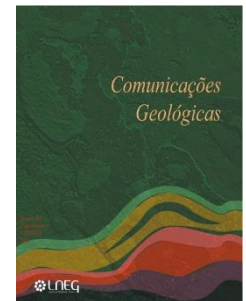


Un excepcional registro paleoicnológico de artiodáctilos en el Oligoceno inferior de Abiego (Huesca, España)

Um registo paleoicnológico excepcional de artiodáctilos no Oligocénico inferior de Abiego (Huesca, Espanha)

An exceptional paleoichnological record of artiodactyls in the early Oligocene of Abiego (Huesca, Spain)



M. Linares Montes^{1*}, J. I. Canudo¹, M. Aránzazu Luzón¹, D. Castanera^{1,2}

DOI: <https://doi.org/01>

Recebido em 05/04/2020 / Aceite em 04/10/2020

Publicado online em Dezembro de 2021

© 2021 LNEG – Laboratório Nacional de Energia e Geologia IP

Artigo original
Original article

Resumen: El yacimiento de Fondota en Abiego (Huesca, España) es uno de los yacimientos de icnitas de mamíferos más relevantes en el Paleógeno europeo por presentar un número excepcional (más de 600 icnitas) de artiodáctilo. Se localiza en la Cuenca del Ebro, en la base de la Formación Peraltilla (Oligoceno inferior) en un nivel de calizas lacustres. Las icnitas poseen una gran variabilidad en sus morfologías y grado de conservación, sin embargo en la mayoría se observa la impresión de dos dedos en posición anterior, siendo este carácter típico de mamíferos artiodáctilos. Se han identificado cuatro morfotipos: dos se relacionan con el icnogénero *Anoplotheriipus*; un tercero con *Entelondontipus* cf. *viai*; y el cuarto son icnitas indeterminadas de gran tamaño. El yacimiento posee además 32 rastros del icnogénero *Anoplotheriipus*, que han permitido determinar un posible comportamiento gregario de sus productores.

Palavras-chave: Icnitas, *Anoplotheriipus*, *Entelondontipus*, Cuenca del Ebro, Formación Peraltilla.

Resumo: A jazida de Fondota em Abiego (Huesca, Espanha) é uma das jazidas de icnitas de mamíferos mais importantes no Paleogénico Europeu por apresentar um número excecional (mais de 600 icnitas) de artiodáctilo. Esta jazida localiza-se na Bacia do Ebro, na base da Formação Peraltilla (Oligocénico inferior) num nível de calcários lacustres. As icnitas possuem uma grande variabilidade nas suas morfologias e grau de conservação, contudo, na maioria observa-se a impressão de dois dedos posicionados anteriormente, característica típica dos mamíferos artiodáctilos. Foram identificados quatro morfotipos: dois relacionados com o icnogénero *Anoplotheriipus*; um terceiro com *Entelondontipus* cf. *viai*; e o quarto são icnitas indeterminadas de grande tamanho. A jazida possui ainda 32 rastros do icnogénero *Anoplotheriipus*, que permitiram determinar um possível comportamento gregário dos seus produtores.

Palavras-chave: Ichnitas, *Anoplotheriipus*, *Entelondontipus*, Bacia do Ebro, Formação Peraltilla.

Abstract: The Fondota tracksite in Abiego (Huesca, Spain) is one of the most relevant in the Paleogene of Europe, due the exceptional number of artiodactyl ichnites (more than 600). It is located in the Ebro Basin in the base of the Peraltilla Formation (Early Oligocene) and is preserved in a lacustrine limestone bed. The ichnites have great variability both in their morphologies and degree of morphological preservation. However, all of them present the impression of two digits in an anterior position, a feature typical of artiodactyl footprints. Four morphotypes been identified: two of them related to the ichnogenus *Anoplotheriipus*, a third related to *Entelondontipus* cf. *viai*; and a fourth indeterminate morphotype

compound of large-sized ichnites. The site also has 32 trackways of the ichnogenus *Anoplotheriipus*, which have made it possible to determine their possible gregarious behavior.

Keywords: Ichnites, *Anoplotheriipus*, *Entelondontipus*, Ebro Basin, Formation Peraltilla.

¹ Grupo Aragosaurus-IUCA, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España.

² Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, c/ Escola Industrial 23, 08201 Sabadell, Barcelona, España.

* Autor correspondiente/Autor correspondente/Corresponding author: martinlinmon@gmail.com

1. Introducción

El Cenozoico ha sido comúnmente llamado como “La era de los mamíferos”, sin embargo, al analizar el registro paleoicnológico se reconoce una escasez de yacimientos de icnitas de mamíferos en comparación con los restos óseos (Costeur *et al.*, 2009). Este hecho resulta especialmente evidente al considerar el Paleógeno y más en concreto en Europa (McDonald *et al.*, 2007). Sin embargo, la Cuenca del Ebro (Noreste de España) constituye una excepción al ser una región especialmente rica en este tipo de yacimientos (*e.j.* Casanovas y Santafé, 1982; Astibia *et al.*, 1994; Astibia *et al.*, 2007; Canudo *et al.*, 2007; Rabal Garcés *et al.*, 2018). Entre ellos, destaca el yacimiento de Fondota en Abiego (Huesca) por ser uno de los que presentan un mayor número de icnitas y rastros (Canudo *et al.*, 2007). El objetivo de este trabajo es describir la asociación de icnotaxones de artiodáctilos representados en el yacimiento de Fondota y aportar datos sobre el posible gregarismo de sus productores

2. Situación geológica y geográfica

El yacimiento de Fondota se encuentra en las canchales de la localidad oscense de Abiego. El yacimiento se sitúa en un único nivel de unos 50 m de longitud y hasta 7 m de altura de afloramiento que se ha preparado para visita turística (Rabal-

Garcés *et al.*, 2018). Geológicamente se sitúa muy próximo al margen norte de la Cuenca del Ebro (Fig. 1). Desde el punto de vista estratigráfico, el yacimiento se sitúa en la base de la Formación Peraltila (Luzón, 2005; Rabal-Garcés *et al.*, 2018) que se compone fundamentalmente de una alternancia de lutitas rojizas y areniscas de origen aluvial. Más concretamente el nivel con las icnitas se encuentra en un paquete en el que alternan niveles de lutitas, calizas y areniscas en cuerpos tabulares, que fue denominado “calizas de Peraltila” por Álvarez Sierra *et al.* (1987), y se reconoce en todo el flanco sur del Anticlinal de Barbastro (Fig. 1). Litológicamente el nivel del yacimiento es de calizas con una textura packstone-wackstone, aparentemente sin estructuras sedimentarias no biogénicas. Las calizas presentan bioclastos como ostrácodos y ogonios y fragmentos de tallos de carofitas, así como cierto contenido terrígeno.

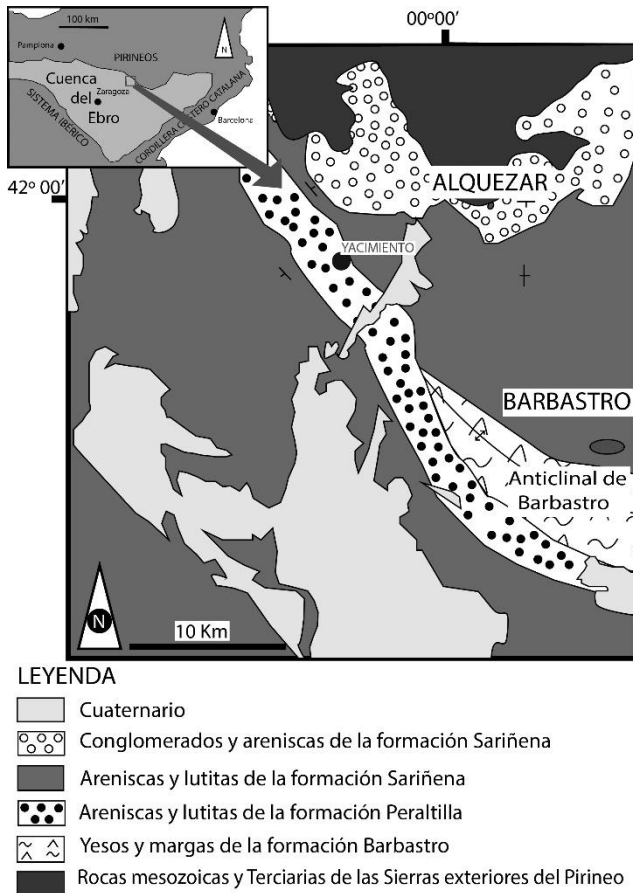


Figura 1. Situación geográfica y geológica del yacimiento de Fondota en la Cuenca del Ebro y mapa geológico de la región del yacimiento. Modificado de Luzón (2005).

Figura 1. Enquadramento geográfico e geológico da jazida de Fondota na Bacia do Ebro e mapa geológico da região da jazida. Modificado de Luzón (2005).

Figure 1. Geographical and geological setting of Fondota tracksite in the Ebro Basin and geological map of the area. Modified from Luzón (2005)

Respecto a la edad del yacimiento, los datos aportados por los micromamíferos en el yacimiento fósil de Peraltila, situado en las cercanías de Abiego y localizado en el techo de las “calizas de Peraltila” han permitido datarlo como perteneciente al Oligoceno inferior (Álvarez Sierra *et al.*, 1987; 1990), más concretamente a MP-23 (Schmidt-Kittler, 1987). El yacimiento de Fondota podría ser uno de los registros paleoicnológicos existentes más antiguos de las nuevas faunas de mamíferos que habitaron Europa tras el evento conocido como “La Grande Coupure” además de suponer

un registro de la convivencia entre especies primitivas del Eoceno con estas nuevas faunas, y puede ayudar a entender como fue este intercambio faunístico.

Este trabajo tiene la finalidad de realizar un acercamiento a las icnitas del yacimiento de Fondota en pos de determinar el número de morfotipos existentes, la influencia de la conservación en los mismos y poner en valor este yacimiento singular.

3. Material and methods

Se ha realizado una campaña de campo en el yacimiento que ha permitido la identificación de un total de 661 icnitas y 32 rastros distintos, los cuales fueron medidos siguiendo la metodología expuesta en la figura 2.k.

Además, se ha establecido una clasificación de las icnitas según su conservación siguiendo la metodología propuesta por Marchetti *et al.* (2019). Se ha usado esta metodología para conocer la posible influencia de la conservación de las icnitas para su icnotaxonomía. Para ello, se han dividido las icnitas en tres grandes grupos: icnitas con preservación buena (con morfologías bien definidas, en las que se observan las marcas de los dedos con una buena definición y se corresponden a los tipos 2 y 3 propuestos por Marchetti *et al.*, 2019); icnitas de preservación pobre (con morfología bien definida pero no se observan impresiones de los dedos, se corresponden al tipo 1 de Marchetti *et al.*, 2019) e icnitas de preservación mala (no presentan una morfología clara estando fuertemente alteradas, corresponden al tipo 0 de Marchetti *et al.*, 2019). A la hora de realizar el estudio icnotaxonomico resulta fundamental conocer la preservación de las icnitas ya que solamente las icnitas con preservación buena servirán para determinar los morfotipos existentes y su asociación con icnotaxones (Marchetti *et al.*, 2019). Sin embargo, una vez identificados los icnotaxones existentes si que se podrán asociar icnitas con preservación pobre y algunas con mala preservación a los icnotaxones definidos en el yacimiento.

Tras la clasificación del grado de conservación se han definido los morfotipos existentes en el yacimiento en función de sus características morfológicas y morfométricas y posteriormente se ha realizado el estudio icnotaxonomico.

Además, del estudio de las icnitas aisladas se van a estudiar los rastros completos fijándose en las direcciones preferentes para definir posibles comportamientos (Díaz Martínez *et al.*, 2020). table to remove particles < 0,5 mm and left it drying afterwards. When the sample was properly dry, we sifted it in different fractions (> 5 mm, > 2,5 mm, > 1,5 mm > 0,75 mm and > 0,5 mm). Finally, fossil remains were handpicked.

The photographs were made by a Scanning Electron Microscope (SEM) Hitachi S4800 at the University of Valencia. Previously, the tooth received a gold-palladium bath for two minutes.

4. Resultados

En relación a la clasificación según la preservación de las icnitas se observa que solamente un 20% de las icnitas poseen una preservación buena, siendo lo más común un grado de preservación pobre (48%) y mala (32%).

El estudio de las icnitas ha permitido definir cuatro morfotipos distintos:

Morfotipo I (Fig. 2.b): icnitas de gran tamaño (longitud entre 10-20cm) presentan morfologías subelípticas a subredondeadas. Presentan la marca de dos dedos en posición anterior con una unión entre ellos, presentando en el caso de las icnitas mejor preservadas una diferencia visible entre ambos dedos con un dedo III (dedo derecho en la figura 2.f) ligeramente más grande que el

dedo IV (dedo izquierdo en la figura 2.f). Coincide con las icnitas tipo 2 y 3 identificadas por Canudo *et al.* (2007).

Morfotipo II (Fig. 2.c): icnitas de pequeño tamaño (longitud inferior a 10 cm) con morfologías redondeadas o subelípticas, son muy similares al morfotipo I sin embargo su relación longitud/anchura es más cercana a 1. Presenta la marca de dos dedos en posición anterior con una unión entre ellos.

Morfotipo III (Fig. 2.d): icnitas de pequeño tamaño (longitudes inferiores a 5 cm). Se compone de la marca de dos dedos con morfología ovalada y ligeramente cóncava en su margen interno. Se observa una separación entre ambos dedos. En las icnitas con una mejor conservación se llega a observar una parte anterior con morfología afilada y una parte posterior más redondeada. Coincide con las icnitas tipo 1 identificadas por Canudo *et al.* (2007)

Morfotipo IV (Fig. 2.e): icnitas de gran tamaño (superan los 20 cm) todas ellas presentan un mal estado de conservación pero se observan una morfología general redondeada, rodeada de una gran rebaba de barro.

Atendiendo al tamaño de las icnitas se han podido asociar todas las icnitas del yacimiento. Por ello de las 661 icnitas estudiadas 471 pertenecen al morfotipo I, 146 al morfotipo II, 35 al morfotipo III y 5 al morfotipo IV. A continuación se pasaran a asociar estos morfotipos a icnotaxones específicos.

5. Interpretación icnotaxonomica

Las huellas de artiodáctilos presentan una gran semejanza entre sus morfologías dificultando su interpretación (Costeur *et al.*, 2009; Abbassi *et al.*, 2016). En el caso de Abiego, Canudo *et al.*, (2007) diferenciaron 3 morfotipos que relacionaron con los icnogéneros *Anoplotheriopus* y *Entelodontipus*. En relación a los presentes resultados, el morfotipo I por sus características morfológicas y en especial por la presencia de dos dedos únicamente con una unión entre ellos se asemeja al icnogénero *Anoplotheriopus* definido por Ellenberger en 1980 para el Eoceno Superior de Francia. Dentro de las icnoespecies de *Anoplotheriopus*, las icnitas de Fondota podrían corresponderse a dos distintas: *A. compactus* y *A. lavocati* (Ellenberger, 1980). La principal diferencia entre ambas icnoespecies radica en que *A. lavocati* es más alargado con una morfología subrectangular y presenta una relación longitud/anchura superior a 1 frente a *A. compactus* que posee una morfología más redondeada y una relación longitud/anchura cercana a 1. Dentro de las icnitas de este morfotipo se observa una gran variabilidad con icnitas más similares a *A. lavocati* y otras a *A. compactus* (Fig. 2.f). La presencia de dos posibles icnotaxones dentro de este morfotipo explicaría esta variabilidad aunque las diferencias observadas también pueden deberse a diferencias producidas por variaciones en el sustrato en el momento de la pisada (y por tanto en la conservación de las icnitas) en lugar de por la presencia de diferentes icnotaxones.

El morfotipo II presenta una morfología muy similar al morfotipo I con la presencia de dos dedos unidos entre sí y una morfología algo alargada que nos permite asociarle al mismo icnogénero que el anterior, es decir *Anoplotheriopus*. Sin embargo presentan un menor tamaño y una morfología más cuadrada con una relación longitud/anchura cercana a 1, esta morfología les asemeja a icnitas de pequeño tamaño de *A. compactus*. Por ello podrían ser icnitas de menor tamaño de dicho icnotaxón.

El morfotipo III por sus dimensiones, edad y morfología se asemejan a las icnitas del icnogénero *Entelodontipus* (Casanovas y Santafé, 1982), el cual se caracteriza por icnitas didáctilas compuestas de dos impresiones con la misma longitud, subparalelas entre sí, con un contorno subelíptico con una concavidad en la parte interna y una mayor anchura en la parte posterior que en la anterior.

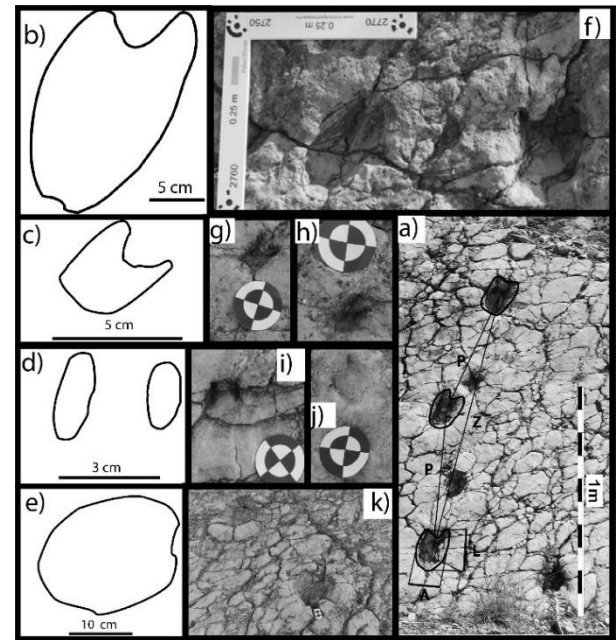


Figura 2. Fotografías y dibujos de las icnitas halladas en el yacimiento. a) Dibujo del morfotipo I (escala 5 cm). b) Fotografía de las icnitas del morfotipo I, se observa su variabilidad. La icnita derecha presenta una morfología más cercana a *A. compactus* al ser menos alargada y más redondeada, sin embargo la icnita izquierda se asemeja más a *A. lavocati* al poseer una morfología más alargada (escala 25 cm). c) Dibujo del morfotipo II (escala 5 cm). d) Fotografía de una icnita con conservación buena del morfotipo II (escala 5 cm). e) Fotografía de una icnita con conservación pobre del morfotipo II, observándose que está ligeramente deformada (escala 5 cm). f) Dibujo de una icnita del morfotipo III (escala 3 cm). g) Fotografía de una icnita del morfotipo III con una buena conservación en la que se observa una clara separación entre ambos dedos. h) Fotografía de una icnita del morfotipo III con una conservación pobre. Si bien se reconoce una separación entre ambos dedos esta separación no está tan marcada como en el caso anterior, llegando a aparentar la falta de separación entre ambos dedos (escala 5 cm). i) Dibujo de una icnita del morfotipo IV (escala 10 cm). j) Fotografía de dos icnitas del morfotipo IV se observa su pobre conservación y su deformación, observándose una gran rebaba de barro entorno a las icnitas. La icnita inferior se trata de una icnita aparentemente tridáctila, en cambio la icnita superior posee una morfología redondeada (escala 5 cm). k) Fotografía de un rastro del morfotipo I. Se han marcado las medidas tomadas tanto a las icnitas aisladas como a los rastros: L (longitud), A (anchura), P (paso) y Z (zancada) (modificado de Costeur *et al.*, 2009) (escala 1 m).

Figura 2. Fotografías e desenhos dos icnitos encontrados na jazida. a) Desenho do morfotipo I (escala 5 cm). b) Fotografia dos icnitos do morfotipo I, onde se observa a sua variabilidade. O icnito da direita apresenta uma morfologia mais aproximada a *A. compactus* ao ser menos alargado e mais arredondado, contudo o icnito esquerdo assemelha-se mais a *A. lavocati* ao possuir uma morfologia mais alargada (escala 25 cm). c) Desenho do morfotipo II (escala 5 cm). d) Fotografia de um icnito do morfotipo II com conservação boa (escala 5 cm). e) Fotografia de um icnito do morfotipo II com uma conservação pobre, observando-se uma ligeira deformação (escala 5 cm). f) Desenho de um icnito do morfotipo III (escala 3 cm). g) Fotografia de um icnito do morfotipo III com conservação boa na qual se observa uma clara separação entre ambos os dedos. h) Fotografia de um icnito do morfotipo III com conservação pobre. Apesar de ser possível reconhecer a separação entre ambos os dedos esta separação não está tão marcada como no caso anterior, chegando a aparentar a falta de separação entre ambos os dedos (escala 5 cm). i) Desenho de um icnito do morfotipo IV (escala 10 cm). j) Fotografia de dois icnitos do morfotipo IV com uma conservação pobre e deformação associada, observando-se uma grande rebaba de barro ao redor dos icnitos. O icnito inferior trata-se de um icnito aparentemente tridáctila, e o icnito superior possui uma morfologia arredondada (escala 5 cm). k) Fotografia de um rasto do morfotipo I. Marcaram-se as medidas retiradas tanto aos icnitos isolados como aos rastros: L (comprimento), A (largura), P (passo) e Z (passada) (modificado de Costeur *et al.*, 2009) (escala 1 m).

Figure 2. Pictures and drawings of ichnites of the tracksite. a) Drawing of a track of the morphotype I (scale 5 cm). b) Picture of morphotype I ichnites. The right ichnite has a morphology similar to *A. compactus* which is less elongated and more rounded, however the left ichnite is more similar to *A. lavocati* since its morphology is more elongated (scale 25 cm). c) Draw of a track of the morphotype II (scale 5 cm). d) Picture of a track with good preservation of the morphotype II (scale 5 cm). e) Picture showing the poor preservation of an ichnite of morphotype II. It shows a small deformation (scale 5 cm). f) Draw of a footprint of the morphotype III (scale 3 cm). g) Picture a footprint of the morphotype III with a good preservation and showing a clear separation of the digits (scale 5 cm). h) Picture a footprint of the morphotype III with a poor preservation. Although a separation between both digits is recognized, the separation is not as marked as in the previous case making it appear the lack of separation (scale 5 cm). i) Drawing of a footprint of the morphotype IV (scale 10 cm). j) Picture of two footprints of morphotype IV showing bad preservation and the deformation with a large mud rim around the ichnites. The lower ichnite seems a tridactyl ichnite but the upper ichnite has a rounded morphology (scale 5 cm). k) Picture of a trackway of morphotype I ichnites. The measurement methodology for ichnites and trackways has been drawn. L: length, A: width, Z: stride, P: step (modification of Costeur *et al.*, 2009).

Dentro de este icnogénero solo se ha descrito una sola icnoespecie *Entelodontipus viai* (Casanovas y Santafé, 1982), sin embargo su menor tamaño las asemeja más a las Oobservadas en Olcoz (Navarra) en materiales con una edad muy similar a Fondota clasificadas como *Entelodontipus cf. viai* (Astibia *et al.*, 1994). Por ello se ha decidido clasificar las icnitas de Fondota con nomenclatura abierta como *Entelodontipus cf. viai*.

El morfotipo IV se compone de icnitas con morfologías redondeadas y muy deformadas (Fig. 2.k), pero todas las icnitas presentan un mal estado de conservación que dificulta su interpretación. Su mala preservación junto con el gran reborde de barro que las rodean nos ha llevado a pensar que se tratan de icnitas del morfotipo I muy deformadas, aunque sigue cabiendo la posibilidad de que se traten de un icnotaxón independiente que por su morfología y dimensiones se asemejarían a icnitas de perisodáctilos (Costeur *et al.*, 2009; Rajkumar y Klein, 2014).

6. Posibles productores de las icnitas de Abiego

Las icnitas del morfotipo I y II pertenecen al icnogénero *Anoplotheriipus*, el cual tradicionalmente ha sido asociado al género *Anoplotherium* como posible productor (Ellenberger, 1980). Los anoploteridos son un grupo de artiodáctilos primitivos relacionados con los camélidos actuales y que poseían dos dedos con una unión entre ellos asemejándoles a lo observado en las icnitas estudiadas en los que se apoyaban y un tercer dedo (dedo II) que se cree que les servía para apoyarse en una búsqueda bípeda de comida (aunque en una única especie de *Anoplotherium (A. commune)* este dedo no está presente) (Hooker, 2007). Suponen uno de los pocos grupos de grandes mamíferos del Eoceno que sobrevivieron a la “La Grande Coupure” y que se encuentran presentes en el Oligoceno Inferior (Blondel, 2001).

Respecto a las icnitas del morfotipo III, que han sido relacionadas con el icnotaxón *Entelodontipus cf. viai* se han asociado tradicionalmente a la familia Entelodontidae y al género *Entelodon* como posible productor (Casanovas y Santafé, 1982). La gran uniformidad de los autópodos de los artiodáctilos genera dudas de la validez de esta asociación (Costeur *et al.*, 2009; Abbassi *et al.*, 2016). Y si bien algunos grupos de artiodáctilos se pueden eliminar como posibles productores, en primer lugar aquellas familias y géneros que presenten pies pentadáctilos y tetradáctilos (Clifford, 2010). Por ejemplo familias como Anthracotheriidae e Hipopotamidae con miembros pentadáctilos (aunque el dedo I es muy pequeño y no es funcional) y familias como Suidae y Protoceratidae con autópodos tetradáctilos. Así únicamente tres grupos de artiodáctilos presentan autópodos digitígrados reconocidos: el suborden Pecora y las familias Camelidae y Entelodontidae. Sin embargo, miembros de la familia Camelidae tampoco pueden ser los productores de *Entelodontipus* al poseer grandes almohadillas que rodean a los dedos generando una unión entre sus dedos que se refleja en sus icnitas (Sarjeant y Reynolds, 1999; Lucas y Hunt, 2005). Por ello solamente al infraorden Pecora y la familia Entelodontidae pueden ser los productores de estas icnitas. Entre estos dos grupos se observa una gran similitud entre sus autópodos, sin embargo la asociación a Pecora presenta problemas ya que la mayoría de los taxones de Pecora no aparece hasta el Oligoceno superior-Mioceno inferior (De Miguel *et al.*, 2014). Por ello lo más probable es que el productor de las icnitas de *Entelodontipus* se corresponda a un miembro de Entelodontidae, uno de los nuevos grupos de mamíferos que apereen en Europa tras “La Grande Coupure” (Blondel, 2001). El pequeño tamaño de las icnitas de Fondota indica posiblemente la presencia de uno de los miembros más primitivos y de menor tamaño de la familia.

7. Inferencias paleoecológicas

A partir del estudio de las icnitas aisladas se han identificado 32 rastros encontrados en el yacimiento, casi todos ellos asociados al morfotipo I y por lo tanto al icnogénero *Anoplotherium* con un único rastro asociado al morfotipo IV (Fig. 2.a). Se han analizado las velocidades aparentes a partir de las distancias de paso y de zancada y las direcciones de desplazamiento de estos rastros para determinar posibles comportamientos de las especies productoras. Ya que según la propuesta de Díaz Martínez *et al.* (2020) para definir posibles comportamientos gregarios en artiodáctilos a partir de rastros fósiles se necesita tener en cuenta tres consideraciones previas: si son de la misma especie, su posición y si los animales se movían en conjunto.

Así, en el caso de Fondota todos los rastros pertenecen al mismo icnotaxón y al mismo grupo productor y los rastros se encuentran muy cercanos presentando direcciones subparalelas (la mayoría de ellos con dirección Sur-Sureste) y velocidades de desplazamiento muy similares entre sí. Por lo que se ha podido determinar un comportamiento gregario, sin embargo se observa que los rastros se agrupan mayoritariamente en parejas y tríos. Por ello no se puede asegurar un comportamiento gregario en grandes grupos pero si la posibilidad de que se desplacen en parejas o pequeños grupos.

8. Conclusiones

El yacimiento de Fondota supone un registro excepcional de icnitas de artiodáctilos, con más de 600 icnitas. Se han identificado 4 morfotipos, que se han asociado con el icnogénero *Anoplotheriipus* (morfotipos I, II y IV?) y el icnogénero *Entelodontipus* (morfotipo III). Las icnitas asignadas a *Anoplotheriipus* podrían asociarse con un productor de tipo *Anoplotherium* mientras que las icnitas asignadas a *Entelodontipus* no pueden asignarse con confianza a un grupo de artiodáctilos. El yacimiento asimismo nos aporta una información fundamental sobre el modo de vida de los artiodáctilos primitivos observándose un posible comportamiento gregario en pequeños grupos o parejas del mismo de las icnitas clasificadas como *Anoplotheriipus*.

Referencias

- Abbassi, N., Kundrát, M., Mirzaie Ataabadi, M., Ahlberg, P. E., 2016. Avian ichnia and other vertebrate trace fossils from the Neogene Red Beds of Tarom valley in north-western Iran. *Historical Biology*, **28**(8): 1075-1089. <https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1104306>.
- Álvarez Sierra, M., Daams, R., Lacomba, J. I., López Martínez, N., Sacristán, M. A., 1987. Succession of micromammal faunas in the Oligocene of Spain. *Müncher Geowiss. Abh (A)*, **10**: 43-48.
- Álvarez Sierra, M., Daams, R., Lacomba, J. I., López Martínez, N., Meulen, A. J. V. D., Sesé, C., Visser, J. D., 1990. Palaeontology and biostratigraphy (micromammals) of the continental Oligocene-Miocene deposits of the North-Central Ebro Basin (Huesca, Spain). *Scripta Geologica*, **94**: 1-75.
- Astibia, H., de Lersundi, J. D. V., Murelaga, X., 1994. Icnitas de artiodáctilos (Mammalia) del Paleógeno de Olcoz (Depresión del Ebro, Navarra). *Estudios Geológicos*, **50**(1-2): 119-126. <https://doi.org/10.3989/egol.94501-2312>.
- Astibia, H., Pereda Suberbiola, X., Payros, A., Murelaga, X., Berreteaga, A., Baceta, J. L., Badiola, A., 2007. Bird and mammal footprints from the tertiary of Navarre (Wester Pyrenees). *Ichnos*, **14**(3-4): 175-184. <https://doi.org/10.1080/10420940601049917>.
- Blondel, C., 2001. The Eocene-Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **168**(1-2): 125-139. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00252-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00252-2).
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G., Rubio, J., 2007. Icnitas de Abiego. *Prames*, Zaragoza.

- Casanovas-Cladellas, L., Santafé-Llopis, J. V., 1982. Icnofauna oligocena de Agramunt (Lérida, España). *Acta Geologica Hispanica*, **17**(1-2): 113-119.
- Clifford, A. B., 2010. The evolution of the unguligrade manus in artiodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(6): 1827-1839. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.521216>.
- Costa, E., Garcés, M., Sáez, A., Cabrera, L., López-Blanco, M., 2011. The age of the “Grande Coupure” mammal turnover: New constraints from the Eocene–Oligocene record of the Eastern Ebro Basin (NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **301**(1-4): 97-107. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.01.005>.
- Costeur, L., Balme, C., Legal, S., 2009. Early Oligocene mammal tracks from southeastern France. *Ichnos*, **16**(4): 257-267. <https://doi.org/10.1080/10420940902953197>.
- Crusafont Pairó, M., Golpe, J. M., 1974. Nuevos yacimientos del Terciario continental del NE de España. *Acta Geologica Hispánica*, **3**: 81-83.
- De Miguel, D., Azanza, B., Morales, J., 2014. Key innovations in ruminant evolution: a paleontological perspective. *Integrative zoology*, **9**(4): 412-433. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12080>.
- Díaz-Martínez, I., Suárez-Hernando, O., Larrasoña, J. C., Martínez-García, B. M., Baceta, J. I., Murelaga, X., 2020. Multi-aged social behaviour based on artiodactyl tracks in an early Miocene palustrine wetland (Ebro Basin, Spain). *Scientific reports*, **10**(1): 1-16. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57438-4>.
- Ellenberger, P., 1980. Sur les empreintes de pas des gros mammifères de l'Eocene supérieur de Garrigues-Ste-Eulalie (Gard). *Palaeovertebrata*, **9**(ext): 37-78.
- Hooker, J. J., 2007. Bipedal browsing adaptations of the unusual Late Eocene–earliest Oligocene tylopod *Anoplotherium* (Artiodactyla, Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **151**(3): 609-659. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00352.x>.
- Lucas, G., Hunt, A., 2007. Ichnotaxonomy of camel footprints. *Cenozoic Vertebrate Tracks and Traces*, Bulletin **42**: 155.
- Luzón, A., 2005. Oligocene–Miocene alluvial sedimentation in the northern Ebro Basin, NE Spain: Tectonic control and palaeogeographical evolution. *Sedimentary Geology*, **177**(1-2): 19-39. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2005.01.013>.
- McDonald, H., White, R., Lockley, M., Mustoe, G., 2007. An indexed bibliography of Cenozoic vertebrate tracks. *Cenozoic Vertebrate Tracks and Traces*: Bulletin **42**: 275.
- Marchetti, L., Belvedere, M., Voigt, S., Klein, H., Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Farlow, J. O., 2019. Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. *Earth-Science Reviews*, **193**: 109-145. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.04.008>.
- Rajkumar, H. S., Klein, H., 2014. First perissodactyl footprints from flysch deposits of the Barail Group (Lower Oligocene) of Manipur, India. *Journal of Earth System Science*, **123**(2): 413-420. <https://doi.org/10.1007/s12040-013-0396-6>.
- Schmidt Kittler, N., 1987. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene - Mainz. *Munchner Geowiss. Abh. (A)*, **10**: 312.
- Stehlin, H. G., 1909. Remarques sur les faunes de mammifères descouchees Éocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Societe Geologique de France*, **4**(9): 488-520.