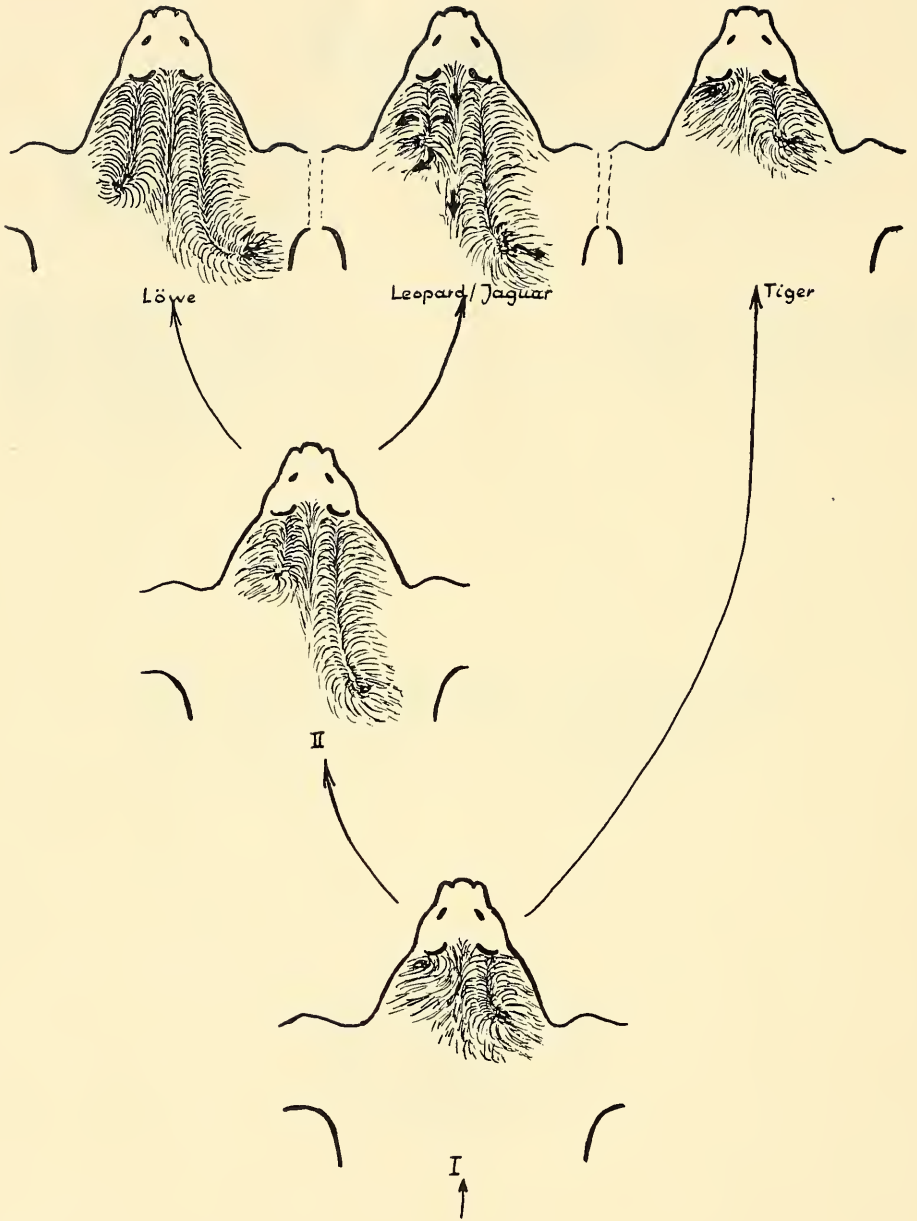
Erklärung zu Tafel XI

Fig. 38: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang der Stirnzeichnung der Pantherkatzen. I, II und III — hypothetische Stufen.

Tafel XI



Tafel XII



Erklärung zu Tafel XII

Fig. 39: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang des Mähnenwirbels der Pantherkatzen. Schemata für die rezenten Arten (obere Reihe) umgezeichnet nach **L e y h a u s e n** (1950).

Erklärung zu Tafel XIII

Fig. 40: Mähnenbezirke beim Löwen (nach einem Foto).

Fig. 41: Mähnenbezirke bei einem jungen Löwen (gleiches Tier wie Fig. 40) (Menagerie Mainz).

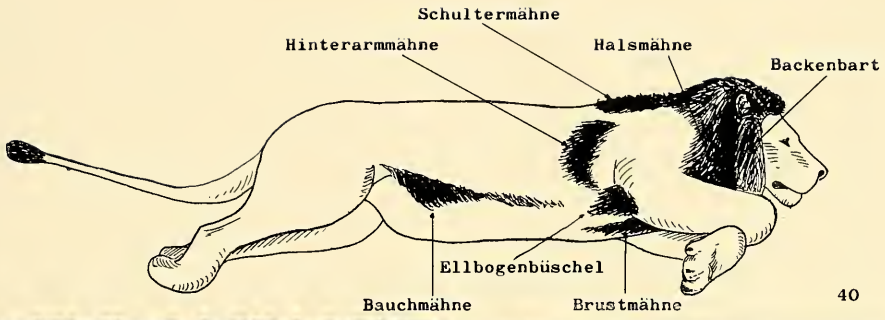
Fig. 42: Haarszusammensetzung der Löwenmähne (eines hell bemähnten Tieres) — Haarproben.

Fig. 43: Backenbart des Tigers (Blijdorp-Zoo Rotterdam).

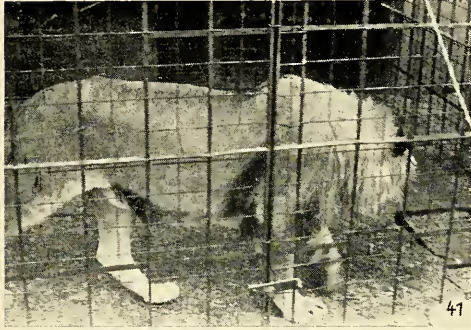
Fig. 44: Nackenmähne bei einem Geparden (Mus. Leiden).

Fig. 45: Backenbart beim Manul (Zoo Frankfurt/M.).

Tafel XIII



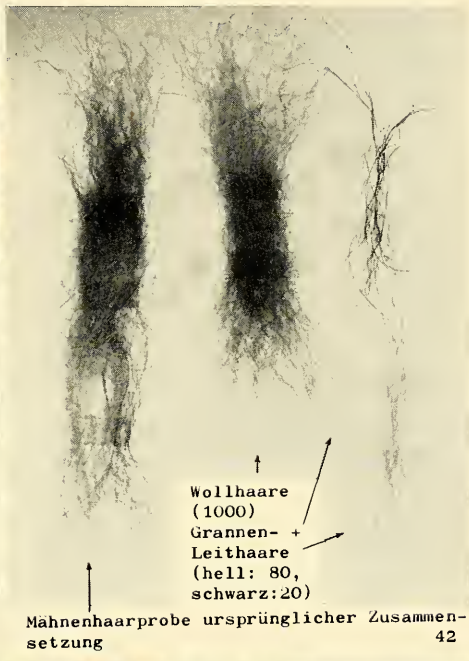
40



41



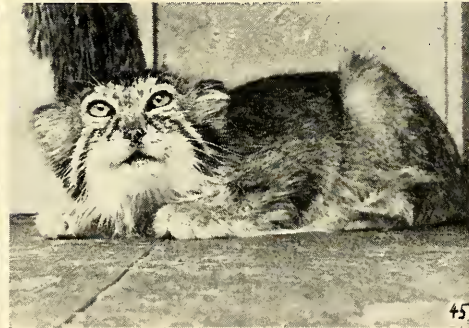
43



42

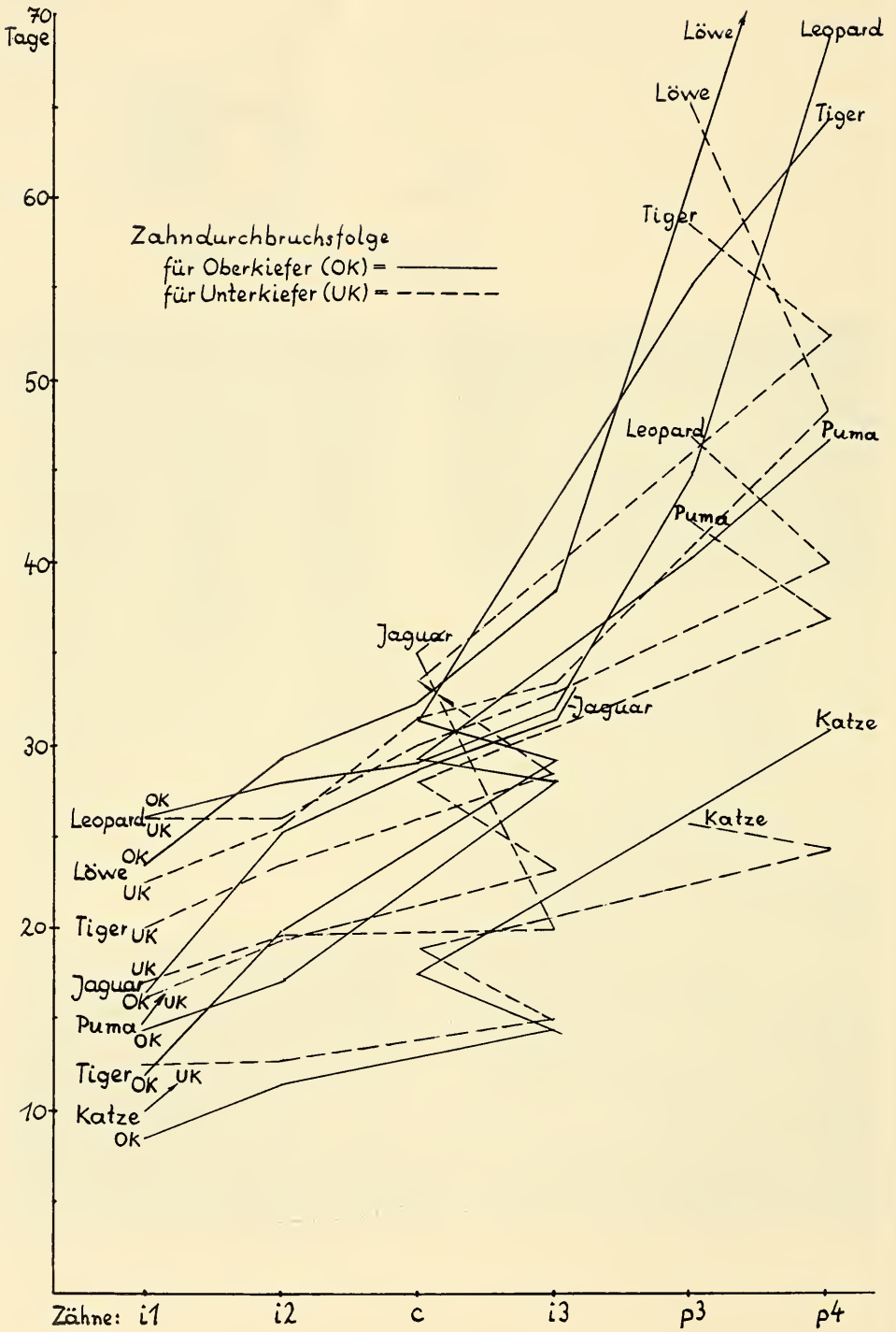


44



45

Tafel XIV



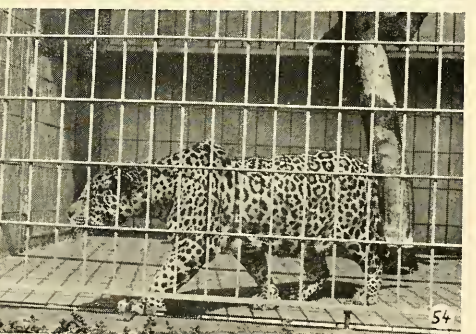
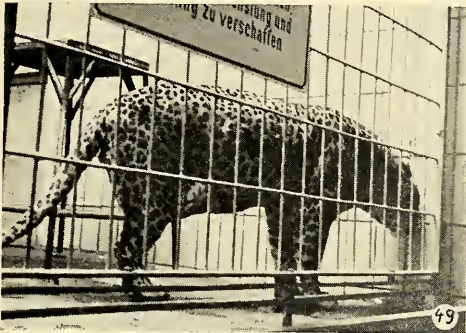
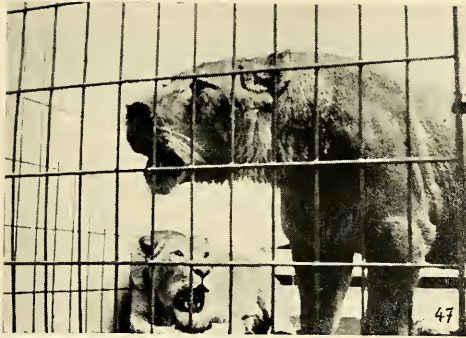
Erklärung zu Tafel XIV

Fig. 46: Diagramm für die Durchbruchzeiten der Milchzähne nach den Zahlenangaben bei Schneider (1959).

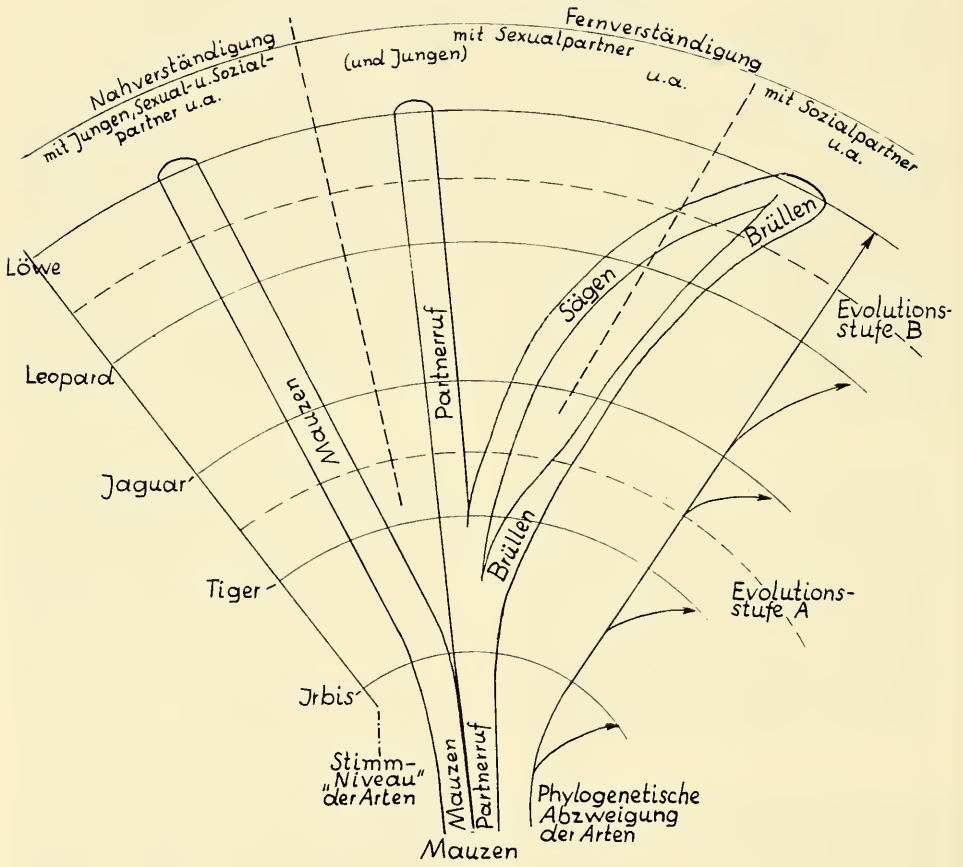
Erklärung zu Tafel XV

- Fig. 47: Brüllende Löwen (im Stehen und Liegen) (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 48: Tiger während des Partnerrufes (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 49: Leopard-♂ während des Sägens (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 50: Jaguar-♂ beim Sägen, im Stehen.
Fig. 51: desgl., im Gehen.
Fig. 52: desgl., im Liegen (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 53: Jaguar-♀ beim Sägen, im Sitzen (Burgers Dierenparken Arnhem).
Fig. 54: Gespannte Haltung eines Jaguar-♀ auf das Sägen des ♂ hin (Zoo Frankfurt/M.).

Tafel XV



Tafel XVI



Erklärung zu Tafel XVI

Fig. 55: Ableitungsschema zum phyletischen Zusammenhang wichtiger Komponenten der Lautäußerung der Pantherkatzen.

Erklärung zu Tafel XVII

Fig. 56 und 57: Flehmende Löwen (Zoo Frankfurt/M.).

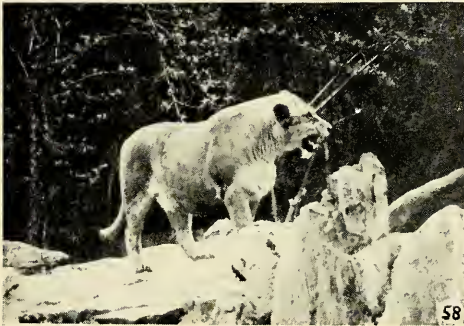
Fig. 58: Flehmende Löwin (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 59: Flehmendes Leoparden-♀ (am Boden kauend) (Zoo Frankfurt/M.).

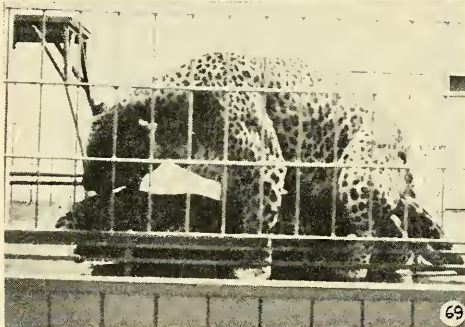
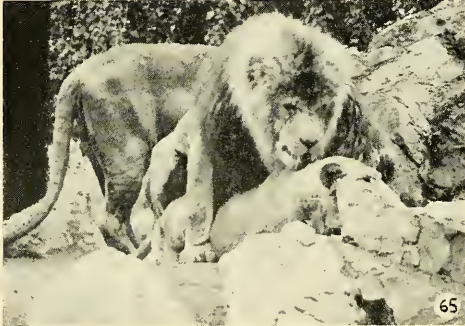
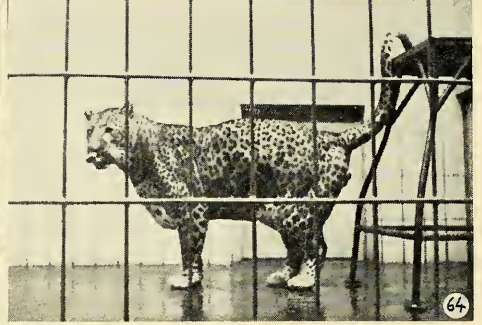
Fig. 60: Seltene Form des Flehmens mit hängender Zunge beim Jaguar (♂) (Zoo Frankfurt/M.).

Fig. 61 und 62: Flehmender Irbis (♂) (Burgers Dierenparken Arnhem).

Tafel XVII



Tafel XVIII



Erklärung zu Tafel XVIII

- Fig. 63: Normale Kot- oder Harnstellung bei einem Löwen (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 64: Markierungsharnen eines Leoparden (♂) (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 65 und 66: Kopulation eines Löwenpaares (Abb. 66 Moment des Nackenbisses) (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 67: „Symbolische“ Ausführung des Nackenbisses bei der Begattung — das Gebiß faßt nicht zu (Löwe) (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 68: Begattung beim Tiger (Zoo Frankfurt/M.).
Fig. 69 und 70: Begattung und -ausgang beim Leoparden (Zoo Frankfurt/M.).

Erklärung zu Tafel XIX

Fig. 71 und 72: Tigons (♀♀) (Parc Zoologique du Bois de Vincennes, Paris).

Fig. 73: Neugeborener Löwen-Tiger-Bastard (Mus. Leiden).

Fig. 74: Schädel eines Löwen-Tiger-Bastards (Mus. Senckenberg, Frankfurt/M.).

Tafel XIX



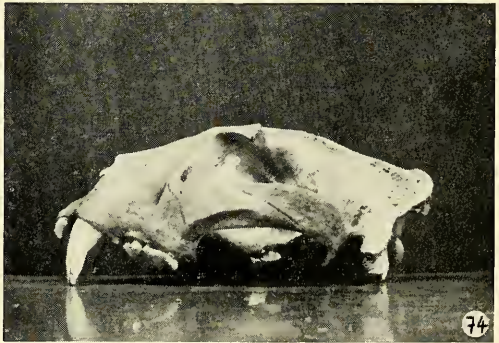
71



72

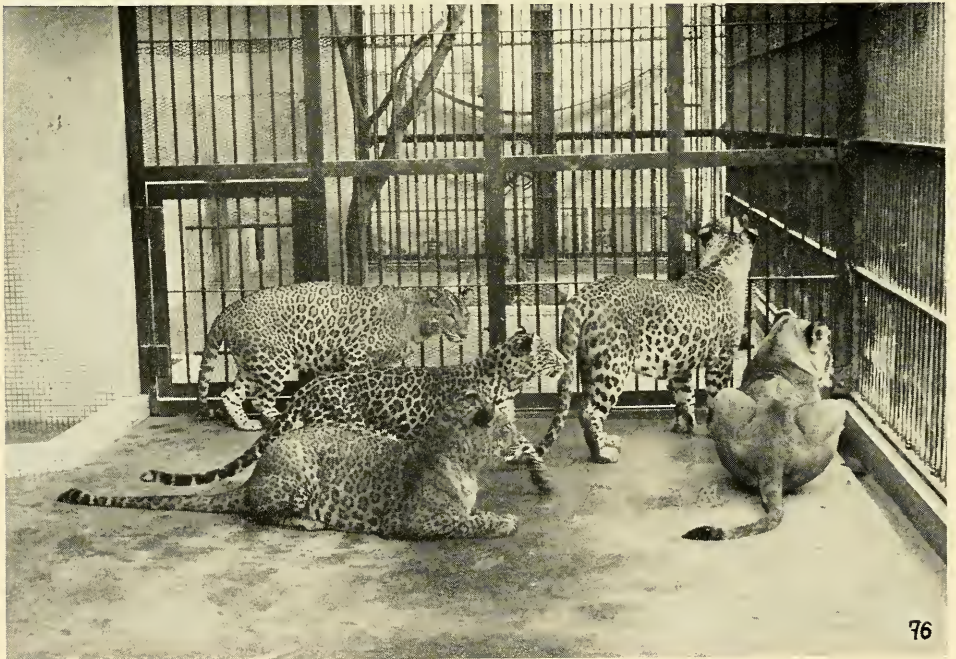


73



74

Tafel XX



Erklärung zu Tafel XX

Fig. 75: Leopons (links ♂, rechts ♀).

Fig. 76: Leoponfamilie. Links in der Mitte der Leopardenvater, rechts die Löwenmutter.

(Beide Koshien Hanshin Park Zoo, Japan; phot. H. Doi).

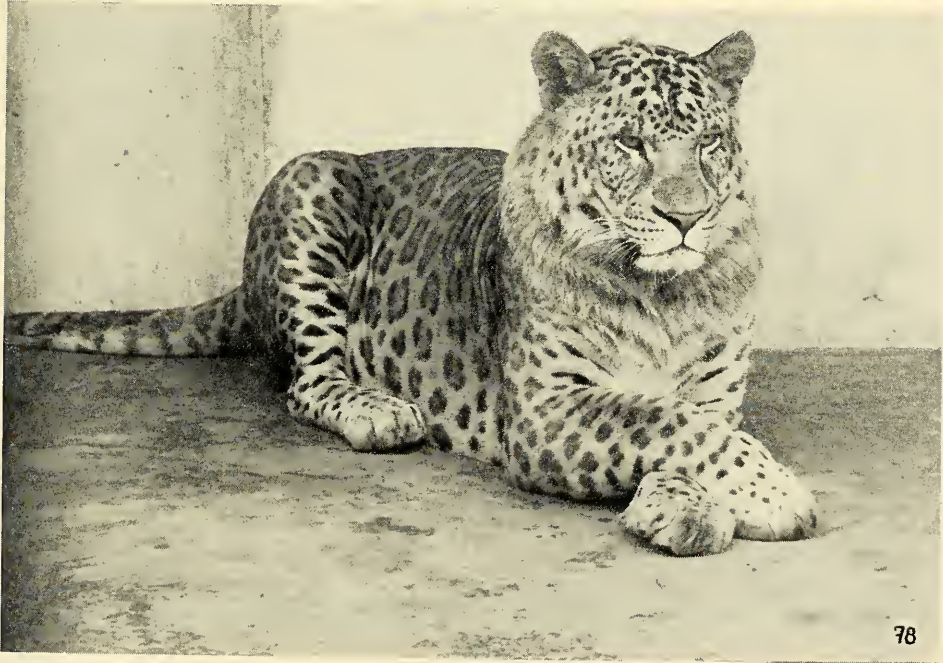
Erklärung zu Tafel XXI

Fig. 77: Tigon (♀) (Parc Zoologique du Bois de Vincennes, Paris).

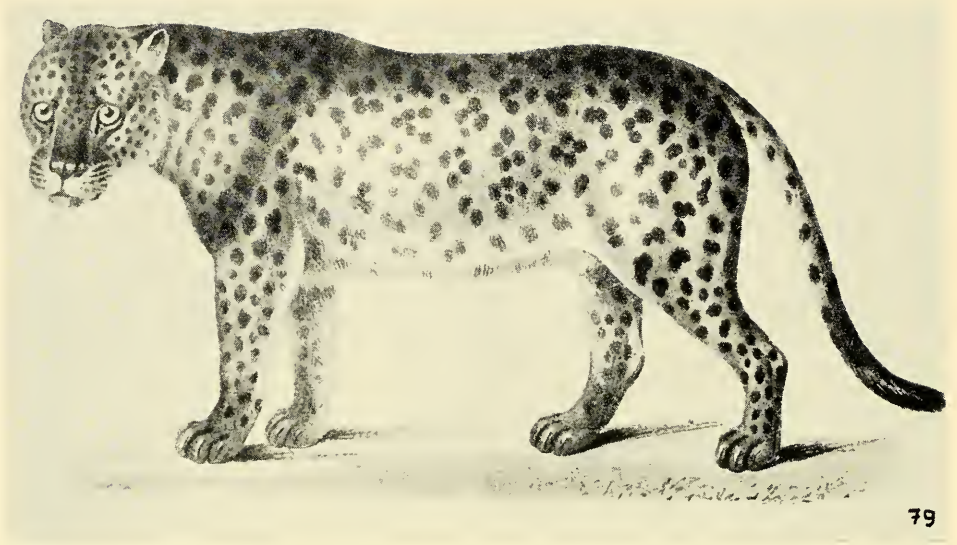
Fig. 78: Leocon (♂) (Koshien Hanshin Park Zoo, Japan; phot. H. D o i).

Beachte die außerordentlich ähnliche Kopfform bei beiden Bastarden!

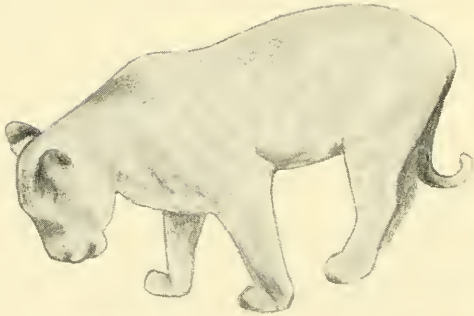
Tafel XXI



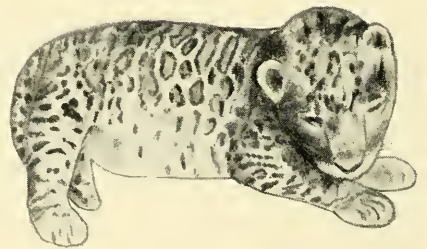
Tafel XXII



79



80



81

Erklärung zu Tafel XXII

Fig. 79: Jaguar-Leoparden-Bastard (aus *Fitzinger*, 1855).

Fig. 80: Rückkreuzung Liger ♀ × Löwe ♂ (nach einem Foto bei *Leyhausen*, 1950 umgezeichnet, Körperflecken etwas stärker hervorgehoben).

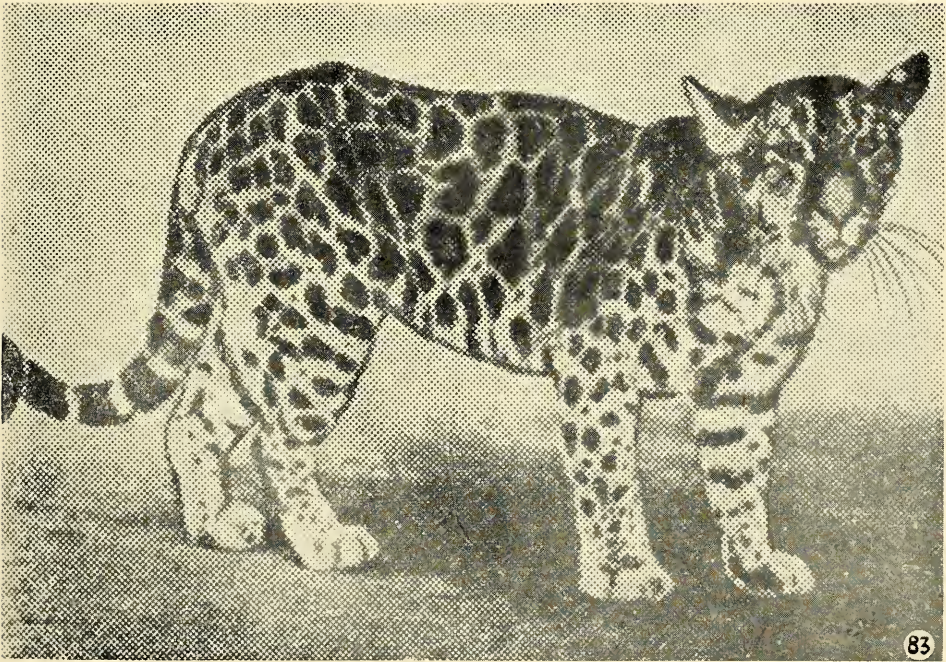
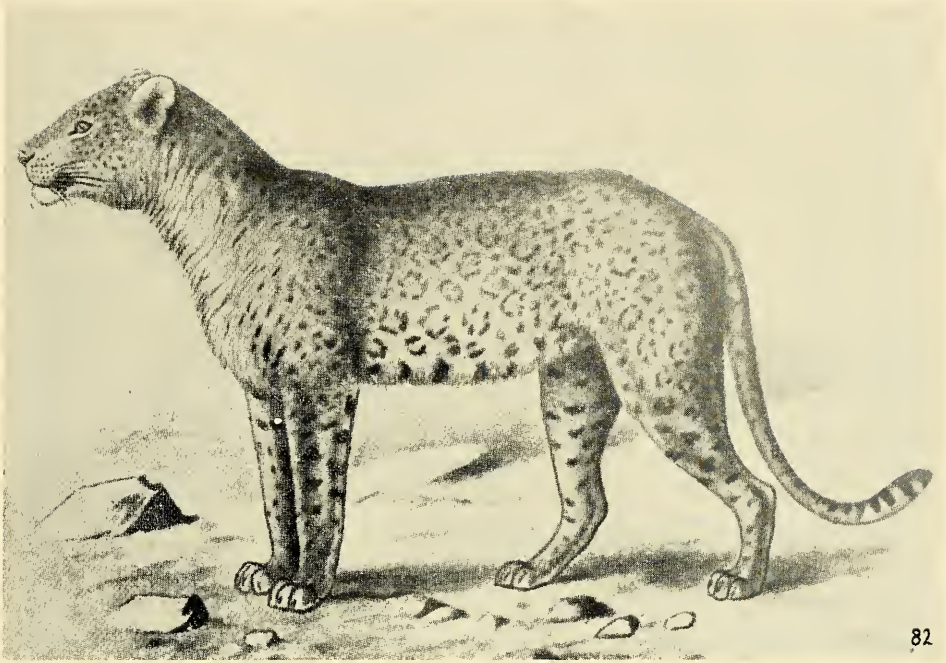
Fig. 81: Rückkreuzung 2. Generation, Tier in Fig. 80 mit einem Löwen (Umzeichnung aus *Kemna*) — Jungtier.

Erklärung zu Tafel XXIII

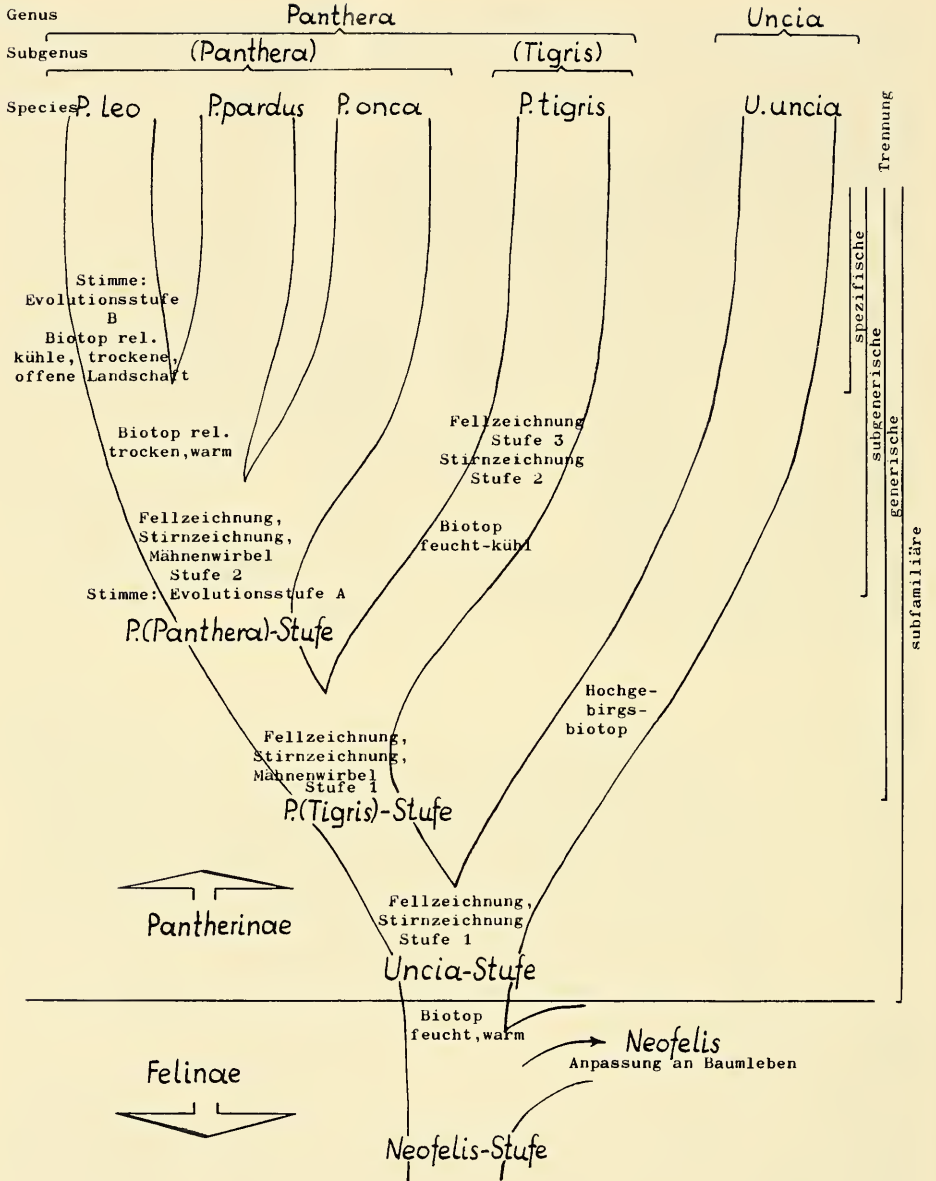
Fig. 82: Bastard eines Leopard-Jaguar-Bastard-♀ mit einem Löwen (aus K r u m b i e - g e l , 1952).

Fig. 83: Leopard-Puma-Bastard (aus K r u m b i e g e l , 1953).

Tafel XXIII



Tafel XXIV



Erklärung zu Tafel XXIV

Fig. 84: Stammbaum der rezenten Pantherkatzen, nach der vergleichenden Untersuchung der Arten.