

Die miozäne Raubtierfauna von Schönweg-„Brüchl“ (Österreich, Kärnten): II. Eine Übersicht

Von Jérôme PRIETO, Davit VASILYAN, Martin GROSS, Madelaine BÖHME, Andreas HASSLER & Jorge MORALES

Zusammenfassung

Die bedeutende Wirbeltierfundstelle Schönweg-„Brüchl“ (SW St. Andrä im Lavanttal, Miozän, Unteres Badenium, ~ 16 Mio. Jahre) lieferte eine relativ diverse Raubtierfauna mit fünf Arten. Während der Hundebär *Amphicyon* cf. *major* und der marderartige *Trocharion* aff. *albanense* bereits in Österreich nachgewiesen wurden, sind die Schleichkatze *Forsythictis* cf. *aurelianensis*, das kleine und basale hyänenartige cf. *Protictitherium* sp. und der seltene, ungewöhnliche Carnivore *Sivanasua viverroides* Erstnachweise für dieses Land. Diese Raubtiergemeinschaft lebte in einer feuchten, eher waldreichen Umgebung.

Abstract

The important vertebrate site Schönweg-„Brüchl“ (SW St. Andrä im Lavanttal, Miocene, Lower Badenian, ~ 16 million years) yields a relatively diverse carnivore fauna with five species. While the dog bear *Amphicyon* cf. *major* and the marten-like *Trocharion* aff. *albanense* are already known in Austria, the viverride *Forsythictis* cf. *aurelianensis*, the small and basal hyena cf. *Protictitherium* sp. and the rare and special carnivore *Sivanasua viverroides* are new records for this country. This carnivore community lived in a humid, rather wooded environment.

Einleitung

Die bedeutende Wirbeltierfundstelle Schönweg-„Brüchl“ (SW St. Andrä im Lavanttal, Miozän, Unteres Badenium, ~ 16 Mio. Jahre; 14°48'01"E/46°44'37"N; Abb. 1) wurde im Jahr 2008 entdeckt. In der Folge dokumentierten erste Veröffentlichungen in der Zeitschrift Carinthia II (PRIETO et al. 2016, 2019, dieser Band) das Vorkommen von 16 Arten, die Familien aus den Ordnungen der insektenfressenden Säugetiere, Nagetiere und Fledermäuse angehören. Obwohl Carnivoren schon sehr früh in der Literatur auftauchen und aus einigen österreichischen, miozänen Fundorten bekannt sind (z. B. SUESS 1861, 1867, VON MEYER 1867, PETERS 1869, HOERNES 1878, BACH 1908, Pia 1939, THENIUS 1949a, b, c, Zapfe 1948, 1949, MOTTL 1970, NAGEL 2003, 2009, VALENCIANO et al. 2017), bleiben fossile Nachweise aus Kärnten äußerst selten (z. B. MOTTL 1958). Von Schönweg beschrieb WANK (1977) einen Unterkiefer von *Potamotherium*. DOJEN & SCHMIDL (2014: schriftliche Mitteilung A. Hassler) führen aus Schönweg-„Brüchl“ einen Hundebären (*Amphicyon* cf. *major*) und ein pflanzenfressendes Raubtier (*Sivanasua* sp.) an. Eine detaillierte Studie der letzten Gattung findet sich in PRIETO et al. (2022). Vorliegende Arbeit bringt einen Überblick über die bisher in Schönweg gefundenen Fossilien von Fleischfressern.

Schlüsselwörter

Schönweg-„Brüchl“, Miozän, Badenium, Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae, Viverridae, Hyenidae, Mustelidae, Lophocyonidae.

Keywords

Schönweg-„Brüchl“, Miocene, Badenian, Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae, Viverridae, Hyenidae, Mustelidae, Lophocyonidae.

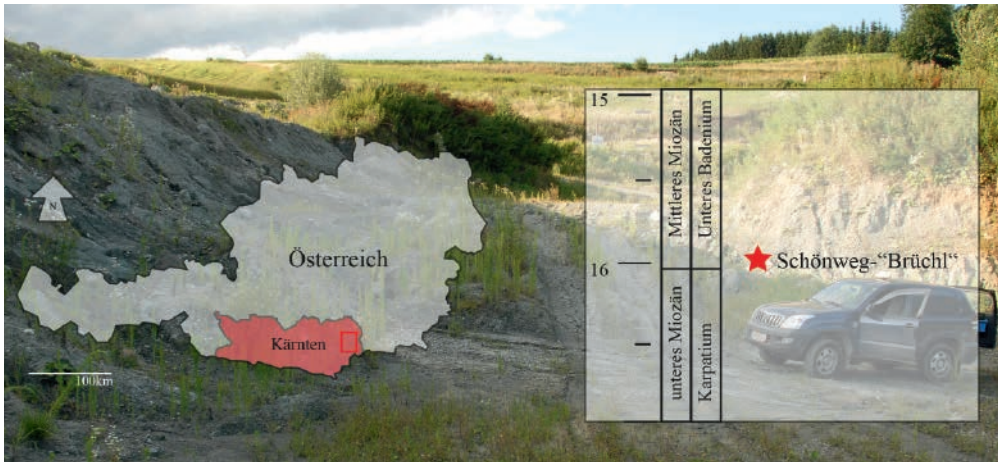


Abb. 1: Geographische und chronostratigraphische Lage der Lokalität Schönweg-„Brüchl“. Hintergrundfoto aus dem Jahr 2009, das die fossilführenden Schichten zeigt.

Methode

Gewinnung der Fossilien

Die Fossilien wurden entweder direkt an der Oberfläche aufgesammelt oder durch Schlämmen und nachfolgendes Auslesen des Siebrückstandes gewonnen (siehe PRIETO et al. 2016, 2019).

Bildmaterial

Alle Fossilien wurden mit einer Digitalkamera an der Ludwig-Maximilians-Universität München fotografiert (Abb. 2). Die Fotos wurden im Multifokus-Modus aufgenommen und dann mithilfe des Open-Source-Bildverarbeitungsprogramms CombineZP zu einem tiefscharfen Bild zusammengesetzt.

Ein Mikro-3D-Röntgen-Computertomograph (μ -CT) der Universität Freiburg (Freiburg, Schweiz) wurde benützt (Abb. 2), um unsichtbare Strukturen der Zahn- und Knochenmorphologie vom Inneren sichtbar zu machen. Das Material wurde mit einer Auflösung von 14–30 μ m gescannt. Die entstandene Serie der Röntgenbilder (Abb. 2 B2) wurde mit der Software Amira 6.0. weiterbearbeitet, um virtuell die Knochen und Zähne zu trennen und einzelne Strukturen zu rekonstruieren. Die generierten 3D-Modelle wurden als Vorlage für diese Studie benutzt.

Messungen der Zähne

Die Messungen erfolgten entweder direkt mit einer Schiebelehre oder anhand von Digitalfotos. Zähne, die noch in den Unterkiefern sitzen, wurden mit dem Programm Amira 6.0 vermessen. Die Zahnmaße sind in Millimetern (mm) angegeben.

Abkürzungen

B: Breite

BT: Breite des Trigonids

d: (für deciduous) unterer Milchzahn

D: (für deciduous) oberer Milchzahn

H: Höhe

L: Länge

LT: Länge des Trigonids

m: unterer Molar

M: oberer Molar

MT: Länge des Metastyles

p: unterer Prämolare

P: oberer Prämolare

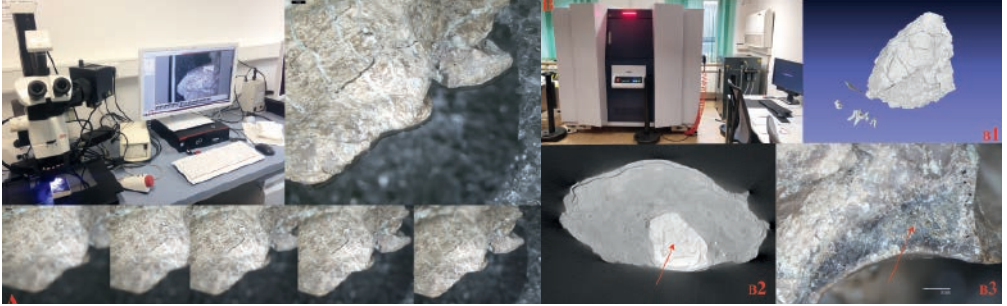


Abb. 2: A. Digitalkamera an der Ludwig-Maximilians-Universität München. Mehrere im Multifokus-Modus aufgenommene Fotos werden zu einem tiefenscharfen Bild zusammengesetzt. B. Mikro-3D-Röntgen-Computertomograph der Universität Freiburg. B1. Screenshot, der die Rekonstruktion einiger Fossilien zeigt, die mithilfe des Open-Source-Programms MeshLab untersucht wurden. B2. Beim Schädelfragment zeigte die CT-Aufnahme leider Pyrit (Pfeil), was eine 3D-Rekonstruktion des Exemplars verhinderte. B3. Das Foto zeigt in den beschädigten Teilen des Schädels Pyrit (Pfeil).

Ergebnisse und Diskussion

Arteninventar und taxonomische Bemerkungen

Carnivora BOWDICH, 1821, Raubtiere
 Caniformia KRETZOI, 1945, Hundeartige
 Amphicyonidae HAECKEL, 1866, Bärenhunde †
Amphicyon cf. *major* BLAINVILLE, 1841
 Abb. 5

Fossiles Material: Linker m2 (L: 2,28 x B: 1,52).

Die Maße des m2 sind vergleichbar mit denen der kleinen Exemplare von *Amphicyon major* aus der Fundstelle Sansan (Mittelmiozän, Frankreich), der Typusart der Gattung (PEIGNÉ 2012, Tabelle 2). Das Trigonid ist etwas größer als das Talonid und besteht aus dem Protoconid und dem Metaconid von ähnlicher Größe. Diese Höcker sind mesial durch einen durchgehenden Kamm verbunden, ohne Paraconid, die das Tal des Trigonids umschließt. Die Basis des Protoconids ist bucco-mesial verbreitert und wird mesial durch ein kleines Cingulum verlängert. Die Basis des Metaconids ist ebenfalls vergrößert, aber nach distal zurückgezogen. Das Talonid ist etwas schmaler als das Trigonid, aber der Verlust eines Teils des Zahnschmelzes erschwert die Beobachtung der ursprünglichen Morphologie, obwohl die konvexe Form der distalen Wand zu erkennen ist.

Alle genannten morphologischen Merkmale sind bei der Art *Amphicyon major* aus Sansan zu erkennen und ermöglichen eine Abgrenzung zu *Euramphicyon olisiponensis* ANTUNES & GINSBURG 1977, die aufgrund der starken buccalen Vergrößerung des Trigonids eine völlig andere trapezförmige Okklusalforn aufweist als die eher ovale von *A. major*. Von *Amphicyon giganteum* SCHINZ, 1825 (oder *Megamphicyon giganteum* nach anderen Autoren) unterscheidet sich der m2 durch seine geringere Größe, die geringere Höhenentwicklung der Haupthöcker und die weniger scharfe Morphologie der mesialen Wand (SILICEO et al. 2020). Sicher-

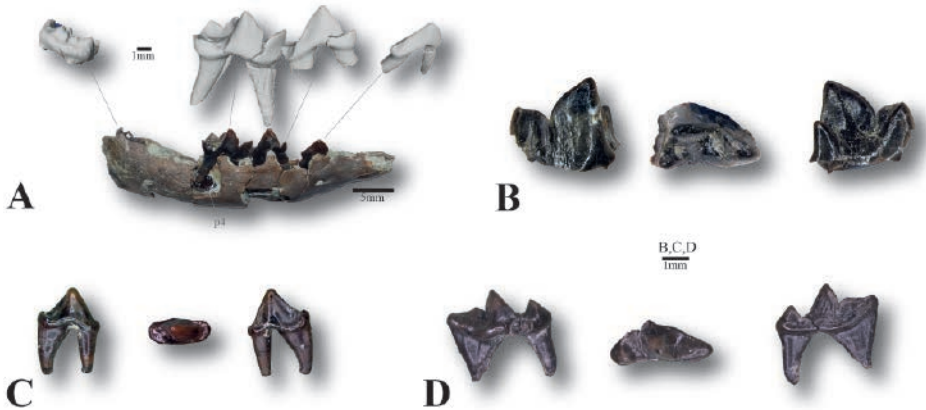


Abb. 3: cf. *Protictitherium* sp. aus Schönweg-„Brüchl“. A. Rechter Unterkiefer und 3D-Rekonstruktion des Milchgebisses und des m2; der p4 ist nicht durchgebrochen, aber aufgrund eines Knochenbruchs unter dem dp4 sichtbar. B. Trigonid eines linken m1. C. Linker p3. D. Rechter P4.

lich ist es schwierig mit einem einzigen Backenzahn eine genauere Bestimmung vorzunehmen, deshalb vergleichen wir ihn mit der Typusart der Gattung *Amphicyon*.

Mustelidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817, Marder
 Leptarctinae GAZIN, 1936, sensu Qiu and Schmidt-Kittler, 1982, †
Trocharion aff. *albanense* MAJOR, 1903
 Abb. 4A, 6

Fossiles Material: Linkes Unterkiefer-Fragment in zwei Teilen; ein mesiales mit Eckzahn, uniradikulärer Alveole für den p1, p2 (L: 3,03 x B: 2,41) und zwei Alveolen für den p3 und die mesiale Alveole für den p4. Das distale Fragment hat noch den m1 (L: 7,91 x B: 3,96) und die Alveole des m2. Rechter m1 (B: 4,11). Andere isolierte Stücke könnten zu dieser Art gehören (siehe Carnivora indet.).

Der Eckzahn hat einen breiten buccalen Sulcus. Die Alveole für den p1 ist uniradikulär. Der p2 ist nicht reduziert. Der Zahn ist postero-basal buccal und lingual verbreitert. Die Wurzeln von p3 und p4 deuten darauf hin, dass die Zähne bereits gut entwickelt waren. Der m1 ist sehr charakteristisch, da die trigoniden Höcker in einem geschlossenen V angeordnet sind. Die drei Höcker sind pyramidenförmig, sehr niedrig und robust. Das Metaconid erreicht fast die Größe des Paraconids und sein Apex ist nach lingual gerückt. Das distolinguale Cristid des Paraconids vereinigt sich mit dem mesialen Cristid des Metaconids und schließt das Tal des Trigonids. Das Talonid ist fast genauso entwickelt wie das Trigonid. Es besteht aus einem breiten zentralen Tal, das von der Verschmelzung der Cristiden der posterioren Höcker (Hypoconid, Hypoconulid und Entocoid) umgeben ist. Diese Höcker unterscheiden sich nicht voneinander. Die Alveole des m2 ist relativ groß und langgestreckt. Die hier beschriebenen Merkmale stellen eine eher primitive *Trocharion*-Morphologie dar

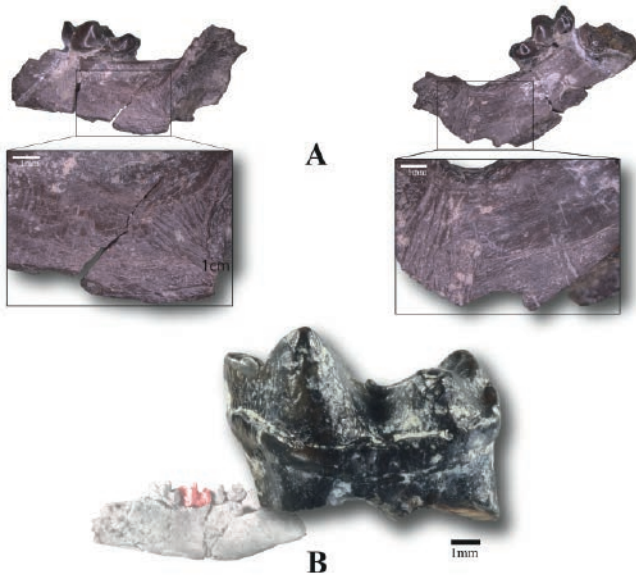


Abb. 4:
A. *Trocharion* aff. *albanense* MAJOR, 1903: Hinterer Teil des linken Unterkiefers mit m1 in labialer (links) und lingualer (rechts) Ansicht, die Nage/Bissspuren auf dem Knochen zeigt.
B. *Sivanasua viverroides* (SCHLOSSER, 1916): Linker m1 in Labialansicht mit Korrosionsspuren am Zahnschmelz. Zum Vergleich: Unterkiefer mit p4-m2 (m1 in rot) der gleichen Art aus Rothenstein 1/13 (nach FEJFAR & SCHMIDT-KITTLER 1997).

(Anwesenheit des p1, großer p2 und p3). Da die intraspezifische Variabilität von *Trocharion albanense* sehr groß ist (ROBLES et al. 2010), ist für eine genauere Bestimmung ein Vergleich mit dem Typusmaterial dieser Art notwendig.

Feliformia KRETZOI, 1945, Katzenartige
 Viverridae GRAY, 1821, Schleichkatzen
Forsythictis cf. *aurelianensis* (SCHLOSSER, 1889)
 Abb.: siehe MORALES et al. in diesem Band

Fossiles Material (siehe MORALES et al. in diesem Band): Ein beschädigter Schädel, bei dem nur der linke M1 erhalten ist; damit verbunden ist ein linker P4, dem die Spitze des Protoconus fehlt. Dazu ein linker DP3 und ein beschädigter linker dp3.

Das Fossilmaterial wird in MORALES et al. (dieser Band) beschrieben und diskutiert. Diese Autoren kommen zu dem Schluss, dass *Forsythictis* cf. *aurelianensis* ein neues Taxon in Österreich ist und dass die Schönweg-, „Brüchl“-Fossilien Auskunft über das Ober- und Milchgebiss der Art geben. *F. aurelianensis* ist seit dem Ende des mittleren Miozäns in Europa (Frankreich, Deutschland und Österreich) bekannt und verschwand vor etwa 15 Millionen Jahren. Sein Vorkommen in Spanien während desselben Zeitraums (ROBLES 2014) muss jedoch noch bestätigt werden.

Hyaenidae GRAY, 1821, Hyänen
 cf. *Protictitherium* sp.
 Abb. 3

Fossiles Material: Ein rechtes Unterkiefer-Fragment, bei dem das endgültige Gebiss, mit Ausnahme des m2, noch nicht durchgebrochen



Abb. 5:
Amphicyon cf. major
BLAINVILLE, 1841.
Linker m2 in Okklusal- (A) und Außenansicht (B).

ist, aber bei dem die Milchzähne (dp2-dp4) vorhanden sind siehe auch: Vasilyan et al.; dazu das Trigonid eines linken m1 (LT: 4,06 x BT: 3,05), ein linker p3 (L: 5,2 x W: 2,46) und ein rechter P4 (L: 8,36 x W: 4,25 x MT: 2,93).

Bei dem Trigonid des m1 ist das Paraconid niedriger als das Protoconid. Das Metaconid ist ebenfalls niedrig und gut vom Protoconid getrennt. Der isolierte p3 entspricht durch seine Größe gut denen des Unterkiefers. Es ist ein Prämolare mit einem stark entwickelten Haupthöcker, einem sehr kleinen Paraconid und einem stärker entwickelten Talonid. Ein kleiner distaler akzessorischer Höcker ist nur schwach ausgeprägt. Die Morphologie des isolierten p3, der dieser Form zugeschrieben wird, ist ebenfalls robuster als die von *Forsythictis*. Der P4 ist in seinem mesio-buccalen Teil abgebrochen, wo eine gut entwickelte Parastyle vorhanden sein sollte. Der Zahn unterscheidet sich vom P4, der *Forsythictis cf. aurelianensis* zugeschrieben wird, durch seine größere

Streckung und die gleichmäßige Morphologie des Protoconus, der im Verhältnis zum Rest des Zahns größer ist. Die Morphologie des Kiefers mit dem ausgebrochenen m2 unterstützt ebenfalls das Vorhandensein eines kleinen und primitiven Hyänen, relativ ähnlich zu den kleineren *Protictitherium*-Arten. Eine weitere Untersuchung des Unterkiefers findet sich in VASILYAN et al. (2022).

Lophocyonidae FEJFAR, SCHMIDT-KITTLER & ZACHAROV, 1987, †
Sivanasua viverroides (SCHLOSSER, 1916)
Abb. 4B

Fossiles Material: Linker m1 mit gebrochenem Metaconid.

PRIETO et al. (2022) beschreiben diesen Backenzahn. Es handelt sich um die erste Dokumentation eines Lophocyoniden in Österreich. Die Art ist auch von einigen wenigen deutschen Fundorten ähnlichen Alters bekannt.

Carnivora indet.

Im Rahmen dieser Studie haben wir es vorgezogen, die Eck- und Schneidezähne (auch Milchzähne) in offenen Nomenklaturen zu belassen. Ein Schädelfragment kann ebenfalls den Fleischfressern zugeordnet werden (Abb. 7). Leider zeigte die CT-Aufnahme Pyrit, was eine 3D-Rekonstruktion des Exemplars verhinderte (Abb. 2). Das Fossil wurde deshalb herauspräpariert. Es zeigte sich, dass der gesamte vordere Teil des Schädels und damit auch das Gebiss fehlt. Der Schädel (L: ~4,87 cm; B: ~2,69 cm; H: ~2,73 cm) ist seitlich stark komprimiert, weist aber ventral noch die beschädigten Bullae auditivae und die Fossa mandibularis auf. Auf der Rückseite ist der Bereich um das Foramen occipitale im Vergleich relativ gut erhalten und man erkennt vor allem auf der linken Seite den Condylus occipitalis, die Protuberantia occipitalis externa und die Crista nuchae. In der Dorsalansicht ist die Crista sagittalis doppelt vorhanden.



Abb. 6:
Trocharion aff. *albanense* MAJOR, 1903.
Fragmentierter linker
Unterkiefer mit Eck-
zahn, zweitem Prä-
molaren und erstem
Molaren in Außen-
(A), Innen- (B) und
Okklusalansicht (C).
D. Vergrößerung des
m1 in Okklusalan-
sicht.

Schönweg-„Brüchl“ innerhalb der österreichischen, unter- bis mittelmiozänen Raubtierfaunen

Fleischfresser sind im österreichischen Unter- und Mittelmiozän relativ gut vertreten, aber viele Altfunde beschränkten sich auf Stücke von beträchtlicher Größe, und ein Teil der kleineren Fleischfresser wurde wahrscheinlich übersehen. *Amphicyon major* ist bereits aus St. Oswald bei Plankenwarth (= „Gratwein“; Unteres Badenium, Steirisches Becken; MOTTL 1969, 1970), *Trocharion albanense* aus Leoben (Unteres-Mittleres Badenium, Leobener Becken; MOTTL 1970) bekannt. Viverridae sind eher selten, und bislang kannte man *Semigenetta sansaniensis* aus Grund (Unteres Badenium, Niederösterreich; NAGEL 2003). PETERS (1869) beschreibt zwar ein Unterkieferfragment mit viverridem Charakter in Leoben, aber dieses Stück muss in der offenen Nomenklatur bleiben, da mehr Material benötigt wird, um eine solide Bestimmung vorzuschlagen (NAGEL 2003). Das Vorkommen von *Forsythictis* cf. *aurelianusensis* in Schönweg-„Brüchl“ belegt nun die Anwesenheit eines zweiten Mitgliedes der Schleickkatzen-Familie im Unteren Badenium. Das Vorkommen der basalen Hyäne cf. *Protictitherium* ist neu. Diese Familie war bisher aus dem Unteren- bis Mittleren Miozän Österreichs (abgesehen von möglichen Hyänen-Koprolithen aus dem oberen Mittleren Miozän von Gratkorn; GROSS et al. 2011) nicht bekannt. Hyänen gehören in Österreich eher zu den Faunen des Oberen Miozäns (PAPP & THENIUS 1953, NAGEL 2009), aber *Protictitherium* ist eine zeitlich und räumlich weit verbreitete miozäne Gattung (MORLO et al. 2019). *Sivanasua* und die Lophocyonidae im Allgemeinen sind in den europäischen Fossilfaunen selten und wurden zum ersten Mal in Österreich nachgewiesen.

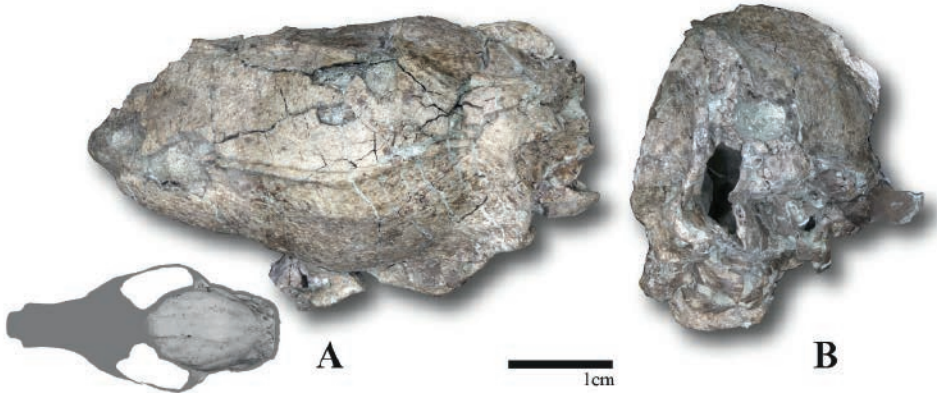


Abb. 7: Carnivora indet. aus Schönweg-„Brüchl“. Schädelfragment ohne den gesamten vorderen Teil und damit auch ohne Gebiss von Dorsal-(A) und Kaudalan-sicht (B). Der Schädel ist seitlich stark komprimiert. Die fehlenden Teile des Fossils werden durch die grauen Bereiche des in A vorgeschlagenen hypothe-tischen Schädels dargestellt.

Paläoökologische Anmerkungen

Der Zahn von *Sivanasua* ist in erster Linie durch seine Tendenz zur Bildung scharfer Grate (Lophodontie) charakterisiert und die Prämolaren zeigen eine starke Tendenz zur Molarisierung. Diese Morphologie wird als Anpassung an eine pflanzenfressende Ernährung angesehen (FEJFAR & SCHMIDT-KITTLER 1984, SCHMIDT-KITTLER 1999). Die Form des Unterkiefers von *Lophocyon*, einem anderen Lophocyonidae aus Griechenland und der Slowakei, ähnelt der des pflanzenfressenden Pandas *Ailurus* (FEJFAR & SCHMIDT-KITTLER 1984). Darüber hinaus unterscheidet sich das Muster der Zahnabnutzung (dental microwear) von demjenigen klassischer Fleischfresser. Das beobachtete Microwear spricht eher für eine pflanzenfressende Ernährung (FEJFAR & SCHMIDT-KITTLER 1984, MORALES et al. 2021). Es deutet auf einen Lebensraum mit Buschwerk und Bäumen hin (FEJFAR & SCHMIDT-KITTLER 1984).

Die Ökologie der Amphicyonidae wurde lange diskutiert und eine aktiv jagende (u. a. GINSBURG 1999, SORKIN 2006) oder braunbärenähnliche Lebensweise (VIRANTA 1996) postuliert. *Amphicyon major* war wahrscheinlich ein Allesfresser (GOILLOT et al. 2009, XAFIS et al. 2020), der ein Gewicht von 650 kg erreichen konnte (LEGENDRE & ROTH 1988).

Trocharion wird entweder als semi-grabender Fleischfresser betrachtet. Einige Gattungsglieder könnten jedoch eine beginnende Anpassung an das Schwimmen zeigen (GINSBURG 1999, MORLO et al. 2010, 2020).

Proctittherium war eine kleine, basale Hyäne mit omnivorer/insektivorer Diät (COCA ORTEGA & PEREZ-CLAROS 2019) die halbboreal lebte (WERDELIN & SOLOUNIAS 1996) oder (manche Arten), an das Laufen angepasst war (FRAILE GRACIA 2016). Auch ein Verzehr von Knochen ist bei einigen Spezies der Gattung nicht auszuschließen (ABELLA et al. 2021).

Forsythictis cf. *aurelianensis* könnte eine teils in Bäumen kletternde, insektivore Form gewesen (MORLO et al. 2010).

Schließlich sei noch auf das Vorkommen von *Potamotherium* in der Umgebung von Schönweg-„Brüchl“ (Wank 1977) hingewiesen. Während dieses Tier oft mit den heutigen Ottern verglichen wurde, schlagen neuere Arbeiten vor, die Gattung an die Basis der Evolutionsgeschichte der Flossenfüßer zu stellen (BERTA et al. 2018, PATERSON et al. 2020).

Potamotherium scheint hauptsächlich im Süßwasser gelebt und gejagt zu haben, was auf eine Süßwasserphase im evolutionären Übergang der Flossenfüßer vom Land zum Meer hindeutet (RYCZYNSKI et al. 2009).

Kurze taphonomische Anmerkungen

Aufgrund der beeindruckenden Größe stand der Schönweg-„Brüchl“-Hundebär *Amphicyon* an der Spitze der Nahrungskette, ohne Feinde im Erwachsenenstadium. Der hier beschriebene Zahn weist deutliche Abnutzungsspuren auf und gehörte wahrscheinlich einem älteren Individuum. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei den anderen entdeckten Fleischfressern meist um junge Individuen. Die basale Hyäne cf. *Protictitherium* sp. wird durch einen Unterkiefer dokumentiert, der noch das Milchgebiss aufweist. Außerdem zeigen die isolierten Zähne des Dauergebisses praktisch keine Abnutzung. Ebenso ist *Forsythictis* cf. *aurelianensis* durch zwei Milchzähne bekannt und die bleibenden Zähne sind ohne Abnutzungsspuren. Auch der Zahn von *Sivanasua viverroides* und der Unterkiefer von *Trocharion* aff. *albanense* stammen von einem jungen Individuum.

Während die meisten der hier untersuchten Fossilien keine Verdauungsspuren aufweisen, sind am m1 von *Sivanasua* Fehlstellen im Zahnschmelz zu erkennen. Diese punktförmigen, über den ganzen Zahn verteilten Spuren könnten auf eine Ätzung durch Magensäfte eines Fressfeindes hinweisen. Ohne weitere Untersuchungen können diagenetische Ursachen aber nicht ausgeschlossen werden.

Schließlich zeigt der Unterkiefer von *Trocharion* auf der Rückseite Zahnabdrücke (Abb. 4). Die tiefsten und breitesten Marken entsprechen in ihrer Größe den Schneidezähnen des am Fundort nachgewiesenen Eichhörnchens *Palaeosciurus sutteri* ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986 (PRIETO et al. 2016). Womöglich lag der Unterkiefer einige Zeit frei am Boden und wurde von Nagetieren aufgrund ihres Kalziumgehaltes benagt (MAUL 2001). Weitere Untersuchungen dieser Spuren sind jedoch notwendig.

Schlussfolgerungen

Die Carnivoren-Fauna von Schönweg-„Brüchl“ ist mit fünf Arten relativ vielfältig, auch wenn die Anzahl der Fossilien gering ist. Zusammen mit *Potamotherium*, das in den 1970er Jahren in der Nähe entdeckt wurde, scheint sich diese Raubtiergemeinschaft in einer feuchten, eher waldrreichen Umgebung entwickelt zu haben. Drei Arten werden zum ersten Mal in Österreich verzeichnet: *Forsythictis* cf. *aurelianensis*, cf. *Protictitherium* sp. und *Sivanasua viverroides*.

Dank

Wir danken dem Naturwissenschaftlichen Verein für Kärnten für die finanzielle Unterstützung sowie der Firma Brenner Ziegel (seit 2019 Wienerberger), der Firma Palko und der Familie Kollmann vlg. Brüchl für den Zugang zur Tongrube. Jorge Morales bekommt Unterstützung von den spanischen Forschungsprojekten PGC2018-094122-B100 (AEI/FEDER, UE) und PID2020-116220GB-I00. Jérôme Prieto hatte während des Synthesys-Projekts TAF-8484 die Gelegenheit, über Schönwegs Raubtier-Taxonomie zu diskutieren. Wir danken Michael Morlo (Frankfurt) für seine konstruktiven Kommentare.

LITERATURVERZEICHNIS

- ABELLA J., MARTÍN-PÉREA D. M., VALENCIANO A., HONTECILLAS D., MONTOYA P. & MORALES J. (2021): Coprolites in natural traps: direct evidence of bone-eating carnivorans from the Late Miocene Batallones-3 site, Madrid, Spain. – *Lethaia*. <https://doi.org/10.1111/let.12438>.
- BACH F. (1908): Die tertiären Landsäugetiere der Steiermark. – *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark*, 45: 60–127.
- BERTA A., CHURCHILL M. & BOESSENECKER R. W. (2018): The Origin and Evolutionary Biology of Pinnipeds: Seals, Sea Lions, and Walruses. – *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 46 (1): 203–228.
- COCA-ORTEGA C. & PEREZ-CLAROS J. A. (2019): Characterizing ecomorphological patterns in hyenids: a multivariate approach using postcanine dentition. – *PeerJ* 6: e6238.
- DOJEN S. & SCHMIDL S. (2014): Einführung in die Geologie des Lavanttaler Beckens. – *Berichte der Geologischen Bundesanstalt*, 105: 33–41.
- FEJFAR O. & SCHMIDT-KITTLER N. (1984): *Sivanasua* und *Euboictis* n. gen. – zwei pflanzenfressende Schleichkatzenvorläufer (Viverridae, Carnivora, Mammalia) im europäischen Untermiozän. – *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen*, 13: 49–72.
- FRAILE GRACIA S. (2016): Estudio de *Protictitherium crassum* del Cerro de los Batallones (Torrejón de Velasco, Madrid): aportación a la filogenia y evolución de la familia hyaenidae. – PhD Universidad Complutense de Madrid, 378 S.
- GINSBURG L. (1999): Order Carnivora : 109–148. In: RÖSSNER G. & HEISSIG K. (Ed.) (1999): *The Miocene land mammals of Europe*. – Verlag Dr.Pfeil. Munich, 515 S.
- GOILLOT C., BLONDEL C. & PEIGNÉ S. (2009): Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia) – Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa. – *Palaeogeography, Palaeoclimatologie, Palaeoecology*, 271 (1–2): 13–23.
- GROSS M., BÖHME M. & PRIETO J. (2011): Gratkorn: A benchmark locality for the continental Sarmatian s.str. of the Central Paratethys. – *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, 100: 1895–1913.
- HOERNES R. (1878): Die fossilen Säugethierfaunen der Steiermark. – *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark*, 14: 52–75.
- LEGENDRE S. & ROTH C. (1988): Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores. – *Historical Biology*, 1: 85–98.
- MEYER H. v. (1867): Fossile Zähne von Grund und Gamlitz. – *Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt 1867*: 97–98.
- MAUL L. C. (2001): Nagespuren von Kleinsäugetern an Knochenmaterial aus dem unterpleistozän von Untermassfeld: 905–916. In: KAHLKE R.-D. (Ed.) (2001): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 3. – *Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Dr. Rudolf Habelt*, 40 (3), S.
- MORALES J. & PICKFORD M. (2021): Taxonomic revision of the genus *Leptoplesictis* (Viverridae, Mammalia) with description of new fossils from Grillental VI (Namibia) and Moratilla 2 (Spain). – *Communications of the Geological Survey of Namibia*, 23: 161–176.
- MORALES J., VASILYAN D., GROSS M., HASSLER A. & PRIETO J. (2022): The Miocene carnivore fauna of Schönweg-“Brüchl” (Austria, Carinthia): I. The genus *Forsythictis*. – *Carinthia II*, 212./132.: 157–162.
- MORLO M., GUNNEL G. F. & NAGEL D. (2010): Ecomorphological Analysis of Carnivore Guilds in the Eocene through Miocene of Laurasia: 239–310. In: GOSWAMI A. & FRISCIA A. R. (Ed.) (2010): *Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form and Function*. – Cambridge University Press, Cambridge, S.
- MORLO M., ENGEL T., BASTL K., LISCHESKY B., LUTZ H., BERG A. V. & NAGEL D. (2019): Hyaenidae (Carnivora, Mammalia) from the Late Miocene (MN 9/10) Dinotheriensande. – *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 56: 113–126.
- MORLO M., NAGEL D. & BASTL K. (2020): Evolution of the carnivoran (Carnivora, Mammalia) guild structure across the Middle/Upper Miocene boundary in Germany. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 553: 109801.

- MOTTL M. (1958): Weitere Säugetierreste aus dem Sarmat von Sr. Stefan im Lavanttal. – *Carinthia II*, 148./68.: 46–48.
- MOTTL M. (1969): Die Säugetierfunde von St. Oswald bei Gratwein, westlich von Graz in der Steiermark. – *Joannea Festschrift 150 Jahre Joanneum 1811-1961*: 299–320.
- MOTTL M. (1970): Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südost-Österreichs. – *Mitteilungen des Museums für Bergbau, Geologie und Technik am Landesmuseum „Joanneum“, Graz*, 31: 79–168.
- NAGEL D. (2003): Carnivores from the Miocene deposits of Grund (Lower Austria). – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 104 A: 297–305.
- NAGEL D. (2009): The early Vallesian of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria). 10. Carnivora. – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 111 A: 605–618.
- PAPP A. & THENIUS E. (1953): Vösendorf - ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. – *Mitteilungen der Geologischen Gesellschaft in Wien*, 46: 1–109.
- PATERSON R. S., RYBCZYNSKI N., KOHNO N. & MADDIN H. C. (2020): A Total Evidence Phylogenetic Analysis of Pinniped Phylogeny and the Possibility of Parallel Evolution Within a Monophyletic Framework. – *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 457. doi: 10.3389/fevo.2019.00457
- PEIGNÉ S. (2012): Les Carnivora de Sansan: 559–660. In: PEIGNÉ S. & SEN S. (Ed.) (2012): *Mammifères de Sansan*. – *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*. Paris, S.
- PETERS K. F. (1869): Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibswald in Steiermark. II *Amphicyon, Viverra, Hyotherium*. – *Denkschrift der Akademie der Wissenschaften*, 29: 189–120.
- PIA J. (1939): Ein riesiger Honigsdachs (Mellivorine) aus dem Unterpliozän von Wien. – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 50: 537–583.
- PRIETO J., HASSLER A., PRINZ G., GROSS M. & BÖHME M. (2016): Die miozänen Kleinsäuger von Schönweg-„Brüchl“ (Kärnten). – *Carinthia II*, 206./126.: 503–524.
- PRIETO J., HASSLER A. & GROSS M. (2019): Ein seltenes Fossil eines Stachelbilches aus Kärnten. – *Carinthia II*, 209./129.: 581–586.
- PRIETO J., GROSS M., HASSLER A. & BÖHME M. (2022): Presence of the peculiar carnivore *Sivanasua* in Carinthia. – *Historical biology*, 34 (8): 1442–1447.
- QIU Z. & SCHMIDT-KITTLER N. (1982): On the phylogeny and zoogeography of the leptarctines (Carnivora, Mammalia). – *Paläontologische Zeitschrift*, 56: 131–145.
- ROBLES J. M. (2014): Miocene Carnivorans of the Vallès-Penedès Basin (NE Iberian Peninsula). – PhD-thesis Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, 434 S.
- ROBLES J. M., ALBA D. M., MOYÀ-SOLÀ S., CASANOVAS-VILAR I., GALINDO J., ROTGERS C., ALMÉCJA S. & CARMONA R. (2010): New craniodental remains of *Trocharion Albanense* Major, 1903 (Carnivora, Mustelidae), from the Vallès-Penedès Basin (middle to late Miocene, Barcelona, Spain). – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (2): 547–562.
- RÖGL F., ZAPPE H., BERNOR R. L., BRZOBHATY R. L., DAXNER-HÖCK G., DRAXLER I., FEJFAR O., GAUDANT J., HERRMANN P., RABEDER G., SCHULTZ O. & ZETTER R. (1993): Die Primatenfundstelle Götzensdorf an der Leitha (Obermiozän des Wiener Beckens, Niederösterreich). – *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, 136 (2): 503–526.
- RYBCZYNSKI N., DAWSON M. R. & TEDFORD R. H. (2009): A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. – *Nature*, 458 (7241): 1021–1024.
- SCHMIDT-KITTLER N. (1999): Subfamily Lophocyoninae: 149–153. In: RÖSSNER G. & HEIS-SIG K. (Ed.) (1999): *The Miocene mammals of Europe*. – Verlag Dr. Friedrich Pfeil. Munich, S.
- SILICEO G., MORALES J., ANTÓN M. & SALESA M. J. (2020): New fossils of Amphicyonidae (Carnivora) from the middle Miocene (MN6) site of Carpetana (Madrid, Spain). – *Geodiversitas*, 42 (15): 223–238.
- SORKIN B. (2006): Ecomorphology of the giant bear-dogs *Amphicyon* and *Ischyrocyon*. – *Historical Biology*, 18 (4): 375–388.

Anschriften der Autor*innen

Dr. Jérôme Prieto,
Department für
Geo- und Umwelt-
wissenschaften,
Ludwig-Maximilians-
Universität, Richard-
Wagner-Straße 10,
80333 München
E-Mail: j.prieto@lrz.
uni-muenchen.de

Dr. Davit Vasilyan,
JURASSICA Muse-
um, Route de
Fontenais 21,
2900 Porrentruy,
Switzerland &
Department of Geo-
sciences, University
of Fribourg, Chemin
du musée 6,
1700 Fribourg,
Switzerland.
E-Mail: davit.vasi-
lyan@jurassica.ch

PD Dr. Martin
Gross, Abteilung für
Geologie & Paläon-
tologie, Universals-
museum Joanneum,
Weinzöttlstraße 16,
8045 Graz
E-Mail: martin.
gross@museum-
joanneum.at

Prof.ⁱⁿ Dr.ⁱⁿ
Madelaine Böhme,
Eberhard Karls
University of Tübingen,
Department of
Geosciences, Sig-
wartstraße 10, 72074
Tübingen und Sen-
ckenberg Centre for
Human Evolution and
Paleoenvironment
(HEP), Sigwartstraße
10, 72074 Tübingen
E-Mail: m.boehme@
ifg.uni-tuebingen.de

- Suess E. (1861): Über die grossen Raubthiere der österreichischen Tertiär-Ablagerungen. – Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 43: 217–232.
- Suess E. (1867): Die von Herrn Fr. Melling, k. k. Verweser zu Eibiswald in Steiermark, der k. k. geologischen Reichsanstalt als Geschenk übergebene Sammlung fossiler Wirbeltierreste. – Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt 1867: 6–10.
- Theniüs E. (1949): Die Lutrinen des steirischen Tertiärs (Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs I.). – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 158: 299–322.
- Theniüs E. (1949): *Martes gamlitzensis* H. v. Meyer. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des Steirischen Tertiärs III. – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 158: 793–797.
- Vasilyan D., Morales J., Gross M., Hassler A. & Prieto J. (2022): The Miocene carnivore fauna of Schönweg-“Brüchl” (Austria, Carinthia): III. Tooth replacement in a basal hyaena. – Carinthia II, 212./132.: 175–180.
- Valenciano A., Abella J., Göhlich U. B., Álvarez Sierra M. A. & Morales J. (2017): Re-evaluation of the very large *Eomellivora fricki* (Pia, 1939) (Carnivora, Mustelidae, Mellivorinae) from the Late Miocene of Austria. – Palaeontologia Electronica, 20.1.17A: 1–22.
- Viranta S. (1996): European Miocene Amphicyonidae – taxonomy, systematics and ecology. – Acta Zoologica Fennica, 204: 1–61.
- Werdelin L. & Solounias N. (1996): The evolutionary history of the hyaenas in Europe and Western Asia during the Miocene: 290–306. In: Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mitternann H.-W. (Ed.) (1996): The Evolution of the Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. – Columbia University Press. New York: 487 S.
- Xafis A., Saarinen J., Bastl K., Nagel D. & Grimsson F. (2020): Palaeodietary traits of large mammals from the middle Miocene of Gračanica (Bugojno Basin, Bosnia-Herzegovina). – Paleobiodiversity and Paleoenvironment, 100 (2): 457–477.
- Zapfe M. (1948): Neue Funde von Raubtieren aus dem Unterpliozän des Wiener Beckens. – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 157: 243–262.
- Zapfe H. (1949): Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. – Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt, 93: 83–97.

Dr. Andreas Hassler, Burgstall-
St.Andrä 99, 9433 St. Andrä
E-Mail: dr.hassler@aon.at

Dr. Jorge Morales, Departamento
de Paleobiología,
Museo Nacional de Ciencias
Naturales-CSIC - C/José Gutiérrez
Abascal 2, 28006, Madrid, Spain.
E-Mail: jorge.morales@mncn.csic.es