

Empreintes de Ptérosaures dans le Crétacée de Mibladen (Midelt, Maroc): nouvelles données paléoichnologiques

CARLOS PASCUAL-ARRIBAS^{1*}, MOUSSA MASROUR², MUSTAPHA ELABOUYI³, FÉLIX PÉREZ-LORENTE⁴, HENDRIK KLEIN⁵, HAFID SABER⁶, JENS NIKOLAUS LALLENSACK⁷, GERARD DARIUSZ GIERLIŃSKI⁸, ABDELOUAHED LAGNAOUI^{9,10}, MOSTAFA OUKASSOU¹¹, ABDELKBIR HMINNA¹², OMAR ZAFATY¹³, ANDRÉ CHARRIÈRE¹⁴

RESUMÉ

Le site de Mibladen, situé près de Midelt dans la région de la Haute Moulouya (Maroc), constitue l'un des rares affleurements fossilifères ayant livré des empreintes de ptérosaures non seulement au Maroc, mais également à l'échelle du continent africain. Pour la première fois sur ce site, des pistes de ptérosaures comportant à la fois des empreintes de mains et de pieds ont été découvertes. À l'instar d'*Agadirichnus elegans* Ambroggi et Lapparent, 1954, ces traces présentent une morphologie en forme de U et partagent plusieurs caractéristiques avec celles de l'ichnofamille Agadirichnidae. Toutefois, elles s'en distinguent par

¹ Calle Real, 65, 42002, Soria (España) ; car.pasarri@gmail.com

² Laboratoire de Géologie Appliquée et Géo-Environnement, Université Ibn Zohr, Faculté des Sciences Agadir, Marocco ; moussamasrou5@gmail.com

³ Département de Géologie, Faculté des Sciences de Meknès, Université Moulay Ismaïl, BP 11201, Zitoune, Meknès, Maroc ; m.elabouyi@umi.ac.ma

⁴ Université de La Rioja, Edificio CT. C/Madre de Dios 51-53, 16006, Logroño, Spain ; felix.perez@unirioja.es

⁵ Saurierwelt Paläontologisches Museum, Neumarkt, Germany ; hendrik.klein@saurierwelt.de

⁶ Laboratoire de géodynamique et géomatique, Faculté des sciences, Université Chouaib Doukkali, El Jadida 24000, Maroc ; hafidsaber@yahoo.fr

⁷ Departamento de Ciência da Computação, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil ; jens.lallensack@posteo.de

⁸ JuraPark, Bałtów 8a, 27-423 Bałtów, Pologne ; Polish Geological Institute, ul. Rakowiecka 4, 00-975 Warszawa, Pologne ; gierlinski@yahoo.com

⁹ Laboratory of Education, Sciences and Techniques, Higher School of Education and Training Berrechid (ESEFB), Hassan First University, Avenue de l'Université, B.P.218, 26100 Berrechid, Morocco. abdelouahed.lagnaoui@uhp.ac.ma

¹⁰ Laboratory of Stratigraphy of Oil-and-Gas Bearing Reservoirs, Department of Paleontology and Stratigraphy, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan (Volga Region) Federal, Kazan, Russia

¹¹ Laboratoire de Géosciences, Géomatique et Environnement, Faculté des Sciences Ben M'sick, Université Hassan II de Casablanca, Maroc

¹² Université Sidi Mohamed Ben Abdellah de Fès, Maroc

¹³ Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine, Rabat, Maroc ; zafaty@gmail.com

¹⁴ Université Toulouse III, Toulouse, France ; andre.charriere73@orange.fr

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.17>

certains traits spécifiques, qui les différencient des deux ichnogenres actuellement reconnus au sein de cette famille: *Haenamichnus* et *Agadirichnus*. En raison de la qualité médiocre de certaines traces et de la perte d'une partie du matériel (vandalisme), la création d'un nouvel ichnogenre ne peut être justifiée. Ces empreintes sont donc provisoirement classées comme aff. *Agadirichnus* isp. Elles montrent de fortes similitudes morphométriques et stratigraphiques avec des ichnofossiles découverts en Asie de l'Est (Corée du Sud, Chine) et en Europe (Espagne), ce qui témoigne de la large distribution géographique et de la diversification des ptérosaures au Crétacé inférieur. L'auteur probable de ces empreintes appartient à la superfamille des Azhdarchoidea.

Mots-clés: Maroc, Barrémien supérieur-Aptien, Traces de ptérosaures subrectangulaires, Azhdarchoidea, aff. *Agadirichnus*.

*The Mibladen site near Midelt (High Moulouya region, Morocco) is one of the few outcrops that yielded pterosaur footprints from Morocco and Africa. Here, for the first time, a pterosaur trackway showing both manus and pes imprints is described in detail. As in *Agadirichnus elegans* pes tracks are U-shaped and show some characteristics that potentially relate them to the ichnofamily Agadirichnidae. However, the tracks differ from the two known ichnogenera *Haenamichnus* and *Agadirichnus* in some peculiar features. Overall they show strong similarities but also differences to some pterosaur tracks described from East Asia (South Korea, China) and Europe (Spain). Possibly a new ichnotaxon is present, however the lack of adequate preservation quality and recent damage from vandalism does not allow to confirm this. Therefore the Mibladen pterosaur tracks are tentatively assigned here to aff. *Agadirichnus* isp. based on morphometric characteristics and stratigraphic age. The Mibladen footprints provide further support for a larger pterosaur diversification during the mid-Cretaceous. The probable trackmaker belongs to the Azhdarchoidea superfamily.*

Keywords: Morocco, Late Barremian-Aptian, pterosaur subrectangular footprints, Azhdarchoidea, aff. *Agadirichnus*.

1. INTRODUCTION

Les ptérosaures, premiers reptiles volants du Mésozoïque (Padian, 1984), sont apparus au Norien (Trias supérieur ; Dalla Vecchia, 2013 ; Martínez *et al.*, 2022) et ont disparu à la fin du Crétacé (Maastrichtien). Durant cette période, ils se sont répandus sur l'ensemble des continents, y compris l'Antarctique (Barrett *et al.*, 2008 ; Upchurch *et al.*, 2015), atteignant leur diversité maximale au cours du Crétacé inférieur (Witton, 2013 ; Butler *et al.*, 2013 ; Pentland et Poropat, 2023).

Cependant, l'apparition de leurs empreintes fossiles ne suit pas nécessairement celle de leurs restes osseux. Les plus anciennes empreintes clairement attribuées aux ptérosaures datent du Jurassique moyen (Whyte et Romano, 2014 ; Klein *et al.*, 2018, 2023). Bien que des empreintes similaires aient été mentionnées dans le Jurassique inférieur d'Afrique du Sud (Van Dijk, 1978 ; Knoll, 2005), elles ne présentent pas les caractéristiques morphologiques propres aux traces de ptérosaures (Smyth *et al.*, 2025).

La répartition géographique de ces empreintes est inégale. En Laurasia, elles sont relativement fréquentes - notamment aux États-Unis (Amérique du Nord), en Chine et en Corée du Sud (Asie), ainsi qu'en Espagne et en France (Europe). En revanche, au Gondwana, elles sont beaucoup plus rares, avec quelques occurrences en Argentine (Amérique du Sud) et au Maroc (Afrique), généralement datées du Crétacé (Lockley *et al.*, 2008 ; Jung *et al.*, 2022 ; Díaz-Martínez *et al.*, 2022). À ce jour, aucune empreinte de ptérosaure n'a été identifiée en Australie, en Inde ni en Antarctique.

Au Maroc, les premières traces attribuées à des ptérosaures sont celles de l'ichnogène et de l'ichnoespèce *Agadirichnus elegans* (Ambroggi et Lapparent, 1954), découvertes dans le Maastrichtien de Tagagra. Toutefois, à l'époque, ces empreintes n'étaient pas reconnues comme typiques des ptérosaures. Leur disparition ultérieure a empêché toute réévaluation ou réattribution à ce groupe de reptiles. Ce n'est qu'après la redécouverte du site d'origine par Masrour *et al.* (2018) que ces traces ont pu être correctement décrites et rattachées à une nouvelle ichnofamille, Agadirichnidae. Des années plus tôt, Belvedere *et al.* (2013) ont signalé de nouvelles empreintes attribuées à des ptérosaures dans la Formation d'Aoufos, appartenant au Groupe Kem Kem (Cénomaniens-Turonien). Toutefois, leur attribution aux ptérosaures reste sujette à caution (Masrour *et al.*, 2017). La même année, Gierliński *et al.* (2013) ont mentionné des empreintes de ptérosaures décrites ici, initialement datées du Jurassique inférieur, mais dont l'âge a ensuite été corrigé par Gierliński *et al.* (2017) et Klein *et al.* (2018, 2025) comme du Crétacé moyen et spécifié ici comme Barrémien supérieur-Aptien. En 2017, un nouvel affleurement contenant des traces de ptérosaures a été découvert dans les couches coniaciennes-santonniennes d'Anza (Masrour *et al.*, 2017b ; Gierliński, 2025). Ce site présente une nouveauté importante : il a livré la première piste de main de ptérosaure jamais signalée au Maroc. Enfin, une empreinte supposée appartenir à un ptérosaure a été signalée dans la Formation d'Isli, à Imilchil (Oussou *et al.*, 2023), datée du Jurassique moyen (?) au Jurassique supérieur. Toutefois, il s'agit en réalité d'une superposition de deux empreintes de dinosaures tridactyles.

Cet article présente les caractéristiques des empreintes de ptérosaures du site de l'ouest de Mibladen qui a été trouvées en 2009 par l'expédition JuraPark et qui se référaient à l'origine à *Pteraichnus* (Gierliński *et al.*, 2013 ; Klein *et al.*, 2018), mais qui n'a jamais été décrite en détail. Il s'agit des premières empreintes de ptérosaures, comprenant à la fois des ichnites de mains et de pieds, mises au jour sur ce site au Maroc. Cette découverte permet non seulement une comparaison avec les autres traces de ptérosaures connues au Maroc, mais aussi avec les ichnogènes de ptérosaures décrits à l'échelle mondiale. Par ailleurs, elle offre la possibilité d'établir un lien entre ces empreintes et leurs auteurs potentiels (ichnoauteurs).

Au moment de rédiger cet article, nous avons malheureusement appris que le site avait été vandalisé par des individus non identifiés. Nous tenons à exprimer notre ferme condamnation de tels actes et espérons que cet article contribuera à sensibiliser l'opinion publique à l'importance de l'étude et de la préservation de ce type de sites, devenus rares dans de nombreuses régions du monde, notamment en Afrique. Heureusement, que la surface contenant ces empreintes de ptérosaures a été moulée en 2009 par l'équipe de JuraPark et le moulage est siégé dans la collection JuraPark et catalogué sous le numéro JP J389.

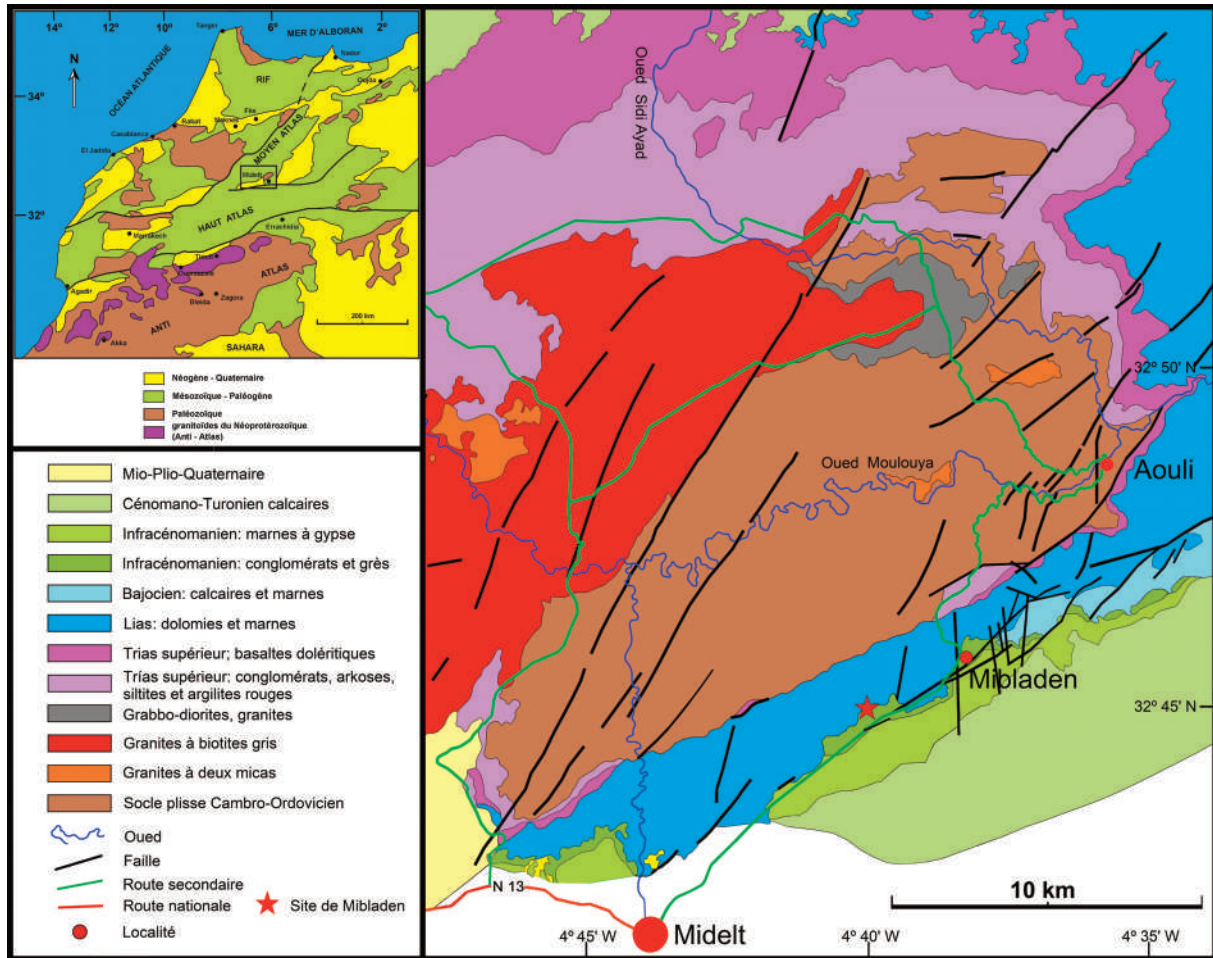


Figure 1.- Gisement de Mibladden (Midelt, Maroc). A. Carte géologique de la partie nord et central du Maroc. B. Localisation du site de Mibladden dans la Haute Moulouya, Maroc. D'après Emberger, 1965, modifié.

2. SITUATION GÉOGRAPHIQUE, GÉOLOGIQUE ET AGE

Le site de Mibladden est localisé dans la Haute Moulouya qui est la zone de transition entre le Moyen Atlas et le Haut Atlas. Il se trouve entre la ville de Midelt et la commune de Mibladden (Fig. 1) aux coordonnées suivantes: N 32° 44' 58" ; O 4° 39' 53,5".

Les empreintes de ptérosaures identifiées sur le site apparaissent dans des couches de base de la série crétacée qui reposent en discordance sur les sédiments jurassiques. Cette série crétacée débute par deux formations géologiques superposées : la Formation de Midelt, initialement attribuée à l'Albien?-Cénomaniens (Ciszak *et al.*, 1999), et la Formation d'Amghourzif, datée du Cénomaniens supérieur au Turonien inférieur (Charrière *et al.*, 1998).

La Formation de Midelt constitue une mégaséquence transgressive subdivisée en trois membres: (1) Le membre inférieur se compose d'environ 40 mètres de dépôts clastiques rouges, dont l'épaisseur des couches et la taille des grains diminuent vers le sommet. C'est dans la partie supérieure de cette unité, dans des grès fins, que Ciszak *et al.* (1999) ont signalé la présence de traces de racines et d'empreintes de reptiles. (2) Le membre intermédiaire débute par des dolomies, suivies d'environ 130 mètres de gypse et de marnes. (3) Le membre supérieur est essentiellement constitué de marnes, devenant plus ferrugineuses dans sa partie supérieure, avec la présence de bioturbations et d'ostracodes marins (Ciszak *et al.*, 1999).

La Formation d'Amghourzif, qui surmonte celle de Midelt, est composée principalement de calcaires bioclastiques du Cénomaniens supérieur et de calcaires laminés du Turonien inférieur. Son âge a été déterminé à partir de la présence de foraminifères benthiques et d'ammonites (Charrière *et al.*, 1998).

C'est dans le premier membre de la Formation de Midelt, que se situe le site à traces de ptérosaures faisant l'objet de cette étude, initialement rapporté par Gierliński *et al.*, (2013). Les traces apparaissent à environ 15 m au-dessus de la discordance du Crétacé sur les terrains liasiques minéralisés (Figs. 2A, 2B). Le niveau à empreintes se situe dans la partie inférieure d'une série de grès fins à stratifications obliques. Cette série épaisse de 12 m constitue un entablement recouvrant des marnes rouges qui surmontent les couches détritiques de base (grès et microconglomérats) discordantes sur le Lias minéralisé.

Latéralement vers le sud, la série gréseuse portant les empreintes diminue d'épaisseur et au sud de la route elle se réduit à 1,2 m. Elle est alors surmontée (Fig. 2A) de quelques mètres de dépôts beige et jaunâtres avec des marnes, des calcaires marneux, des calcaires sableux et des dolomies en plaquettes. Au-dessus apparaît une série de marnes rouges à gypse. Ces différents termes constituent la transition entre le membre inférieur détritique de la Fm. de Midelt et le membre moyen évaporitique. On pourrait faire débiter ce dernier avec l'apparition du gypse, mais, en suivant Ciszak *et al.* (1999), on peut prendre par convention l'apparition des dolomies. Dans les deux cas la série gréseuse à empreintes se situe au-dessous du membre médian évaporitique et se trouve incluse dans le membre inférieur détritique.

Le membre inférieur détritique avait été attribué à l'Albien?-Cénomaniens (Ciszak *et al.* 1999) avec l'optique de l'époque d'un cycle sédimentaire crétacé unique aboutissant à la transgression majeure du Cénomaniens supérieur-Turonien. Des travaux ultérieurs (Haddoumi *et al.*, 2019) dans la zone des Plis marginaux située le long de la bordure sud de la Haute Moulouya ont d'une part établis la présence d'une transgression marine précoce d'origine nord-orientale au barrémo-aptien. D'autre part, les niveaux continentaux de la formation détritique de base ont été datés par charophytes du Barrémien supérieur-Aptien inférieur. Plus récemment, à l'est de la Haute Moulouya, dans la région de Tendrara, d'autres travaux récents (Haddoumi *et al.*, 2024) datent la série détritique de base du Crétacé du Barrémien supérieur-Aptien.

Par corrélations latérales avec ces sites datés et compte tenu de leur position stratigraphique, les empreintes de Mibladen sont attribuées à l'intervalle Barrémien supérieur – Aptien. Un âge Albien ne peut être formellement exclu, toutefois il faut rappeler que cet étage n'a jamais été identifié paléontologiquement dans la Haute Moulouya, dans l'Est marocain, dans le Haut Atlas oriental, ni dans le Moyen Atlas.

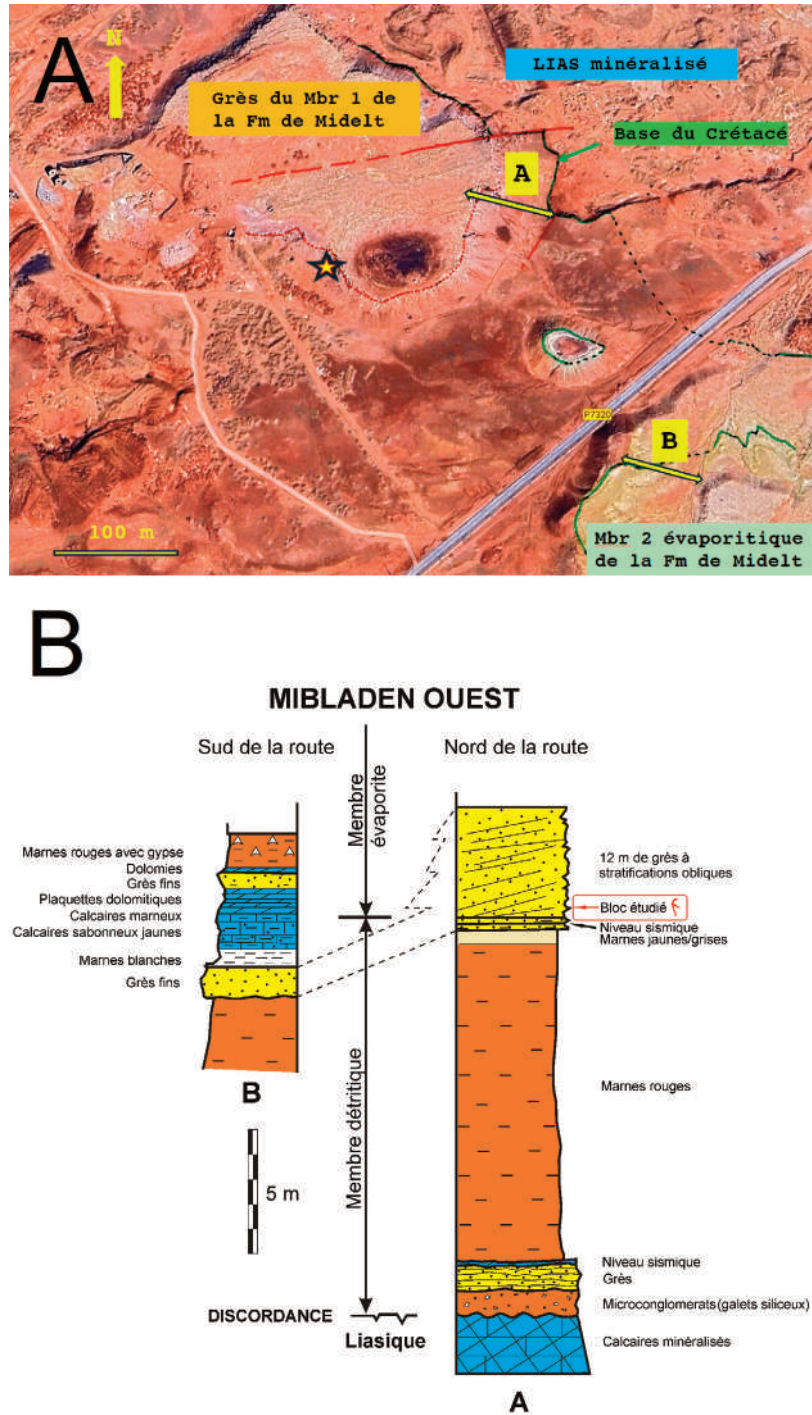


Figure 2.- A. Vue aérienne du site de Mibladen. L'étoile indique l'emplacement du gisement de Mibladen. B. Colonnes stratigraphiques des environs du site de Mibladen (d'après A. Charière). La colonne stratigraphique A indique la position du site d'empreintes de Mibladen, tandis que la colonne stratigraphique B montre les couches de transition vers le membre évaporitique de la formation de Midelt.

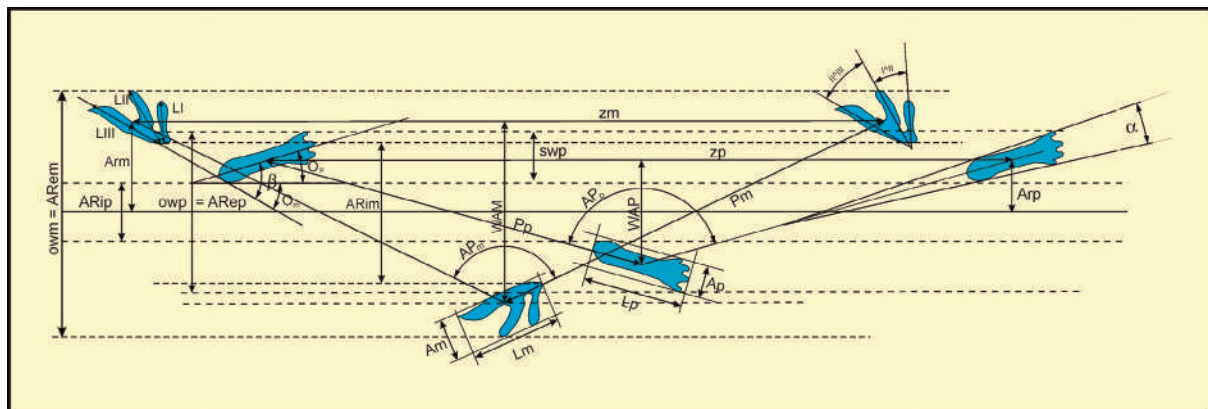


Figure 3. Mesures effectuées sur des empreintes de ptérosaures. Abréviations: Lp - Longueur du pied; Lm - Longueur de la main; Ap - Largeur du pied; Am - Largeur de la main; LI, LII, LIII - Longueurs du premier, du deuxième et du troisième doigts de la main; I^{II} et II^{III} - Angles interdigitaux entre les doigts I-II et II-III de la main; α - Angle d'ouverture total des orteils; LD - Longueur de la partie digitale des empreintes; LMe - Longueur de l'empreinte métatarsienne; β - angle entre l'axe du pied et l'axe passant par le troisième doigt de la main; Pp - pas entre les empreintes des pieds; Pm - pas entre les empreintes des mains; zp et zm - enjambées du pied et de la main, respectivement; APp et APm - angles de pas des empreintes de pied et des empreintes de main, respectivement; ARi, ARe - largeurs internes et externes de la piste; WAP et WAM - distance entre le centre des empreintes de pied et des empreintes de main sur les côtés opposés de la piste, respectivement; Op et Om - angles formés par les axes des pieds et des mains avec la ligne médiane; Arp - largeur de la piste du pied; swp - largeur latérale des empreintes; owp et owm - largeur extérieure des empreintes du pied et de la main, respectivement.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Toutes les empreintes de cette étude sont restées sur le site de Mibladen. Le moulage en résine de ce spécimen est siégé dans la collection JuraPark et catalogué sous le numéro JP J389. Des traces de ptérosaures ont été trouvées dans au moins deux blocs de grès sableux rougeâtre, dont l'un présente des marques de rides de courant. Le bloc principal mesurait 3,15 m de long et un peu plus de 1,5 m de large. D'autres blocs contenant des empreintes de théropodes, d'ornithopodes, de tortues, de crocodylomorphes et peut-être de mammifères ont été découverts à proximité, mais ne sont pas étudiés.

Des mesures ont été réalisées, sur les empreintes et sur la seule piste identifiée, d'accord aux protocoles décrits par Pascual et Sanz (2000), Mazin *et al.* (2003), ainsi que Pascual-Arribas *et al.* (2025) et Marty (2008) (Fig. 3). Ces mesures incluent: la longueur des pieds (Lp) et des mains (Lm), la largeur des pieds (Ap) et des mains (Am), la longueur des doigts (LI, LII, LIII), les angles interdigitaux entre les doigts (I^{II}, II^{III}), l'angle d'ouverture total des traces des orteils dans les empreintes de pied (α), la longueur de la partie distale des orteils (LD) et de la partie métatarsienne (LMe), ainsi que l'angle entre l'axe du pied et l'axe passant par le troisième doigt de la main (β).

À partir de ces données, certaines relations utiles à la classification de ce type d'empreintes ont été calculées, telles que Lp/Ap, Lm/Am, Lp/Lm et LD/LMe. En raison de la rareté des traces (une seule piste disponible), seules quelques données isolées ont pu être relevées: les pas des pieds et des mains (Pp, Pm), les enjambées des pieds et des mains (zp, zm), ainsi que les angles de pas (APp, APm).

Les valeurs PTR, MTR et WAP ont également été calculées. Combinées aux mesures des largeurs de piste internes et externes (ARi, ARe), elles ont permis d'identifier le type de piste auquel appartiennent les empreintes.

Les valeurs réelles des surfaces des empreintes de mains et de pieds ont été obtenues à l'aide du logiciel ImageJ, tandis que les estimations de celles-ci ont été calculées à l'aide de la méthode de la « zone d'empreinte rectangulaire » (R) (Lockley *et al.*, 1994 ; Marty *et al.*, 2010 ; Strickson, 2022).

Dans cette étude, nous estimons que les traces de ptérosaures peuvent être classées comme suit : minuscules (< 5 cm), petites ($5 < L_p < 10$ cm), moyennes ($10 < L_p < 15$ cm), grandes ($15 < L_p < 25$ cm) et très grandes (>25 cm).

Nous considérons que les formes générales (apparence) des empreintes de pas de ptérosaures sont au nombre de trois: en forme de V (subtriangulaire), en forme de U (subrectangulaire) et en forme de Y (en forme de fourche) (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016 ; Pascual-Arribas *et al.*, 2025).

Nous avons photographié toutes les empreintes à l'aide d'appareils photo numériques (Canon EOS 600D), en utilisant les images obtenues en photogrammétrie 3D à l'aide du logiciel Agisoft PhotoScan Professional (v. 1.4.0). Les cartes de profondeur en fausses couleurs ont été obtenues à l'aide de Paraview (v. 5.9.0) et les dessins des empreintes et des plans du site ont été réalisés à l'aide de CorelDraw 2020.

Lors de l'analyse de la largeur de la piste, les ratios Arp/Ap (Casanovas *et al.*, 1989), PTR (Romano *et al.*, 2007) et WAP/Lp (Marty *et al.*, 2010) ont été utilisés.

La hauteur acétabulaire des auteurs des empreintes a été calculée selon la méthode de Li *et al.* (2025) et ses modifications ; et la vitesse de déplacement a été obtenue en appliquant l'équation d'Alexander (1976), bien que son application à ce type de reptiles soit très problématique, compte tenu de ses caractéristiques particulières.

La « qualité » des empreintes étudiées a été déterminée sur la base de l'étude de Marchetti *et al.* (2019).

Les données morphométriques du Tableau 5 proviennent des publications originales (parfois obtenues à partir de leurs représentations graphiques) ainsi que de nos propres observations.

4. ICHNOLOGIE

4.1 DESCRIPTION DES EMPREINTES

Environ une centaine d'empreintes de ptérosaures ont été découvertes sur deux blocs de lutites sableuses aux teintes rougeâtres et ocre, accompagnées de quelques empreintes de théropodes (Fig.4). Elles sont généralement profondes bien que certaines soient très peu marquées, témoignant de sédiments relativement mous, ce qui a contribué à ce que certaines soient déformées ou que leur taille ne soit pas, celle du pied ou de la main de l'icnopoïetes. Les empreintes ne sont pas généralement superposées d'autres. Des rayures attribuées à d'éventuels théropodes ont également été identifiées. Dans certaines zones, les empreintes et les rides laissées par l'eau présentent des signes d'érosion. Selon l'échelle de qualité de conservation proposée par Marchetti *et al.* (2019), la finesse des impressions varie entre 1 et 2.

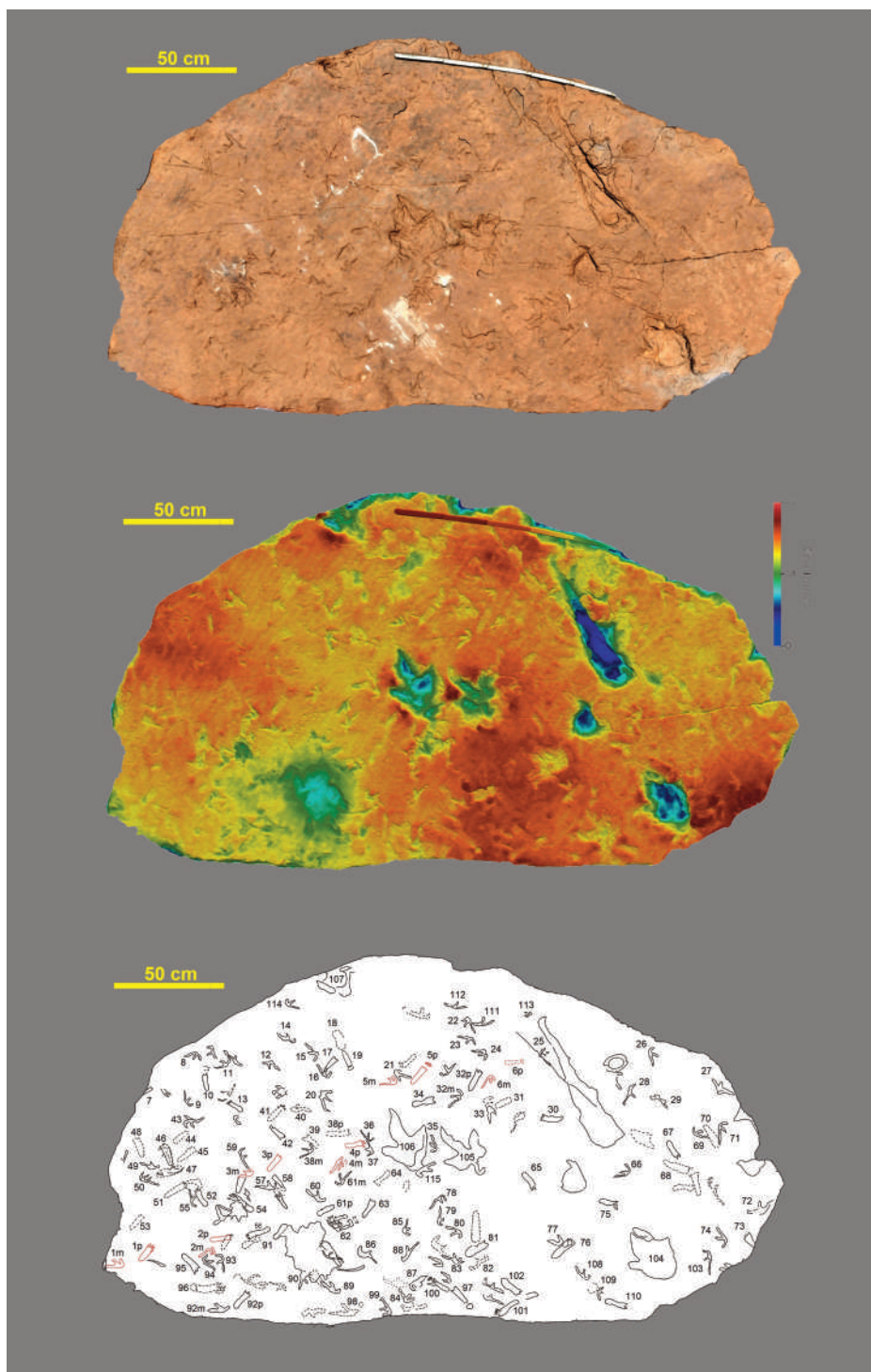


Figure 4.- Photographie, image en fausses couleurs et dessin du bloc 1 de Mibladen (spécimen JP J389) avec des empreintes de ptérosaures et de théropodes. La photographie et l'image en fausses couleurs ont été fournies par Jens N. Lallensack.

Empreintes	Lp	Ap	Lp/Ap	Lm	Am	Lm/Am	Lp/Lm	O	LI:LI:LI	I^II-II^III	α	β	P	z	AP
MIB-R1-1m				80,79	35,69	2,26		-26,3	1:1,6:2,34	22,2 35,1					
MIB-R1-1p	88,76	27,31	3,25				1,1	15,6			5,5	41	34,49	65,93	133,6
MIB-R1-2m				86,35	35,72	2,41		-23,3	1:0,77:1,85	0 52,6					
MIB-R1-2p	102,4	27,21	3,76				1,19	26,5			8	35	38,87	80,75	137,4
MIB-R1-3m				72,08	35,77	2,01		-18	1:1,27:1,83	38,9 23,3					
MIB-R1-3p	79,36	26,94	2,95				1,11	15,4			6	40	40,3	72,94	146,0
MIB-R1-4m				82,85	39,92	2,07		-15,2	1:1,19:1,83	16,3 31,7					
MIB-R1-4p	98,18	24,76	3,96				1,19	22,7			0,6	43	42,26	80,28	138,4
MIB-R1-5m				88,35	44,12	2		-15	1:1,35:1,94	14,7 41,3					
MIB-R1-5p	102,91	32,58	3,16				1,16	20,3			5	42	43,05		
MIB-R1-6m				60,98	57,95	1,05			1:2,11:3,36	84,5 30					
MIB-R1-6p	78,05	22,32	3,5				1,28				0	51			
Moyennes	91,61	26,85	3,43	78,57	41,53	1,97	1,17	-19,6 20,1	1:1,38:2,19	29,43 35,67	4,18	42	39,79	74,97	138,85

Les longueurs sont exprimées en millimètres (mm) et les angles en degrés (°).

4.2. CARACTÉRISTIQUES DES EMPREINTES DU PIED ET DE LA MAIN

Toutes les empreintes de ptérosaures dans ce gisement sont du même type et leurs tailles varient peu (les empreintes de pied ont 9,7 cm de longueur moyenne, tandis que la moyenne des empreintes de main est de 9,2 cm) (Fig. 4, Tableaux 1, 2 et 3). Dans le bloc principal (bloc 1, spécimen JP J389), il'y a : des ichnites disposées en piste (2 m de long, avec 6 empreintes de main et 6 de pied), des paires main-pied (4), et d'empreintes isolées (86). Dans un deuxième bloc, il n'y a que 3 empreintes de main.

Les empreintes de main (Tableaux 1, 2 et 3) sont de taille petite à moyenne (50 mm < Lm < 100 mm; moyenne 7,86 cm dans la trace et 9,42 cm dans le reste des empreintes). Elles sont tridactyles, plus longues que larges (moyenne Lm/Am de 1,97 dans la piste et 2,63 dans le reste des empreintes), fortement asymétriques, avec des traces de doigts dont la taille augmente du doigt I au doigt III. La longueur moyenne est de 1 : 1,38 : 2,19 dans la piste et de 1 : 1,44 : 2,19 dans le reste (Fig. 4-5). La largeur des empreintes digitales varie en fonction du degré d'humidité du sédiment, apparaissant, dans certains cas, comme une fine ligne. Leur disposition donne lieu à des angles interdigitaux très semblables (moyennes : I^II = 29,4° dans la piste et 54,5° dans le reste ; II^III = 35,7° dans la piste et 45,2° dans le reste des empreintes), celles de la piste étant plus petites que celles des empreintes isolées, peut-être parce qu'elles ont été

Tableau 1.- Données morphométriques des traces de ptérosaures de la piste 1 du site de Mibladen (Midelt, Maroc).

EMPREINTES DE PTÉROSAURES DANS LE CRÉTACÉE DE MIBLADEN (MIDELT, MAROC)

Empreintes	Lp	Ap	Lp/Ap	Lm	Am	Lm/Am	LI:LII:LIII	I^II	II^III	α
MIB-7p	76,93	20,3	3,79							6,2
MIB-8m				79,99	30,9	2,59	1: 1,1:2,3	39,7	36,8	
MIB-9m				83,69	31,87	2,63	1:1,23:2,01	31,9	55	
MIB-10p	82,63	22,75	3,63							15
MIB-11m				113,94	33,09	3,44	1:1,62:2,59	129	32	
MIB-12m				103,0	41,93	2,46	1:0,82?:1,79	83,4	27,3	
MIB-13p	77,95	20,72	3,76							0
MIB-15m				82,86	27,97	2,96	1:1,45:2,47	52,7	26,2	
MIB-16m				88,8	35,89	2,47	1:1,42:1,18	30,4	50,3	
MIB-17p	89,1	22,81	3,91							5
MIB-18p	94,36?	22,57	4,18							6,2
MIB-19p	80,76	23,15	3,49							6,1
MIB-20m				101,8	55,06	1,85	1:1,48:1,89	38	29,6	
MIB-21m				96,02	26,29	3,65	1:1,52:2,98	5,6	35,7	
MIB-22m				89,06	36,6	2,43	1:1,18:1,87	11,9	63	
MIB-23m				87,98	31,14	2,83	1:1,2:1,57	87	47	
MIB-24m				79,24	32,86	2,41	1:1,41:2,12	44,5	23,1	
MIB-26m				80,71	33,49	2,41	1:1,59:1,87	61,2	39,8	
MIB-28m				90,03	32,44	2,78	1:1,68:2,4	68,7	60,2	
MIB-29m				90,59	33,1	2,74	1:1,5:2,17	84,3	32,5	
MIB-30p	100,89	23,65	4,27							5,3
MIB-31m										
MIB-32p	101,36	25,92	3,91							5,5
MIB-32m				91,9	39,82	2,31	1:1,48:1,73	37	38,7	
MIB-34p	104,31	28,93	3,61							4,5
MIB-35m				84,39	33,13	2,55	1:1,36:2,13	82	17	
MIB-36m				74,37	24,37	3,05	1:1,85:2,79	57,3	29,2	
MIB-37m				75,3	31,95	2,36	1:2,00:2,74	35,5	39	
MIB-38p	98,27	24,79	3,96							5,6
MIB-38m				75,72	28,47	2,66	1:1,43:2,09	38,4	30,20	
MIB-41p	97,25	24,39	3,99							4,5

Tableau 2.- Données morphométriques des empreintes de ptérosaures isolées du bloc I du site de Mibladen (Midelt, Maroc).

MIB-42p	82,92	21,62	3,83							4,9
MIB-43m				100,1	33,53	2,99	1:1,71:2,49	0	72	
MIB-44p	89,13	24,77	3,6							12,5
MIB-45p	93,2	29,74	3,14							4,4
MIB-46m				81,83	37,49	2,18	1:1,62:2,47	29,6	66,4	
MIB-47p	109,19	23,41	4,66							0
MIB-49m				93,86	32,76	2,87	1:1,22:1,88	94,3	34,6	
MIB-50m				96,07	34,82	2,76	1:1,57:2,35	7,2	52	
MIB-52p	108,33	28,05	3,86							0
MIB-54p	70,72	30,34	2,33							9
MIB-56p	112,01	24,67	4,54							5
MIB-57m				97,66	39,77	2,46	1:1,34:2,24	71,6	49,4	
MIB-58p	62,39	20,13	3,1							9,5
MIB-59m				94,59	32,12	2,94	1:1,33:1,87	0	84,4	
MIB-60m				108,1	35,86	3,01	1:1,34:2,67	80,2	46,1	
MIB-61m				91,66	41,9	2,19	1:1,22:1,81	67,9	53,3	
MIB-61p	91,95	23,01	3,99							3,2
MIB-62p	86,62	25,75	3,36							7,7
MIB-63p	84,02	24,3	3,46							4,8
MIB-65p	84,66	24,74	3,42							2,50
MIB-66m				94,79	32,42	2,92	1:1,28:1,83	29	41,8	
MIB-67p	100,04	21,5	4,16							4
MIB-68p	100,97	29,77	3,39							6,6
MIB-69m				96,98	33,96	2,86	1:2,01:3,58?	102,4	27,2	
MIB-70p	95,43	25,19	3,79							5,2
MIB-71m				121,46?	59	2,06	1:1,09:2,19	60	33,4	
MIB-72m				132,9	50,46	2,63		68	54,5	
MIB-73p	84,65	23,97	3,53							8,5
MIB-74m				96,05	40,23	2,39	1:1,7:2,18	38	33	
MIB-75p	107,29	27,33	3,93							3,7
MIB-76p	118,67	24,23	4,9							5,7
MIB-77m				98,4	42,51	2,31			43,3	
MIB-80m				82,25	30,76	2,67	1:1,44:2,16	32,8	51,1	

EMPREINTES DE PTÉROSAURES DANS LE CRÉTACÉE DE MIBLADEN (MIDELT, MAROC)

MIB-81p	103,43	27,35	3,78							5
MIB-83m				105,2	36,36	2,89	1:1,68:2,88	99,3	37,4	
MIB-84m				77,34?	27,53	2,81?				
MIB-85m				105,9	36,36	2,91	1:1,18:2,06	52,5	70,5	
MIB-86m				117,7	53,81	2,19	1:1,44:1,89	71,5	61,5	
MIB-87m				102,3	42,52	2,41				
MIB-88m				96,85	30,47	3,18				
MIB-91p	98,63	23,73?	4,16?							8,5?
MIB-92p	107,16	30,95	3,46							0
MIB-92m				123,6	40,49	3,05	1:1,33:2,28	107	32	
MIB-93m				82,12	31,72	2,59	1:1:1,95	31,5	73,5	
MIB-94m				96,9	43,81	2,21	1:1,71:2,21	46,6	40,2	
MIB-95p	110,12	32,91	3,35							7,8
MIB-96p	161,42	45,99	3,51							8,0
MIB-97p	89,24	24,93	3,58							5,6
MIB-100m				79,03	44,69	1,77	1:1,31:1,66	36,3	75,2	
MIB-101p	109,85	24,01	4,57							0
MIB-102p	127,6	33,31	3,83							0
MIB-103m				106,8	40,92	2,61	1:1,95:2,89	94,7	54,6	
Moyennes	97,20	25,89	3,77	94,21	38,59	2,63	1:1,44:2,19	54,54	45,24	5,03
Les longueurs sont exprimées en millimètres (mm) et les angles en degrés (°).										

faites sur des sédiments plus mous. Les traces des ongles ne sont généralement pas visibles, vraisemblablement en raison de l'érosion du sédiment. Cependant, dans certains cas ont été observées, notamment en avant du doigt I; voir l'empreinte MIB-103 où on peut déduire la trace d'un ongle très courbé (Fig.4).

Il convient de souligner, en tant que fait pertinent, que les empreintes de main sur la piste présentent des tailles variables en raison de l'état du sédiment, particulièrement mou. Cette caractéristique explique la différence de taille observée par rapport aux autres empreintes de main présentes sur le bloc. En effet, dans ce cas précis, la zone où les trois doigts se rejoignent s'enfoncé profondément dans le sédiment, ce qui rend l'empreinte plus courte que celle formée dans sédiment moins mou.

Les empreintes de pied (Tableaux 1, 2 et 3) sont:

- de taille petite à moyenne (longueur moyenne: 9,16 cm dans la piste ; 9,72 cm dans le reste),
- légèrement plus longues que les empreintes de main ($L_p/L_m > 1$; 1,17 dans la piste et 1,03 dans le

	MID-R1-4	MID-R1-5	Moyen
Surface de l'empreinte du pied - R- (cm ²)	24,31	33,53	28,92
Surface de l'empreinte de la main - R- (cm ²)	33,07	38,98	36,03
Surface total (pied+main)- R- (cm ²)	57,38	72,51	64,95
Surface de l'empreinte du pied - Real - (cm ²)	20,35	22,88	21,62
Surface de l'empreinte de la main- Real- (cm ²)	11,95	15,32	13,64
Surface total (pied+main)- Real- (cm ²)	32,3	38,2	35,3
HI (basé sur le pied) - R	0,74	0,86	0,80
HI (basé sur la main) - R	1,36	1,16	1,26
HI (basé sur le pied) - Real	1,70	1,49	1,60
HI (basé sur la main) - Real	0,59	0,67	0,63
% surface du pied - R	42,4	46,2	44,3
% surface de la main - R	57,6	53,8	55,7
% surface du pied - Real	63	59,9	61,5
% surface de la main - Real	37	40,1	38,5

Tableau 3.- Indices d'hétéropodie du site de Mibladen (Midelt, Maroc) calculés à partir des surfaces réelles des empreintes et des mains, et des surfaces obtenues à l'aide de la méthode des empreintes rectangulaires (R).

reste des paires pied-main),

- en forme de U (sous-rectangulaire; Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016),
- beaucoup plus longues que larges ($Lp/Ap > 3$; moyenne de 3,43 dans la piste et 3,77 dans le reste des empreintes),
- avec des bords latéraux parallèles, et montrant les marques terminales des orteils comme des marques ovales.

Les orteils II, III et IV sont de longueur similaire, tandis que le I est le plus court, n'étant pas marqué dans la plupart des cas. Le III est légèrement plus long que les orteils II et IV, qui sont de taille presque égale (Fig. 5). Seules deux empreintes présentent une partie des marques laissées par les phalanges digitales. Le talon est arrondi, profond et de largeur similaire au reste de l'empreinte. Des traces d'ongles possibles ont été trouvées sur deux empreintes de pied devant les extrémités des orteils, cela suggère que ces ongles étaient grands et assez courbés, de sorte que seules leurs extrémités laisseraient des marques tandis que le reste ne touchait pas le sédiment. L'angle de divarication total moyen des orteils est très petit (environ 5° en moyenne).

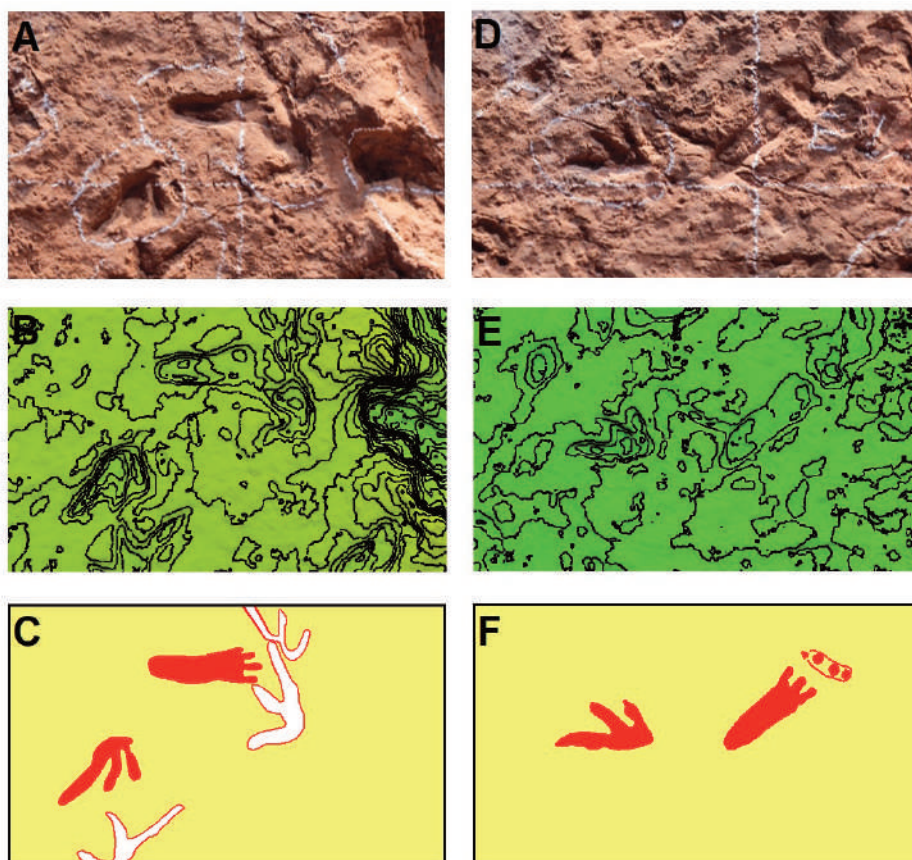


Figure 5.- Empreintes de pieds et de mains typiques de Mibladen. A. Photographie de la paire pied-main MIB-R1-4m-4p. B. Empreintes de main et de pied en fausses couleurs MIB-R1-4m-4p. C. Dessin interprétatif de la paire pied-main MIB-E-1-4m-4p. D. Photographie de la paire pied-main MIB-R1-5m-5p. E. Empreintes de mains et de pieds en fausses couleurs MIB-R1-5m-5p. F. Dessin d'interprétation de la paire pied-main MIB-R1-5m-5p.

4.3. CARACTÉRISTIQUES DE LA PISTE

Une seule piste, longue de 208 cm, a été identifiée, légèrement courbée vers la droite (Fig. 6), dans le sens de la marche. Elle est composée de 6 paires d'empreintes main-pied et elle est large ($AR_{ip} = 9,1$ cm; $AR_{im} = 16,4$ cm; $AR_{ip}/A_p = 3,3$; $PTR = 28,2$; $MTR = 20$; $WAP/L_p = 1,35$) (Tableaux 1 et 3). Les empreintes des pieds pointent vers l'extérieur de la piste (environ $19,6^\circ$), tandis que celles des mains pointent vers la ligne médiane de la piste (environ $20,1^\circ$), ce qui fait que l'angle formé par les axes des pieds et des mains est proche de 40° . La longueur des pas et enjambées moyens des pieds sont relativement élevés ($P = 39,8$ cm; $z = 75$ cm) et les angles de pas sont aussi élevés (environ $138,9^\circ$).

4.4. LES EMPREINTES DE PTÉROSAURES DU BLOC 2 DE MIBLADEN

Les empreintes de ptérosaures dans le bloc 2 à Mibladen sont uniquement de main (3 ichnites). Ses caractéristiques morphométriques sont similaires à celles du bloc 1 (voir Tableau 4).

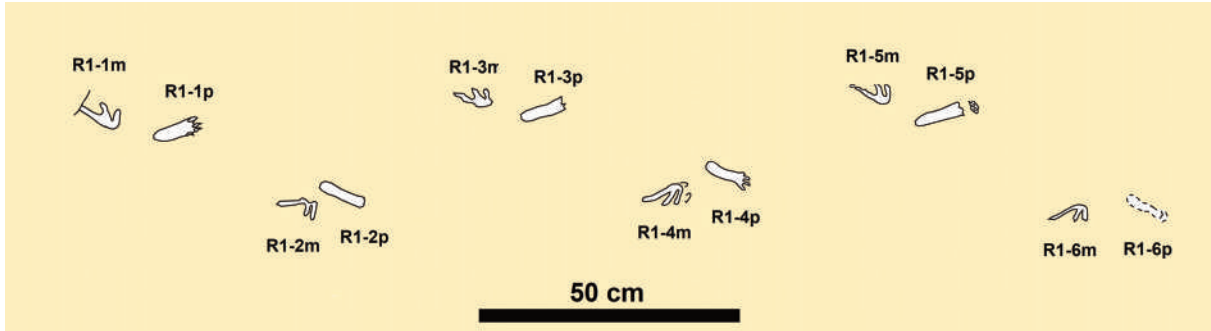


Figure 6.- Piste d'empreintes de ptérosaures du site de Mibladen.

Empreintes	Lm	Am	Lm/Am	LI:LII:LIII	I^II	II^III
MIB-2-1	89,87	43,64	2,06	1:1,55;2,44	44,5	28,9
MIB-2-2	71,45	29,61	2,41	1:1,61:2,38	98,4	18
MIB-2-3	86,88	35,6	2,44	1:1,45:2,03	48,2	45
Moyennes	82,73	36,28	2,29	1:1,54:2,28	63,7	30,6

Les longueurs sont exprimées en millimètres (mm) et les angles en degrés (°).

Tableau 4. Données morphométriques des empreintes de ptérosaures du bloc 2 du site de Mibladen (Midelt, Maroc).

4.5. HÉTÉROPODIE DES EMPREINTES

L'indice d'hétéropodie (HI) entre les empreintes de pieds et de mains correspond au rapport entre leurs surfaces respectives. En générale, la surface du pied est plus grande que celle de la main, c'est à dire que le rapport de la surface du pied à celle de la main est généralement supérieur à 1, tandis que le rapport inverse est inférieur à 1. Dans de nombreux cas, l'hétéropodie peut également être exprimée en pourcentage, en indiquant la part relative de chaque surface. Dans ce cas, la surface du pied représente généralement plus de 50 % de la surface totale, tandis que celle de la main en représente moins de 50 %.

Le principal obstacle dans le calcul de l'indice d'hétéropodie réside dans la méthode de détermination des surfaces des empreintes. En général, ces surfaces sont estimées en multipliant la longueur par la largeur de chaque empreinte, en la considérant comme un rectangle (R) (Lockley *et al.*, 1994). Toutefois, les empreintes de mains et de pieds ne présentent pas une forme strictement rectangulaire, ce qui peut entraîner des erreurs souvent significatives. C'est pourquoi, dès les premières études, des efforts ont été entrepris afin de déterminer ces surfaces de manière plus précise en recourant à d'autres méthodes. Par exemple, Dutuit et Ouazzou (1980) ont proposé de superposer une grille très fine sur chaque empreinte, puis de compter le nombre de carrés contenus dans celle-ci. En connaissant la surface de chaque carré, il est alors possible de calculer l'aire totale des empreintes et la valeur (HI) de sa relation. Aujourd'hui, la surface de chaque empreinte peut être calculée à l'aide de programmes informatiques en délimitant simplement les bords des empreintes. Pour cela, nous avons utilisé le programme ImageJ 1.54g.

Les résultats obtenus (Tableau 3) montrent que, dans les traces de ptérosaures de Mibladen, les chiffres des deux modèles (rectangulaire et réel) diffèrent considérablement. Dans le premier cas, la surface des

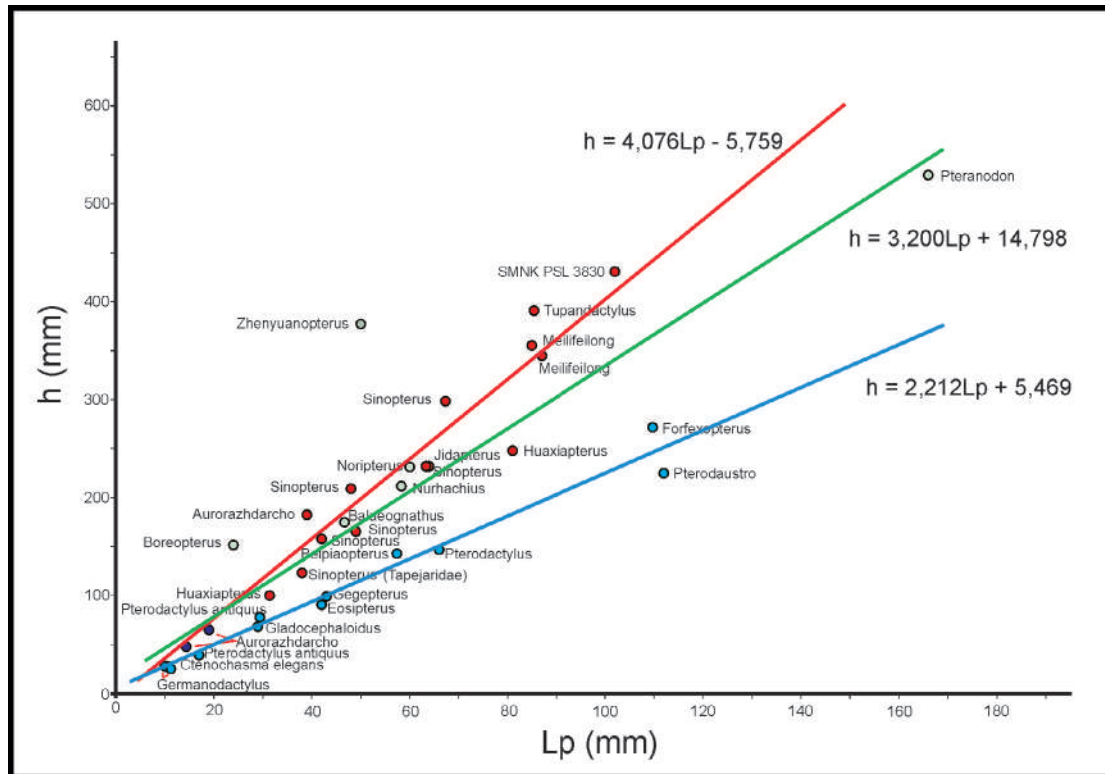


Figure 7.- Représentation graphique de L_p par rapport à h de divers ptérosaures. Modifié à partir de Li *et al.*, (2025).

empreintes de main est plus grande que la surface des empreintes de pied; par conséquent, l'indice HI est inférieur à 1 lorsqu'il est calculé à partir des pieds, et supérieur à 1 lorsqu'il est basé sur les mains. En revanche, avec le modèle de surface réelle, les résultats s'inversent: la surface des pieds est majeure que la surface des mains, et l'indice HI basé sur les pieds est alors supérieur à celui fondé sur les mains.

Si l'on considère les surfaces réelles des mains et des pieds, on constate que les pieds présentent une surface plus grande. Par conséquent, ils devraient s'enfoncer moins profondément dans les sédiments que les mains. Or, le poids supporté habituellement par les pieds est inférieur à celui des mains, ce qui implique que la pression appliquée par les mains sur le sédiment est nettement plus élevée (en raison d'une surface plus réduite combinée à une force majeure) que celle exercée par les pieds, dont la surface est plus grande et la pression appliquée moindre. Cette différence est clairement observable sur le site de Mibladen, où les empreintes de mains sont très profondes, tandis que les empreintes de pieds sont peu marquées (parfois à peine visibles, voire totalement absentes). Cela explique pourquoi le nombre d'empreintes de mains y est supérieur à celui des empreintes de pieds.

4.6. VITESSE DE DÉPLACEMENT

Alexander (1976), en observant la façon dont les mammifères et les oiseaux se déplaçaient, est arrivé à la conclusion que la vitesse à laquelle les dinosaures se déplaçaient pouvait être calculée de manière similaire.

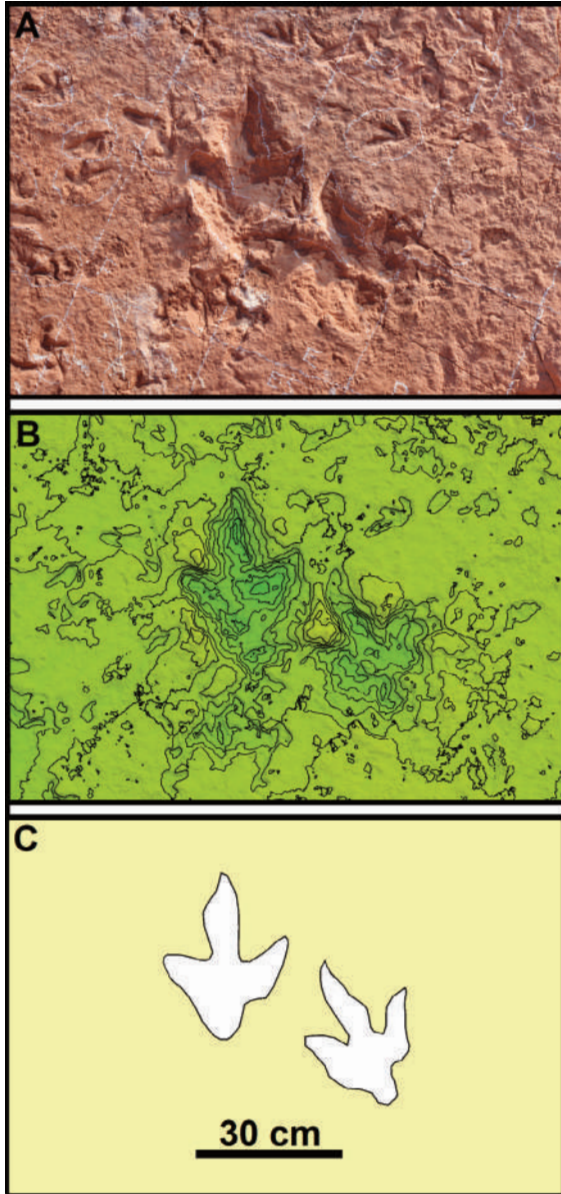


Figure 8.- Empreintes de théropodes du site de Mibladen. A. Photographie des empreintes MIB-105 et MIB-106. B. Empreintes en fausses couleurs MIB-105 et MIB-106. C. Dessin interprétatif des empreintes MIB-105 et MIB-106.

types de mouvements. Lorsque le rapport z/h acquiert une valeur < 2 , on dit qu'ils marchaient, tandis que si $z/h > 2,9$ cela indique qu'ils couraient. Dans les cas intermédiaires ($2 < z/h < 2,9$), on les considère comme au trot. Lorsque nous appliquons cette relation aux traces de ptérosaures de Mibladen, la valeur obtenue est de 2,43 si h est calculé en appliquant l'équation de Li *et al.* (2025), ce qui impliquerait qu'ils

Selon ce chercheur, elle était donnée par : $v = 0,25g^{0,5}z^{1,67}h^{-1,17}$, où g est la constante d'accélération de la gravité, z l'enjambée et h la hauteur acétabulaire. Dans tous les cas, il a considéré que $h = 4Lp$. Cependant, cette relation a changé au fil du temps en fonction des types de dinosaures auxquels elle était appliquée. Ainsi, par exemple, Thulborn (1990) a estimé que pour les grands théropodes, $h = 4,9 Lp$.

Après de nombreuses années d'utilisation de cette équation pour calculer la vitesse de déplacement des dinosaures, elle a récemment été appliquée aux ptérosaures (Li *et al.*, 2025). Ces auteurs ont estimé que la hauteur de l'acétabulum (h) chez les ptérosaures ptérodactyloïdes est donnée par : $h = 3,200Lp + 14,798$ (h et Lp , en mm) (Fig. 7). Dans ce cas, cette relation est très générale et ne prend pas en compte les différents types de ptérosaures. Cependant, si nous regardons le graphique Lp vs. h , nous voyons que h est étroitement lié aux familles de ptérosaures. Par conséquent, si l'on prend en compte les données des ptérosaures du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur, la hauteur acétabulaire serait donnée par $h = 2,212Lp + 5,469$; tandis que si nous choisissons ceux avec des pieds compacts $h = 4,076 - 5,759$.

Dans le cas des empreintes de Mibladen, la valeur de h varie en fonction de l'équation que nous appliquons. En utilisant l'équation de Li *et al.* (2025), la valeur de h que nous obtenons est de 31,1 cm, ce qui implique un déplacement à une vitesse d'environ 6,6 km/h. Dans le cas où l'on utilise l'équation associée aux ptérosaures à pieds compacts, la valeur de h est plus grande (38,4 cm), ce qui favorise un mouvement moins rapide (5,3 km/h).

La hauteur acétabulaire (h) ainsi que l'enjambée (z) ont été utilisées, chez les dinosaures, pour différencier les

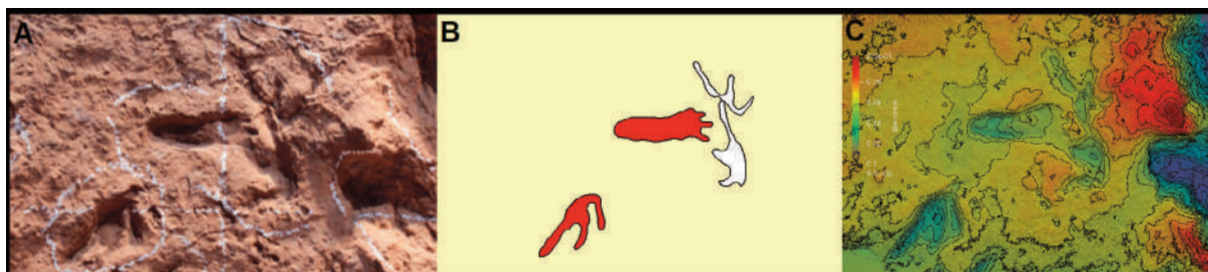


Figure 9.- Empreintes typiques des ptérosaures de Mibladen. A. Photographie de la paire pied-main R1-4m-4p. B. Dessin interprétatif de la paire pied-main R1-4m-4p. C. Paire pied-main R1-4m-4p en fausse couleur.

trottaient. Alors que si on le calculait en tenant compte de ses auteurs possibles, z/h aurait une valeur de 1,95, c'est-à-dire qu'ils se déplaceraient à la marche. Des deux résultats, le deuxième est beaucoup plus logique. Dans ce cas, même s'ils se déplaçaient en marchant, la vitesse n'était pas très petite car les membres étaient relativement longs, et bien que le nombre d'enjambées ne soit pas très élevé, leur plus grande longueur impliquait un déplacement plus rapide. Ces données indiquent que, comme dans le cas des dinosaures, h doit être calculé en utilisant des relations appropriées à chaque famille ou groupe de ptérosaures.

4.7. EMPREINTES DE THÉROPODES DANS LE BLOC 1

En plus des traces de ptérosaures, au moins quatre traces de théropodes de taille moyenne (L_p entre 32 cm et 37 cm) sont visibles dans le bloc 1 (Fig. 4). Elles sont mal marquées et parfois remplacées par d'autres empreintes. Trois d'entre elles semblent appartenir à une piste à voie étroite, tandis que la quatrième est isolée. Ces traces sont tridactyles (Fig. 8), plus longues que larges (L_p/A_p entre 1,42 et 1,55), avec des marques d'orteils pointues. La trace du orteil III est la plus longue, tandis que II est la plus courte. Le III se projette modérément vers l'avant (Te/A entre 0,58 et 0,61). En raison de leur forme et de leurs données morphométriques, ils sont bien apparentés aux ichnogenres tels que *Megalosauripus* et *Jurabrontes*, bien que la mauvaise conservation des empreintes ne permette pas une meilleure comparaison. Des traces de ce type ont été trouvées dans le sud de l'Italie sur le pont qui reliait le Gondwana à la Laurasia au début du Crétacé (*Jurabrontes melphicticus*; Aptien; Antonelli *et al.*, 2023). Les empreintes ont une morphologie et une taille similaires, et les différences peuvent être dues à l'état des sédiments au moment où elles ont été formées. Des empreintes similaires ont été trouvées au Crétacé inférieur d'Algérie dans l'assemblage 5 (Bessedic *et al.*, 2020), qui les incluent dans l'ichnogenres *Megalosauropus* et *Megalosauripus*. Cependant, les traces de théropodes du bloc 1 de Mibladen sont différentes des autres traces de théropodes trouvées dans la zone (Gierlinski *et al.*, 2017; Klein *et al.*, 2025), généralement de plus petite taille, avec une projection plus élevée du troisième orteil vers l'avant (mesaxonie avancée) et avec des orteils latéraux caractéristiques plus fins (considéré comme appartenant à l'ichnogenre *Bressanichnus* par Gierliński *et al.* (2017), un ichnogenre décrit à l'origine par Calvo (1991) du Crétacé moyen d'Argentine et également connu au Brésil et en Italie centrale dans la zone de pont qui reliait Gondwana à Laurasia au Crétacé inférieur (Nicosia *et al.*, 2007).

Empreintes	Longueur relative des doigts	Lp/Ap	Lm/Am	Lp/Lm	I ^{II} :II ^{III} (°)	α (°)	β (°)	AP (°)
<i>Pteraichnus saltwashensis</i>	1:2:3,5	1,95	2,8	0,92	87-50	40	40	110,5
<i>Pteraichnus stokesi</i>	1:1,5:2	2,20	2,06	1,29	30-30	15-30	60	90
<i>Pteraichnus palacieisaenzi</i>	1:2:4	1,29	2,68	1,19	76-56	36-40	32,6	82-137
<i>Pteraichnus vetustior</i>	1;1,6:2,6	1,48	2,60	1,64	40,5-26	36-41	38	--
<i>Pteraichnus parvus</i>	1:1,2:1,7	1,34	2,05	0,73	77,6-67,4	28 (8)	20-34	--
<i>Pteraichnus gracilis</i>	1:1,4:2,8	2,23	2,95	1,02	60-51	24,7	13,7	111,5
<i>Pteraichnus occitanis</i>	1:0,76:1,64	1,8	0,9	0,88	85,8-99,9	28,4	-	119,0
<i>Pteraichnus cadurcii</i>	1:0,93:1,94	2,3	3,5	0,90	118,2-51,4	29,9	-	118,7
<i>Pteraichnus communis</i>	1:0,86:2,19	2,5	3,1	0,89	120,0-45,0	26,8	-	145,0
<i>Pteraichnus dichnopollex</i>	1:1:2,39	2,5	3,3	0,77	129,0-40,0	28,5	-	133,0
<i>Pteraichnus pyrenaicus</i>	1:0,64:1,33	2,6	2,5	0,97	120,0-28,0	28,7	-	105,0
<i>Pteraichnus wuerboensis</i>	1:1,45:2,33	2,75	2,14	1,18	33,5-58,3	14,6	-	-
<i>Pteraichnus isp Wierzbica</i>	1:1,5:2,7	2,65	2,77	-	83-26	22,5	-	-
<i>Pteraichnus isp.Hwasun Seoyuri</i>	1:1:1,85	2,19	2,50	1,31	74,6-44,8	4-25	-	-
<i>Pteraichnus isp Huangyangquam</i>	1:1,6:2,9	2,33	2,37	1,14	58-70	22	32	-
<i>Pteraichnus longipodus</i>	1:1:1,7	1,96	1,89	1,39	57-40	26(80)	-	-
<i>Pteraichnus koreanensis</i>	1:1,2:1,7	2,0	2,2	1	68,5-47,6	30(17)	22	126
<i>Pteraichnus nipponensis</i>	1:1:1,7	1,87	2,28	0,97	83-82	86(33)	-	98-111
<i>Purbeckopus pentadactylus</i>	1:1,2:1,3	1,91	1,65	1,34	22,9-79	35	-	--
<i>Haenamichnus ubangriensis</i>	-	3,33	3,00	1,06	----	10?	18?	---
<i>Pteraichnus dongyangensis</i>	1:1,1:1,8	4,5	1,63	1,38	52-29	7?	--	--
<i>Pteraichnus yanguoxiaensis</i>	1:1,5:2,8	3,5	2,9	1	60-28	6-10	50	133
<i>Pteraichnus junggarensis</i>	1:1,33:1,87	3,11	1,76	1,94	80,93-31,1	13,98	55?	97,2
<i>Pteraichnus isp. Wenxiyuan-(Jimo)</i>	1:1,35:2,3	3,49	2,82	1,03	78,9-36,8	7-10	54	125
<i>Pteraichnus isp. Sinsu-Island</i>	1:1,5:3,3	3,37	3,0	1,15	81-27	0-7	-	-
<i>Pteraichnus isp. Lotus Fortress</i>	1:1,8:3,5	3,00	2,65	0,99	86-34	13	29,5	95-111
<i>Pteraichnus isp. Lago Ezequiel Ramos</i>	1:1,4:1,8	3,33	1,70	1,18	76,5-23,6	5-8	50	-
<i>Pteraichnus isp. El Pelillal</i>	1:1:1,8	2,87	2,03	-	89,4-44,3	11(27)	-	-
<i>Pteraichnus isp. Daegok-ri</i>	1:1,14:2,1	2,3	2,3	0,95	49-51	13	30	-
<i>Pteraichnus isp. Zbaojue</i>	1:1,2:2,3	3,3	2,8	1,20	64-52	12-15	26?	-
<i>Agadirichnus elegans</i>	1:1,5:2,35	2,93	2,01	1,48?	64,5-34,4	7-13,4	--	--
Aff. <i>Agadirichnus</i> isp. Los Cayos A-1	1:1,25:1,91	3,36	2,09	1,08	71,5-37,8	<3	62,3	-

Tableau 5.- Données morphométriques des principales ichnoespèces de ptérosaures.

Aff. <i>Agadirichnus</i> isp. Los Cayos A-2	1:1,11:1,35	4,37	2,27	0,99	95-46,5	11,6	42,5	-
Aff. <i>Agadirichnus</i> isp. Los Cayos B	1:1,39:2,21	3,22	2,52	0,91	105-45	<3	8-45	123
Aff. <i>Agadirichnus</i> isp. Los Cayos C-1	1:1,4:1,91	3,54	2,73	1,04	97,3-37,7	≤ 5	36	-
Aff. <i>Agadirichnus</i> isp. Los Cayos C-2	1:1,31:1,9	3,5	2,55	1,01	102-38	<9	50	-
Aff. <i>Agadirichnus</i> isp. Mibladen	1:1,38:2,19	3,43-3,78	1,97-2,63	1,19-1,03	29,4-35,7	4,18	42	138,9

5. DISCUSSION

Les empreintes de ptérosaures étudiées ici, présentent les caractéristiques typiques des empreintes des ptérosaures ptérodactyloïdes (Lockley *et al.*, 1995), disposées comme celles d'un animal quadrupède, avec des pieds plantigrades dans lesquels on peut voir les marques de quatre orteils, et de mains tridactyles, très asymétriques, situées derrière celles des pieds (Lockley *et al.*, 1995, 2008 ; Billon-Bruyat et Mazin, 2003).

Comme est indiqué dans la description, les empreintes de Mibladen (Fig. 9) se caractérisent par des pieds en forme de U (subrectangulaires, Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016; Pascual-Arribas *et al.*, 2025), beaucoup plus longs que larges (rapport $Lp/Ap > 3$), ce qui rend leurs bords latéraux pratiquement parallèles (Fig. 9). L'angle de divarication total des orteils est très petit (environ 5°). Elles montrent les marques de quatre orteils (bien que dans de nombreux cas le premier n'est pas marqué), de longueur similaire, à l'exception du premier doigt qui est plus court. La partie métatarsienne de l'empreinte est plus longue que la partie digitale, bien qu'il ne soit pas possible de déterminer quantitativement le rapport LMe/LD en raison du mauvais état de conservation des empreintes. Les empreintes de main sont légèrement plus petites que les empreintes de pied ($Lp/Ap = 1,17$); elles sont disposées derrière et à l'extérieur des pieds et leurs axes (pied-main) forment des angles élevés ($\beta \sim 40^\circ$). Les empreintes des pieds et des mains sont larges, avec une largeur plus marquée des mains.

En comparant les caractéristiques des empreintes de Mibladen avec celles des ichnogenres connus, nous constatons qu'elles ne correspondent à aucun d'entre eux, comme nous le démontrons ci-dessous. Elles devraient donc, en principe, être attribuées à un ichnogenre nouveau. Toutefois, cette démarche n'est pas envisageable en l'état, en raison de la faible qualité de conservation des empreintes (grade 1-2 selon la classification de Marchetti *et al.*, 2019).

5.1 COMPARAISON AVEC LES EMPREINTES DE PTÉROSAURES D'ICHOGENRES CONNUS

L'ichnogenre ptérosaure avec le plus grand nombre d'ichnoespèces et d'empreintes étudiées est *Pteraichnus* Stokes 1957 (Tableau 5). Cet ichnogenre est caractérisé, compte tenu de sa diagnose et des amendements qui lui ont été apportés (Stokes, 1957, Lockley *et al.*, 1995 ; Billon-Bruyat et Mazin, 2003, Mazin et Pouech, 2025) par empreintes de pieds de quadrupèdes avec marques de mains dans le même axe ou plus latéralement que les empreintes de pieds. Empreinte de pied précédant l'empreinte de main correspondante. Empreintes de mains aussi profondes que les empreintes de pieds ou plus profondes. Empreinte de main allongée, asymétrique, digitale et tridactyle. Empreinte digitale du doigt I avec

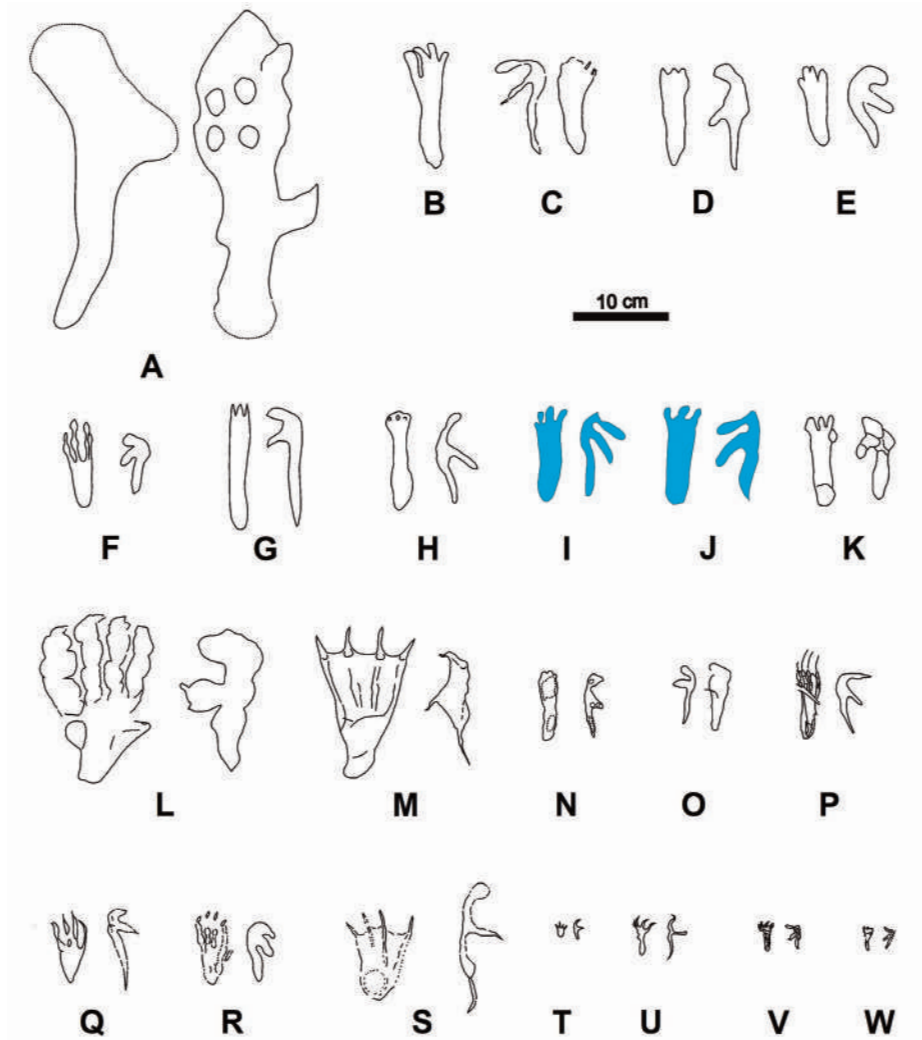


Figure 10.- Comparaison entre les empreintes de ptérosaures de Mibladen (bleu) et les principaux types connus. A. *Haenamichnus ubangriensis*, Formation Uhangri, Crétacé supérieur, Jeollanam, Corée du Sud (Hwang *et al.*, 2002). B. *Pteraichnus* isp. Formation Cerro del Pueblo, Campanien, El Pelillal, Coahuila, Mexique (Rodríguez-de la Rosa, 2003). C. *Pteraichnus* isp. Formation Daegu, Crétacé inférieur, Ulsan, Daegok-ri, Corée du Sud (Ha *et al.*, 2018). D. *P. yangouxiaensis*, Formation Yangouxia, Crétacé inférieur, Gansu, Chine (Peng *et al.*, 2004). E. *Pteraichnus* isp., Formation Río Limay, Crétacé supérieur, Lago Ezequiel Ramos Mexía, Neuquén, Argentine (Calvo et Lockley, 2001). F. *Agadirichnus elegans*, Maastrichtien, Crétacé supérieur, Agadir, Maroc (Masrou *et al.*, 2018). G. *Pteraichnus* isp., Formation Haman, Crétacé inférieur, Isle Sinsu, Corée du Sud (Kim *et al.*, 2006). H. Morfortipo A LCC-1, Grupo Enciso, Barremien-Aptien, La Rioja, Espagne (Pascual-Arribas *et al.*, 2025). I. MIB-4m-4p, Base Formation de Midelt, Barrémien supérieur-Aptien, Mibladen, Maroc (cet article). J. MIB-5m-5p, Base Formation de Midelt, Barrémien supérieur-Aptien, Mibladen, Maroc (cet article). K. *Pteraichnus* isp., Formation Jiaguan, Crétacé inférieur, Qijiang, Chine (Xing *et al.*, 2013). L. *Purbeckopus pentadactylus*, Crétacé inférieur, Dorset, Angleterre (Delair, 1963). M. *P. palaciosaenzi*, Formation Huérteles, Berriasien Soria, Espagne (Pascual-Arribas *et al.*, 2015). N. *Pteraichnus* isp. Formation Qugezhuang, Crétacé inférieur, Wenxiyuan, Shandong, Chine (Xing *et al.*, 2012). O. *Pteraichnus* isp., Formation Feitianshan, Crétacé inférieur, Zhaojue, Sichuan, Chine (Xing *et al.*, 2015). P. *P. dongyangensis*, Formation Jinhua, Crétacé inférieur, Zhejiang, Chine (Chen *et al.*, 2013). Q. *P. saltwashensis*, Formation Morrison, Jurassique supérieur, Arizona, USA (Stokes, 1957). R. *P. stokesi*, Formation Sundance, Jurassique supérieur, Wyoming, USA (Lockley *et al.*, 1995). S. *P. seopensis*, Formation Jinju, Crétacé inférieur, Corée du Sud (Kang, 2015). T. *P. parvus*, Formation Huérteles, Berriasien, Soria, Espagne (Meijide Calvo, 2001). U. *P. nipponensis*, Formation Kitadani, Crétacé inférieur, Fukui, Japon (Lee *et al.*, 2010). V. *P. longispodus*, Formation Huérteles, Berriasien, Soria, Espagne (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2004b). W. *P. koreanensis*, Formation Hasandong, Crétacé inférieur, Hadong, Corée du Sud (Lee *et al.*, 2008). X. *P. occitanis*, Formation Cazals, Tithonien inférieur, Crayssac, France (Mazin et Pouech, 2025).

orientation antérieure ou antérolatérale, souvent avec marque de griffe. Empreinte digitale du doigt II latérale à postéro-latérale, parfois avec une marque de griffe. Empreinte du doigt III postérieurement, exceptionnellement avec marque de griffe. L'empreinte de l'orteil du doigt IV de l'aile se limite à l'empreinte de l'articulation métacarpophalangienne proximale sur le bord interne de l'empreinte de la main, généralement plus large et plus profonde que le talon du pied. Les avant-dernières phalanges sont allongées lorsqu'elles sont visibles. Empreinte de pied allongée, triangulaire, plantigrade, tétradactyle et griffe.

Cette diagnose est très général (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016) et indique des caractéristiques propres à tous les types d'empreintes de ptérosaures (au moins celles considérées comme ptérodactyloïdes) et peu applicables à cet ichnogenre. Par exemple, la plupart des caractéristiques des empreintes de main sont communes à tous les ichnogenres connus, tandis que les caractéristiques des empreintes de pied se réduisent à seulement trois : des empreintes de forme subtriangulaire, plantigrades et avec des marques sur les doigts II et III légèrement plus longues que celles sur les doigts I et IV.

En raison de ce diagnostic trop général, de nombreuses traces y ont été introduites, parfois trop différentes les unes des autres et qui devraient appartenir à d'autres ichnogenres. Nous pensons donc que la classification des empreintes de ptérosaures devrait s'appuyer beaucoup plus sur les empreintes de pieds (plus variables que celles des mains ; Peters, 2011 ; Pascual-Arribas *et al.*, 2025 ; Smyth *et al.*, 2025), leurs relations avec les empreintes de mains et les caractéristiques de leurs pistes. Dans ce cas, la diagnose de l'ichnogenre *Pteraichnus* devrait être modifiée en tenant compte ces variables.

En comparant les empreintes de Mibladen avec celles de *Pteraichnus* (Figs. 10Q, 10R; Tableau 5), nous voyons qu'elles se distinguent par:

- 1) la forme des empreintes (subrectangulaire plutôt que subtriangulaire);
- 2) le rapport Lp/Ap (supérieur à 3, au lieu de moins de 3);
- 3) la taille des orteils (II, III et IV de longueur similaire, l'orteil I plus court, plutôt que les orteils II et III plus grands que les orteils I et IV);
- 4) la forme du talon (arrondi et profond plutôt que subtriangulaire et peu profond);
- 5) les angles de divarication des orteils [très faibles (<10°), comparés aux valeurs moyennes (20°-30°)];
- 6) la disposition relative entre les pieds et les mains [angles élevés entre les axes des pieds et des mains (environ 40°), au lieu d'angles faibles];
- 7) la taille relative des empreintes de mains et de pieds [empreintes de pieds plus longues que les empreintes de mains (Lp/Lm = 1,17), comparées aux empreintes de longueur similaire].

L'autre ichnogenre inclus dans le morphotype I de Smyth *et al.* (2025), *Purbeckopus* (Delair, 1963 ; Wright *et al.*, 1997), est caractérisé par le fait qu'il contient des empreintes d'un animal quadrupède, avec:

- des empreintes de pied subtriangulaires, plus longues que larges (deux fois plus longues que larges), symétriques, plantigrades ;

- des empreintes de mains, tridactyles, asymétriques et allongées. Les traces des orteils sont de taille similaire et légèrement courbées vers l'intérieur (la courbure est plus prononcée dans l'orteil IV). Les orteils II et III sont légèrement plus longs que les orteils I et IV.

Ces empreintes (Fig. 10L ; Tableau 5) présentent des caractéristiques similaires à celles de l'ichnogenre *Pteraichnus*, bien que certaines différences aient été notées. Ainsi, la grande taille des pieds avec coussinets dans les traces des orteils ont été considérées comme facteur de divergence. Cependant, ces caractéristiques sont également observées dans les empreintes de *Pteraichnus palacieisaenzi* (Pascual et Sanz, 2000) (Fig. 10 M) ou dans certaines empreintes de *Pteraichnus* isp. du Jurassique supérieur des Asturies (Espagne ; García-Ramos *et al.*, 2006). Par conséquent, les différences entre les empreintes de *Purbeckopus* et celles de Mibladen sont similaires à celles trouvées avec l'ichnogenre *Pteraichnus*, bien que certaines d'entre elles puissent être nuancées. Dans le cas de *Purbeckopus*, elles ont un faible rapport $Lp/Ap < 2$, ce qui contraste avec le rapport élevé dans les empreintes de Mibladen. En revanche, la taille relative entre les empreintes de pieds et les empreintes de mains chez *Purbeckopus* est très élevée ($Lp/Lm = 1,34$), bien qu'il n'y ait pas de pistes reliant les empreintes de pieds et les empreintes de mains, tandis que chez les empreintes de Mibladen elle est plus petite ($Lp/Lm = 1,17$).

Un troisième ichnogenre, *Haenamichnus*, créé par Hwang *et al.* (2002) comprend deux morphotypes légèrement différents. *Haenamichnus ubangriensis* de Hwang *et al.* (2002) du Crétacé supérieur de Corée (Fig. 10A) se caractérise par des empreintes de pieds très allongées (Tableau 5), avec un talon étroit et une empreinte postérolatérale arrondie du cinquième orteil. Parfois, ils montrent des traces digitales. L'empreinte de la main est tridactyle, parfois tétradactyle, et est généralement située derrière et légèrement à l'extérieur de l'empreinte du pied. Cependant, la préservation de *Haenamichnus ubangriensis* est très mauvaise, elle ne peut donc pas être comparée de manière adéquate aux empreintes de Mibladen. La deuxième ichnoespèce, *Haenamichnus gainensis* décrite par Kim *et al.* (2012) du Crétacé inférieur de Corée est bien conservé et présente un métapodium large et plus en forme de V. Une morphologie très similaire est également présente chez deux spécimens initialement rattachés à *Macropodosaurus* – les empreintes du Crétacé supérieur du Maroc (Masrou *et al.*, 2017a) et de Pologne (Gierliński, 2009), tous deux récemment supposés d'origine azhdarchidé par Gierliński (2025). L'absence d'empreintes de mains associées aux empreintes de pieds a conduit à la croyance qu'elles correspondent à des azhdarchidés à mouvement bipède, ce qui ne se produit pas avec les empreintes de Mibladen.

Malgré les variations de morphologie de la pédale observées chez *Haenamichnus*, la morphologie de la pédale d'*Agadirichnus* (Fig. 10F) semblé plus similaire à *Haenamichnus* qu'à celle d'autres ptérosaures ichnotaxa, comme observé par Masrou *et al.* (2018). Les empreintes de pieds d'*Agadirichnus* sont larges (longueur entre 105 et 115 mm), tétradactyles, allongées et plantigrades, avec des orteils fins (Tableau 5). La forme de l'empreinte est, según Masrou *et al.* (2018), subtriangular, avec un talon arrondi, et les orteils II et III sont plus longs que I et IV. L'empreinte de la main, mal conservée, est asymétrique, allongée et tridactyle, avec les doigts I et II fortement appliqués.

Ces caractéristiques, communes aux deux ichnogenres, ont conduit à leur inclusion dans le morphotype 3 de Smyth *et al.*, (2025), qu'ils relient aux ptérosaures azhdarchoïdes. Selon ces auteurs, les empreintes de ce morphotype sont caractérisées par des empreintes allongées et étroites avec de faibles empreintes

d'orteils, une empreinte de talon subcirculaire profonde et circulaire et des empreintes uniquement de la partie proximale des orteils, bien que parfois les griffes soient imprimées, séparées du reste de l'empreinte.

Comme dans le cas de *Pteraichnus*, les diagnoses de ces ichnogenres ne sont pas très bien établies. Les données sur le morphotype 3 de Smyth *et al.* (2025) sont plus précises. Les empreintes de Mibladen ressemblent à celles de ces deux ichnogenres par (Tableau 5) :

- 1) la forme des pieds, qui est subrectangulaire dans tous les cas, bien que chez *Agadirichnus* il soit indiqué qu'ils sont subtriangulaires ;
- 2) le rapport Lp/Ap est également très élevé (>3) ;
- 3) la forme du talon, qui est circulaire et constitue la partie la plus profonde des empreintes ;
- 4) la divarication totale très faible des orteils ($\leq 5^\circ$) ;
- 5) la disposition relative des empreintes de pieds et de mains, qui dans ces ichnogenres forment entre elles des angles très élevés ($<30^\circ$), bien que dans l'holotype de *Haenamichnus* ce ne soit pas le cas ;
- 6) les empreintes de Mibladen et d'*Agadirichnus* présentent parfois des marques d'ongles séparées du reste des empreintes.

Cependant, les empreintes de Mibladen ont quelques différences par rapport à celles de ces deux ichnogenres. Ainsi,

- 1) la taille relative des orteils est différente (dans les empreintes de Mibladen, les empreintes des orteils III-IV sont subégales et plus grandes que celles de l'orteil I, tandis que dans les deux autres ichnogenres, les orteils II et III sont plus grands que les orteils I et IV ;
- 2) la taille relative des empreintes de pieds et de mains : chez *Agadirichnus*, les empreintes de pieds sont beaucoup plus grandes que les empreintes de mains (Lp/Lm = 1,5), tandis que chez celles de Mibladen, les empreintes de pieds sont légèrement plus longues que les empreintes de mains (1,17). De plus, les empreintes de Mibladen se distinguent de celles de *Haenamichnus ubangriensis* car ces dernières présentent dans l'holotype une empreinte de main située devant le pied et plus proche de la ligne médiane que celle du pied, et non l'inverse, comme cela se produit dans toutes les autres empreintes de ptérosaures. En revanche, il n'y a aucune empreinte de main présentant les caractéristiques de l'holotype dans l'ensemble du site. Dans le cas des empreintes d'*Agadirichnus*, leurs caractéristiques sont différentes de celles des autres ichnogenres mentionnés, nous les considérons donc valables, bien qu'il soit conseillé de modifier leur diagnostic lorsque davantage d'empreintes seront disponibles.

L'ensemble des similitudes et des différences entre les empreintes de Mibladen et celles de ces ichnogenres nous permet de les considérer comme étant similaires à celles d'*Agadirichnus*, mais différentes, c'est pourquoi nous les classons comme aff. *Agadirichnus* isp. Comme dans le cas des empreintes d'*Agadirichnus elegans*, les empreintes de Mibladen peuvent être incluses dans l'ichnofamille des Agadirichnidae (Fig. 11), car elles partagent ses caractéristiques ichnofamiliales: de grandes empreintes (variant de 77 à 170 mm pour *Agadirichnus* et atteignant 340 mm pour *Haenamichnus*), longues et très

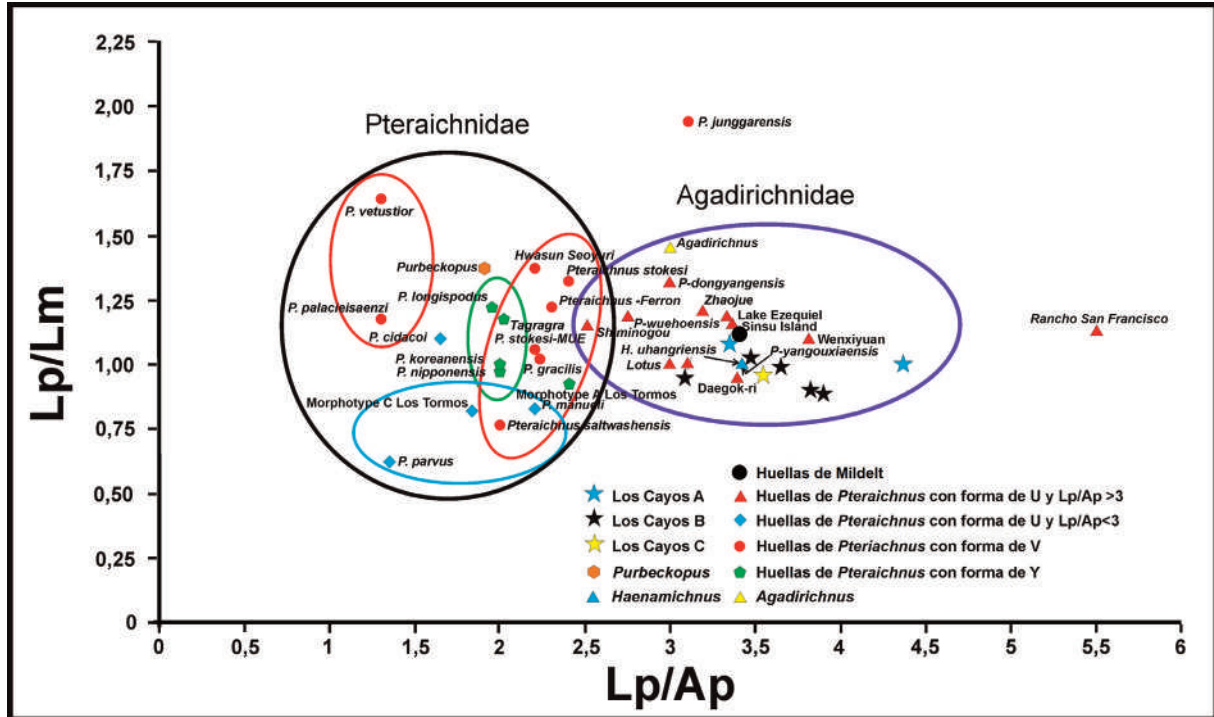


Figure 11.- Diagramme à deux variables de Lp/Ap versus Lp/Lm. Le cercle noir contient les empreintes de pieds de l'ichnofamille Pteraiichnidae, tandis que l'ovale violet contient les empreintes de pieds de l'ichnofamille Agadirichnidae (empreintes de pied de ptérosaures en forme de U et Lp/Ap > 3). Les lignes ovales rouges entourent des empreintes de ptérosaures en forme de V. La ligne ovale bleu contient des empreintes de ptérosaures en forme de U avec Lp/Ap < 3, et l'ovale vert contient des empreintes de ptérosaures en forme de Y. D'après Pascual-Arribas *et al.*, 2025, modifié).

étroites (Lp/Ap élevé) et des empreintes de main massives. Jusqu'à présent, aucune empreinte de ce type n'a été trouvée avant la fin du Crétacé inférieur (Smyth *et al.*, 2025).

5.2. COMPARAISON AVEC D'AUTRES EMPREINTES DES PTÉROSAURES

Il y a des empreintes de ptérosaures différents des ichnogènes précédents, bien que certaines ont été incluses dans les ichnotypes connus (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016) (Tableau 5). Cette circonstance a été observée aussi par Smyth *et al.* (2025) qui ont trouvé des traces de leurs morphotypes 1, 2 et 3 dans l'ichnogène *Pteraiichnus*.

Un cas de ces traces est celui du morphotype 2 de Smyth *et al.* (2025), que ces auteurs attribuent aux dsungariptéridés. Ce morphotype 2 comprend les empreintes de *P. wuerboensis* et *P. junggarensis* (Li *et al.*, 2025 ; He *et al.*, 2013). Dans ces ichnoespèces, la trace du métatarse I est presque égal à la trace du II, cela ne se produit pas dans *Pteraiichnus*, où la trace I est plus longue. Malheureusement, ce nouvel élément de discrimination ne peut pas s'appliquer aux empreintes de Mibladen, car elles ne montrent pas de détails pour déterminer si les marques des métatarsiens I et II sont de la même taille ou non. Cependant, comme elles présentent des nombreuses similitudes avec *Pteraiichnus*, nous considérons le morphotype 2 comme différent des empreintes de Mibladen. En plus, ces empreintes ont le rapport Lp/Ap < 3 et les

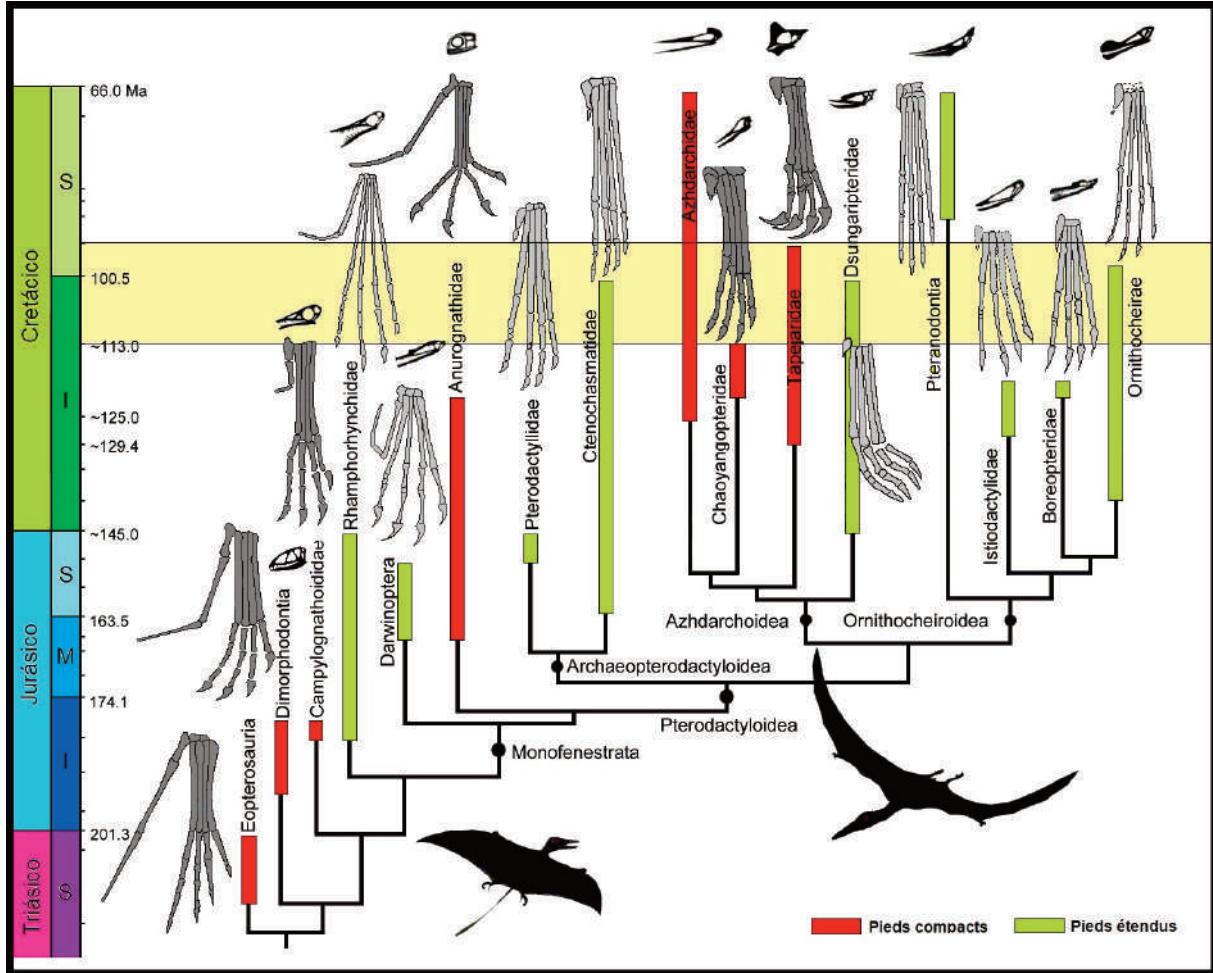


Figure 12.- Répartition temporelle des principaux types de ptérosaures. Modifié à partir de Zhou *et al.* (2022). Colonnes rouges, ptérosaures aux pieds compacts ; colonnes vertes, ptérosaures aux pieds étendus. Bande jaune : position stratigraphique des empreintes de Mibladen.

orteils II et III sont généralement plus longs que les orteils I et IV, tandis que les empreintes de Mibladen sont très étroites et longues ($Lp/Ap > 3$) avec les orteils II-IV subégaux et plus longs que l'orteil I.

Un deuxième groupe d'empreintes de l'ichnogenre *Pteraichnus*, mais qui en diffère, est constitué par les ichnoespèces *Pteraichnus parvus* (Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a), *P. cidaco* (Fuentes Vidarte, 2001), *P. manueli* (Meijide Calvo, 2001) du Berrisien d'Espagne (Fig. 10T) et *Pteraichnus seopoensis* (Kang, 2015) de l'Albien de Corée du Sud (Fig. 10S) (il est très possible que certaines de ces ichnoespèces ne soient pas valides) (Tableau 5). Chez ces ichnoespèces, les empreintes sont subrectangulaires, mais avec un rapport $Lp/Ap < 3$ et même inférieur à 2, et la longueur de la partie métatarsienne est similaire à celle des orteils, ce qui n'est pas le cas chez *Pteraichnus* ou dans les empreintes de Mibladen. En revanche, les empreintes de mains sont plus grandes que les empreintes de pieds, ce qui n'est pas trouvé dans *Pteraichnus* ni dans les empreintes de Mibladen. Nous considérons donc qu'ils pourraient peut-être appartenir à un nouvel ichnogenre.

Un autre ensemble d'empreintes de ptérosaures de l'ichnogène *Pteraichnus*, mais avec des caractéristiques différentes du même genre, est formé par les ichnoespèces *Pteraichnus longispodus* (Espagne ; Fuentes Vidarte *et al.*, 2004b ; Fig. 10V), *P. nipponensis* (Japon; Lee *et al.*, 2010 ; Fig. 10U) et *P. koreanensis* (Corée du Sud ; Lee *et al.*, 2008 ; Fig. 10W), ainsi que *Pteraichnus* isp. du site de Tagragra (Maroc, Masrouer *et al.*, 2018) (Tableau 5). Leurs empreintes sont en forme de Y (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016), avec la marque métatarsienne très longue et étroite et des orteils répartis en éventail. Ces caractéristiques diffèrent à la fois des ichnogènes connus et des empreintes de Mibladen, de sorte qu'elles pourraient également appartenir à un nouvel ichnogène. Il est toutefois possible que certaines d'entre elles soient le résultat d'effets extramorphologiques, nous recommandons donc une étude plus détaillée de ces empreintes.

Un dernier groupe d'empreintes classées comme *Pteraichnus* (*P. yanguoaxiensis*, *P. dongyangensis*, *Pteraichnus* isp. ; Fig. 10P), ont des empreintes en forme de U. On les trouve dans plusieurs sites d'Asie de l'Est [par exemple, l'île de Sinsu (Kim *et al.*, 2006 ; Fig. 10G) ou Daegok-ri (Ha *et al.*, 2018 ; Fig. 10C)], en Corée du Sud ; Yangouixia (Peng *et al.*, 2004 ; Fig. 10D), Wenxiyuan (Xing *et al.*, 2012), Qijiang (Xing *et al.*, 2013 ; Fig. 10K) ou Zhaojue (Xing *et al.*, 2012, 2015), en Chine], Amérique [El Pelillal, (Rodriguez de la Rosa, 2003 ; Fig. 10B), au Mexique ; ou Lago Ezequiel Ramos, (Calvo et Lockley, 2001 ; Fig. 10E), en Argentine], en Europe [Los Cayos (Pascual-Arribas *et al.*, 2025 ; Fig. 10H), Espagne] et en Afrique [Mibladen (Gierlinski *et al.*, 2013 ; Klein *et al.*, 2018, 2023 ; ce travail), Maroc]. Ces gisements sont tous datés du Crétacé. Ils se caractérisent par avoir des empreintes en forme de U, bien qu'elles acquièrent parfois une forme subtriangulaire en raison d'effets extramorphologiques; elles sont beaucoup plus longues que larges ($L_p/A_p > 3$) (Fig. 11; Tableau 5) et présentent généralement des marques des doigts II-IV plus grandes que celles du doigt I. Lorsque les empreintes sont disposées en pistes, les empreintes de main sont fortement dirigées vers la ligne médiane de la piste, de sorte que les angles entre les empreintes de main et les empreintes de pied sont élevés. Toutes ces caractéristiques sont observées dans les empreintes de Mibladen, c'est pourquoi elles constituent les empreintes les plus similaires à celles du site marocain. Nous pensons donc que ces empreintes devraient être incluses dans un nouvel ichnogène, encore à définir. A ce moment, nous n'avons pas des empreintes de qualité.

Loin des caractéristiques des empreintes de Mibladen, les types inclus dans *Rhampbichnus*, un ichnogène créé par Mazin et Pouech (2020), se caractérisent, entre autres, par des empreintes de mains tétradactyles et par la position des empreintes de mains devant les empreintes des pieds [bien que pour Smyth *et al.*, (2005) les empreintes de mains sont pentadactyles et les empreintes des pieds tétradactyles], ce qui rend impossible leur considération comme des empreintes de ptérosaures, étant davantage liées aux empreintes de crocodiles, de lézards ou d'autres reptiles (Wroblewski, 2023).

6. POSSIBLES AUTEURS DES EMPREINTES

En Afrique il y a très peu de gisements ayant livré d'ossements de ptérosaures (Kellner *et al.*, 2007), et la plupart d'entre eux ont des restes désarticulés ou isolés et fragmentaires du Jurassique supérieur (Reck, 1931 ; Unwin et Heinrich, 1999 ; Costa *et al.*, 2015) au Crétacé supérieur (Wellnhofer et Buffetaut, 1999 ;

Pereda-Suberbiola *et al.* ; 2003, Ibrahim *et al.*, 2010 ; Rodrigues *et al.*, 2011 ; Martill et Ibrahim, 2015 ; Jacobs *et al.*, 2019, 2020 ; Smith *et al.*, 2021 ; Longrich *et al.*, 2018). Malgré cette nature généralement inégale et fragmentaire des fossiles des ptérosaures africains, sa diversité considérable a été révélée, en particulier pour le Crétacé supérieur d'Afrique du Nord, et en particulier pour les sites de Kem Kem (Wellnhofer et Buffetaut, 1999 ; Ibrahim *et al.*, 2010 ; Rodrigues *et al.*, 2011 ; Martill et Ibrahim, 2015 ; Smith *et al.*, 2023) et des phosphates (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003; Longrich *et al.*, 2018).

Dans les couches due Kem Kem, situées au sud-est du Maroc, les ptérosaures sont représentés par au moins quatre genres d'ornithocheiroïdes dentés (genres *Anhanguera*, *Coloborhynchus*, *Ornithocheirus*, *Siroccopteryx*) et trois azhdarchoïdes édentés (*Alanqa saharica*, *Aptorhambphus gyrostega*, *Xericeps curvirostris*). Des matériaux fragmentaires mais non diagnostiques avaient été provisoirement attribués aux Tapejaridae (Wellnhofer et Buffetaut, 1999). Cependant, de nouvelles découvertes montrent la présence de Tapejaridae dans le Crétacé d'Afrique du Nord (Martill *et al.*, 2020).

Parmi la diversité des ptérosaures connus, il convient d'identifier ceux dont les caractéristiques anatomiques sont compatibles avec les empreintes découvertes à Mibladen. D'abord, l'origine des empreintes doit être cherché parmi les ptérosaures qui ont des pieds avec des métatarses longs et compacts, nécessaires pour laisser des empreintes aussi étroites avec des angles de divarication faibles (Fig. 12). C'est le cas selon Zhou *et al.* (2022) des ptérosaures des familles Azhdarchidae (Cai et Wei, 1994), Chaoyangopteridae (Wu *et al.* 2017) et Tapejaridae (par exemple, Unwin et Martill 2007). Bien qu'aucun reste osseux n'ait encore été trouvé dans le Barrémien-Aptien supérieur du Maroc, ces taxons sont connus dans l'Albien-Cénomaniens. Ainsi, *Afrotapejara* a été attribué à la famille Tapejaridae (Martill *et al.*, 2020), *Alanqa* est peut-être un Azhdarchidae (Ibrahim *et al.*, 2010), *Aptorhambphus* est un chaoyangopteridé (McPhee *et al.*, 2020), *Akbrarhynchus* (Jacobs *et al.*, 2025) et *Siroccoteryx* (Mader et Kellner, 1999) pourraient être des anhangueridés, et *Leptostomia* (Smith *et al.*, 2021) pourrait être un Azhdarchoidea. Il est possible qu'à l'avenir, des représentants de ces familles de ptérosaures soient trouvés dans le Barrémien-Aptien du Maroc, comme c'est le cas dans d'autres parties du monde. Par conséquent, nous pensons que les ptérosaures de ces familles (superfamille des Azhdarchoidea) pourraient être à l'origine des empreintes de Mibladen, comme dans le cas de celles du site de Los Cayos (bassin de Cameros, Espagne), également d'âge Barrémien-Aptien supérieur.

7. CONCLUSIONS

Les empreintes de ptérosaures de Mibladen se caractérisent par leur taille petite à moyenne (8 à 10 cm), et un pied en forme de U (subrectangulaires).

Leurs caractéristiques morphométriques les distinguent des empreintes attribuées aux ichnogènes *Pteraichnus* et *Purbeckopus*, qui présentent une forme subtriangulaire en V. En revanche, elles montrent des similitudes avec celles des *Haenamichnus ubangriensis* et *Agadirichnus*, notamment par la forme en U des pieds, bien que certaines différences notables subsistent. Ainsi, les empreintes de Mibladen révèlent trois orteils de longueur relativement similaire, accompagnés d'un orteil plus court (orteil I), tandis que

chez *Agadirichnus* et *Haenamichnus* les orteils centraux sont généralement plus longs que les latéraux.

Les empreintes de Mibladen présentent la plus grande ressemblance avec des empreintes d'âge similaire découvertes en Asie de l'Est, précédemment désignées comme *Pteraichnus* isp., et en Europe (Los Cayos, Espagne) bien qu'elles ne correspondent pas véritablement aux critères de cet ichnogenre. Nous considérons que les empreintes de Mibladen appartiennent à un nouvel ichnogenre encore non décrit. Comme *Haenamichnus* et *Agadirichnus*, ce dernier relèverait de l'ichnofamille des Agadirichnidae. En attendant une description formelle, nous proposons de les classer provisoirement comme aff. *Agadirichnus* isp.

L'origine des empreintes doit être recherchée parmi les ptérosaures qui possèdent des pieds dotés de métatarses longs et compacts, nécessaires pour produire des empreintes aussi étroites avec des angles de divarication aussi faibles. C'est le cas des ptérosaures des familles Azhdarchidae (Cai et Wei, 1994), Chaoyangopteridae (Wu *et al.* 2017) et Tapejaridae (e.g., Unwin et Martill 2007), selon Zhou *et al.*, (2022), dont les représentants ont été retrouvés dans les couches du Barrémien-Aptien supérieur de nombreux pays et dans des couches un peu plus récentes du Maroc.

8. REMERCIEMENTS

Nous remercions à X. Pereda Suberbiola et Nathalie Bardet pour ses commentaires et annotations qui ont permis d'améliorer le texte. Nous sommes également reconnaissants à Jesús Herrero Gascón, Ricardo Ochoa Martínez et José Luis Sáinz pour leur collaboration dans le travail sur le terrain.

REFERENCES

- ALEXANDER, R. MCN. (1976). Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261: 129-130. <https://doi.org/10.1038/261129a0>
- AMBROGGI, R. y DE LAPPARENT, A.F. (1954). Les empreintes de pas fossiles du Maestrichtien d'Agadir. *Notes du Service Géologique du Maroc*, 10: 43-46.
- ANTONELLI, M., PETTI, F.M., CONTI, J., SACCO, E., PETRUZZELLI, M., SPALLUTO, L. y WAGENSOMMER, A. (2023). Lower Cretaceous dinosaur footprints from the Molfetta tracksite (Apulia, southern Italy). *Cretaceous Research*, 142: 105388. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105388>
- BARRETT, P.M., BUTLER, R.J., EDWARDS, N.P. y MILNER, A.R. (2008). Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana*, 28: 61-107.
- BELVEDERE, M., JALIL, N.-E., BREDI, A., GATTOLI, G., BOURGET, H., KHALDOUNE, F. y DYKE, G.J. (2013). Vertebrate footprints from the Kem Kem beds (Morocco): A novel ichnological approach to faunal reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 383-384: 52-58. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.04.026>
- BESSEDC, M., MAMMERI, C., BELKEBIR, L. y MAHBOUBI, M. (2020). Les empreintes de pieds tri et tetradactyles de dinosaures (Rhétien-Hettangien à Cénomaniens) de l'Atlas Saharien (Algérie). *Mémoire du service géologique de l'Algérie*, 21: 29-50.

- BILLON-BRUYAT, J.P. y MAZIN, J.M. (2003). The systematic problem of tetrapod ichnotaxa the case study of *Pteraichnus* Stokes, 1957 (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Geological Society Special Publications*, 217: 315-324. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.19>
- BUTLER, R.J., BENSON, R.B.J. y BARRETT, P.M. (2013). Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372: 78-87. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.012>
- CAI, Z.Q. y WEI, F. (1994). On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linbaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 32: 181-194.
- CALVO, J.O. (1991). Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano ?), Picún Leufú, provincia de Neuquén, República Argentina. *Ameghiniana*, 28 : 241-258
- CALVO, J.O. y LOCKLEY, M.G. (2001). The first pterosaur tracks from Gondwana. *Cretaceous Research*, 22(5): 585-590. <https://doi.org/10.1006/cres.2001.0276>
- CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1989). Huellas de dinosaurios de La Rioja. Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y la Virgen del Campo. Inst.Est. Riojanos. *Ciencias de la Tierra*, 12: 1-190.
- CHARRIÈRE, A., ANDREU, B., CISZAK, R., KENNEDY, W.J., ROSSI, A. y VILA, J.M. (1998). La transgression du Cénomanien supérieur dans la Haute Moulouya et le Moyen Atlas méridional, Maroc. *Geobios*, 31(5): 551-569. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(98\)80043-0](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(98)80043-0)
- CHEN, R., LÜ, J., ZHU, Y., AZUMA, Y., ZHENG, W., JIN, X., NODA, Y. y SHIBATA M. (2013). Pterosaur tracks from the early Late Cretaceous of Dongyang City, Zhejiang Province, China. *Geological Bulletin of China*, 32(5): 693-698.
- CISZAK, R., ANDREU, B., CHARRIÈRE, A., ETTACHFINI, E.M. y ROSSI, A. (1999). Le Crétacé antéturonien du Moyen Atlas méridional et de la Haute Moulouya, Maroc: stratigraphie séquentielle et paléoenvironnements. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 170(4): 451-464.
- COSTA, F.R., SAYÃO, J.M. y KELLNER, A.W.A. (2015). New pterosaur material from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), Africa. *Historical Biology*, 27(6): 646-655. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.901314>
- DALLA VECCHIA, F.M. (2013). Triassic pterosaurs. *Geological Society London*, Special Publications 379: 119-155.
- DELAIR, J.B. (1963). Notes on Purbeck fossil footprints, with descriptions of two hitherto unknown forms from Dorset. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society*, 84: 92-100.
- DÍAZ-MARTÍNEZ, I., HEREDIA, A.M., GONZÁLEZ, S.N., CANALE, N., DE VALAIS, S., CÓNSOLE-GONELLA, C.A., MONTES, R.M., CARATELLI, M., URZAGASTI-TORRES, S., FISCHER, G., LEUCONA, A., PANICERES, P., SALGADO, L. y CITTON, P. (2022). Pterosaur Tracks from the Upper Cretaceous Anacleto Formation (Neuquén Basin), Northern Patagonia, Argentina: Insights into Campanian Pterosaur Diversity in Gondwana. *Diversity*, 14: 1007. <https://doi.org/10.3390/d14111007>
- DUTUIT, J.-M. y OUAZZOU, A. (1980). Découverte d'une piste de Dinosaur saurope de sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas marocain). *Mémoires de la Société Géologique de France*, (N.S.) 139: 95-102.
- FUENTES VIDARTE, C. (2001). A new species of *Pteraichnus* for the Spanish Lower Cretaceous: *Pteraichnus cidacoi*. Two hundred years of Pterosaurs, Toulouse, 2001. *Strata*, 11: 44-46.
- FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, M. y MEIJIDE FUENTES, F. (2004a). Huellas de Pterosaurios en la Sierra de Oncala (Soria, España). Nuevas Ichnospecies: *Pteraichnus vetustior*, *Pteraichnus parvus*, *Pteraichnus manueli*. *Celtiberia*, 98: 471-490.
- FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, F. y MEIJIDE FUENTES, M. (2004b). *Pteraichnus longipodus* nov. icnosp. En la Sierra de Oncala (Soria, España). *Studia Geologica Salmanticensia*, 40: 103-114.

- GARCÍA-RAMOS, J.C., PIÑUELA, L. y LIRES, J. (2006). *Atlas del Jurásico de Asturias*. Ediciones Nobel. 228 p.
- GIERLIŃSKI, G. D. (2009). A preliminary report on new dinosaur tracks in the Triassic, Jurassic and Cretaceous of Poland. *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno Salas de los Infantes*, Burgos: 75-90.
- GIERLIŃSKI, G.D. (2025). Azhdarchid pterosaur tracks from the Upper Cretaceous of Poland and Morocco. *Palaeo Vertebrata, Special Volume*, 1-2025: 139.
- GIERLIŃSKI, G.D., ADACH, L. y LOCKLEY, M.G. (2013). First report of Jurassic pterosaur tracks from Africa. *Paleontology*, Program and Abstracts, 2013: 133.
- GIERLIŃSKI, G.D., KLEIN, H., LAGNAOUI, A., SABER, H., OUKASSOU, M. CHARRIÈRE, A. and ADACH, L.A. (2017). Mid-Cretaceous dinosaur track assemblage from the High Moulouya region of Morocco. *Abstract Book, Utah Friends of Paleontology Symposium and Annual Meeting, April 28-30th 2017*: 15-17.
- HA, S., KIM, K.S., LIM, H.S., LOCKLEY, M.G., YOO, J.S. y LIM, J.D. (2022). Diminutive pterosaur tracks and trackways (*Pteraichnus gracilis* ichnosp. nov.) from the Lower Cretaceous Jinju Formation, Gyeongsang Basin, Korea. *Cretaceous Research*, 131: 105080. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105080>
- HADDOUMI, H., CHARRIÈRE, A., FEIST, M., BAIDDER, L., FERRIÈRE, J., KARIM, M., ETTACHFINI, E-M., MAMOUN, S-M., CHENNOUF, R., RACHDI, A., ADARDOR, S., (2019). A Barremian-? Aptian Tethyan precursor of the Cretaceous marine flooding of Morocco: Evidence from the red bed series within the 'Marginal Folds' of the eastern High Atlas. *Cretaceous Research*, 95: 37-60. doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.023
- HADDOUMI, H., GUINOT, G., CHENNOUF, R., AMAKRANE, J., VIANEY-LIAUD, M., ROSSI, A., MAMOUN, S. M., TABUCE, R., CHARRIÈRE A. (2024). New fossiliferous sites from the mid-Cretaceous Tendrara dome (High Plateaus, Morocco): biostratigraphical, paleoenvironmental and paleogeographical implications. *Cretaceous Research*, 161: 1-27, 105908. doi.org/10.1016/j.cretres.2024.105908
- HE, Q., XING, L., ZHANG, J., LOCKLEY, M.G., KLEIN, H., PERSONS IV, W.S., QI, L. y JIA, C. (2013). New Early Cretaceous Pterosaur-Bird Track Assemblage from Xinjiang, China: Palaeoethology and Palaeoenvironment. *Acta Geologica Sinica*, 87(6): 1477-1485. <https://doi.org/10.1111/1755-6724.12151>
- HWANG, K.G., HUH, M., LOCKLEY, M.G., UNWIN, D.M. y WRIGHT, J.L. (2002). New pterosaur tracks (Pteraidnidae) from the Late Cretaceous Uhangri Formation, southwestern Korea. *Geological Magazine*, 139: 421-435. <https://doi.org/10.1017/S0016756802006647>
- IBRAHIM, N., UNWIN, D.M., MARTILL, D. M., BAIDDER, L. y ZOUHRI, S. (2010). A New Pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco. *PLoS ONE*, 5(5): e10875. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010875>
- JACOBS, M. L., MARTILL D.M., IBRAHIM, N. y LONGRICH, N. (2019). A new species of *Coloborhynchus* (Pterosauria, Ornithocheiridae) from the mid-Cretaceous of North Africa. *Cretaceous Research*, 95: 77-88. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.018>
- JACOBS, M.L., MARTILL, D.M., UNWIN, D.M., IBRAHIM, N., ZOUHRI, S. y LONGRICH, N. (2020). New toothed pterosaurs (Pterosauria: Ornithocheiridae) from the middle Cretaceous Kem Kem beds of Morocco and implications for pterosaur palaeobiogeography and diversity. *Cretaceous Research*, 110: e104413. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104413>
- JACOBS, M. L., SMITH, R. E., y ZOUHRI, S. (2025). A new ornithocheirid pterosaur (Pterosauria: Ornithocheiridae) from the mid-Cretaceous Ifezouane Formation, Kem Kem Group of Morocco. *Cretaceous Research*, 166, Article 106015. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106015>

- JUNG, J., HUH, M., UNWIN, D.M., SMYTH, R.S.H., HWANG, K-G., KIM, H-J., CHOI, B-D. y XING, L. (2022). Evidence for a mixed-age group in a pterosaur footprint assemblage from the early Upper Cretaceous of Korea. *Sci Rep* 12: 10707. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14966-5>
- KANG, S.H. (2015). *Paleoecology and vertebrate tracks from the Cretaceous Jinju Formation of Seopo-myeon, Sacheon City, Gyeongnam, Korea*. Unpublished M.S.thesis, Chinju National University of Education, 50 p. (in Korean).
- KELLNER, A.W.A., MELLO, A.M.S. y FORD, T. (2007). A survey of pterosaurs from Africa with the description of a new specimen from Morocco. In: *Paleontologia: Cenários de Vida*, 2007: 257-267.
- KIM, J.Y., KIM, S.H., KIM, K.S. y LOCKLEY, M.G. (2006). The oldest record of webbed bird and pterosaur tracks from South Korea (Cretaceous Haman Formation, Changseon and Sinsu Islands): More evidence of high avian diversity in East Asia. *Cretaceous Research*, 27(1): 56-69. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2005.10.005>
- KIM, J.Y., LOCKLEY, M.G., KIM, K.S., SEO, S.J. & LIM, J.D. (2012). Enigmatic giant pterosaur tracks and associated ichnofauna from the Cretaceous of Korea: implication for the bipedal locomotion of pterosaurs. *Ichnos*, 19: 50–65. <https://doi.org/10.1080/10420940.2011.625779>.
- KLEIN, H., GIERLIŃSKI, G.D., OUKASSOU, M., SABER, H., LALLENSACK, J.N., LAGNAOUI, A., HMINNA, A., y CHARRIÈRE, A. (2023). Theropod and ornithischian dinosaur track assemblages from Middle to ?Late Jurassic deposits of the Central High Atlas, Morocco, *Historical Biology*, <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2042808>
- KLEIN, H., GIERLIŃSKI, G.D., SABER, H., OUKASSOU, M., LALLENSACK, J.N., AMZIL, M., ZAFATY, O. & CHARRIÈRE, A. (2025). Mibladen – an important mid-Cretaceous footprint locality in a mineral mine of the High Moulouya region, Central Morocco – palaeoecological implications. *Palaeo Vertebrata, Special Volume*, 1-2025: 171-172.
- KLEIN, H., LAGNAOUI, A., GIERLIŃSKI, G.D., SABER, H., LALLENSACK, J.N., OUKASSOU, M. y CHARRIÈRE, A. (2018). Crocodylomorph, turtle and mammal tracks in dinosaur-dominated Middle-?Upper Jurassic and mid-Cretaceous ichnoassemblages of Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 498, 39-52. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.028>
- KNOLL, F. (2005). The tetrapod fauna of the upper Elliot and Clarens Formations in the main Karoo Basin (South Africa and Lesotho). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 176: 81–91.
- LEE, Y.N., AZUMA Y., LEE, H.J., SHIBATA, M. y LÜ, J.C. (2010). The first pterosaur trackways from Japan. *Cretaceous Research*, 31(2): 263-273. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2009.11.001>
- LEE, Y.N., LEE, H.J., LÜ, J. y KOBAYASHI, Y. (2008). New pterosaur tracks from the Hasandong Formation (Lower Cretaceous) of Hadong County, South Korea. *Cretaceous Research*, 29: 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2007.05.004>
- LI, Y., WANG, X., JIANG, S. y SONG, J. (2025). First deciphering of large pterosaur footprints and their trackmaker in the Junggar Basin, China, *Cretaceous Research*, 167: <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106036>
- LOCKLEY, M.G., FARLOW, J.O. y MEYER, C.A. (1994). *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia*, 10: 133-145.
- LOCKLEY, M.G., HARRIS, J.D. y MITCHELL, L. (2008). A global overview of pterosaur ichnology: tracksite distribution in space and time. *Zitteliana B*, 28: 185-198.
- LOCKLEY, M.G., LOGUE, T.J., MORATALLA, J.J., HUNT, A.P., SCHULTZ, R.J. y ROBINSON, J.W. (1995). The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodylian: implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 4(1): 7-20. <https://doi.org/10.1080/10420949509380110>

- LONGRICH, N.R., MARTILL, D.M. y ANDRES, B. (2018). Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLOS Biology* 16(4): e1002627. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002627>
- MADER, B.J. y KELLNER, A.W.A. (1999). A new anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia* 45: 1-11.
- MARCHETTI, L., BELVEDERE, M., VOIGT, S., KLEIN, H., CASTANERA, D., DÍAZ-MARTÍNEZ, I., MARTY, D., XING, L., FEOLA, S., MELCHOR, R. N. y 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-Sciences Review*, 193: 109-145. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.04.008>
- MARTILL, D.M. e IBRAHIM, N. (2015). An unusual modification of the jaws in cf. Alanqa, a mid-Cretaceous azhdarchid pterosaur from the Kem Kem beds of Morocco. *Cretaceous Research*, 53: 59-67. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.11.001>
- MARTILL, D.M., SMITH, R., UNWIN, D.M., KAO, A., MCPHEE, J. y IBRAHIM, N. (2020). A new tapejarid (Pterosauria, Azhdarchoidea) from the mid-Cretaceous Kem Kem beds of Takmout, southern Morocco. *Cretaceous Research*, 112: Article 104424. Bibcode:2020CrRes.11204424M. doi:10.1016/j.cretres.2020.104424. S2CID 216303122. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104424>
- MARTÍNEZ, R.N., ANDRES, B., APALDETTI, C. y CERDA, I.A. (2022). The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. *Paper Palaeontology*, 8: e1424.
- MARTY, D. (2008). *Sedimentology, taphonomy, and ichnology of Late Jurassic dinosaur tracks from the Jura carbonate platform (Chevenez—Combe Ronde tracksite, NW Switzerland): insights into the tidal-flat palaeoenvironment and dinosaur diversity, locomotion, and palaeoecology*. Tesis doctoral. Département de Géosciences – Sciences de la Terre Université de Fribourg (Suisse).
- MARTY, D., BELVEDERE, M., MEYER, C.A., MIETTO, P., PARATTE, G., LOVIS, C. y THÜRING, B. (2010). Comparative analysis of Late Jurassic sauropod trackways from the Jura Mountains (NW Switzerland) and the central High Atlas Mountains (Morocco): implications for sauropod ichnotaxonomy. *Historical Biology*, 22: 1, 109 - 133, First published on: 19 April 2010 (iFirst) <https://doi.org/10.1080/08912960903503345>
- MASROUR, M., LKEBIR, N. & PEREZ-LORENTE, F. (2017a). Anza palaeoichnological site. Late Cretaceous. Morocco, Part II. Problems of large dinosaur trackways and the first African Macropodosaurus trackway. *Journal of African Earth Sciences*, 134, 776–793, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2017.04.019>
- MASROUR, M., MARC DE DUCLA, BILLON-BRUYAT, J.P. y MAZIN, J.M. (2018). Rediscovery of the Tagragra Tracksite (Maastrichtian, Agadir, Morocco): *Agadirichnus elegans* Ambroggi and Lapparent 1954 is Pterosaurian Ichnotaxon, *Ichnos*, 25(4): 285-294, <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1386661>
- MASROUR, M., PASCUAL-ARRIBAS, C., DE DUCLA, M., HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. y PÉREZ-LORENTE, F. (2017b). Anza palaeoichnological site. Late Cretaceous. Morocco. Part I. The first African pterosaur trackway (manus only). *Journal African Earth Science*, 134: 766-775. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2017.07.004>
- MAZIN, J. M.; BILLON-BRUYAT, J. P.; HANTZPERGUE, P. y LAFAURIE, G. (2003). Ichnological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs; trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). In: Evolution and palaeobiology of pterosaurs. *Geological Society Special Publications*, 217: 283-296. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.17>
- MAZIN J.M. et POUÉCH J. (2020). The first non-pterodactyloid pterosaurian trackways and the terrestrial ability of non-pterodactyloid pterosaurs, *Geobios*, 58: 39-53. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.12.002>

- MAZIN, J.M. et POUÉCH, J. (2025). Diversity of the pterodactyloid ichnites of Crayssac (Lower Tithonian, Late Jurassic, southwestern France), *Geobios*, 91: 61-79. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2024.12.002>
- MCPHEE, J., IBRAHIM, N., KAO, A., UNWIN, D.M., SMITH, R. y MARTILL, D.M. (2020). A new ?chaoyangopterid (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Cretaceous Kem Kem beds of Southern Morocco. *Cretaceous Research*. 110: Article 104410. Bibcode:2020CrRes.11004410M. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104410>
- MEIJIDE CALVO, M. (2001). Pterosaur trace in Oncala Berriasian (Soria, Spain) new ichnospecies: *Pteraichnus manueli*. *Strata*, 11: 72-74.
- NICOSIA, U., PETTI, F.M., PERUGINI, G., D'ORAZI PORCHETTI, S., SACCHI, E., CONTI, M.A. MARIOTTI, N. and ZARATTINI A. (2007). Dinosaur tracks as paleogeographic constraints: new scenarios for the Cretaceous geography of the Periadriatic region. *Ichnos*, 14: 69-90. <https://doi.org/10.1080/10420940601006859>
- OUSSOU, A., FALKINGHAM, PL., BUTLER, R.J., BOUMIR, K., OUARHACHE, D., ECH-CHARAY, K., CHARRIÈRE, A., MAIDMENT, S.C.R. (2023). New Middle to ?Late Jurassic dinosaur tracksites in the Central High Atlas Mountains, Morocco. *R. Soc. Open Sci.* 10: 231091. <https://doi.org/10.1098/rsos.231091>
- PADIAN, K. (1984). The origin of pterosaurs. In: *Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems*, vol. 3, p. 163-168.
- PASCUAL, C. y SANZ, E. (2000). Huellas de pterosaurios en el grupo Oncala (Soria, España). *Pteraichnus palacieisaenzi*, nov. icnosp. *Estudios Geológicos*, 56: 73-100. <https://doi.org/10.3989/egeol.00561-2157>
- PASCUAL-ARRIBAS, C., CANUDO, J.I., SANZ PÉREZ, E., HERNÁNDEZ-MEDRANO, N., CASTANERA, D. y BARCO, J.L. (2015). On the validity of *Pteraichnus palacieisaenzi*, Pascual Arribas and San Pérez 2000: new data from the Huérteles Formation. *Paläontologische Zeitschrift*, 89: 459-483. <https://doi.org/10.1007/s12542-014-0229-1>
- PASCUAL-ARRIBAS, C. y HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. (2016). Huellas de *Pteraichnus* en La Muela (Soria, España): Consideraciones sobre el icnogénero y sobre la diversidad de huellas de pterosaurios en la Cuenca de Cameros. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 29(2): 89-105.
- PASCUAL-ARRIBAS, C., JUNG, J., MASROUR, M., HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. y PÉREZ-LORENTE, F. (2025). Huellas de pterosaurio en el Grupo Enciso de la Cuenca de Cameros (España), *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 38(1): 3-24. <https://doi.org/10.55407/rsge.113204>
- PENG, B.X., DU, Y.S., LI, D.Q., BAI, Z.C., 2004. The first discovery of the Early Cretaceous pterosaur track and its significance in Yanguoxia, Yongjing County, Gansu Province. *Earth Science: Journal of China University of Geosciences*, 29: 21- 24.
- PENTLAND, A.H. y POROPAT, S.F. (2023). A review of the Jurassic and Cretaceous Gondwanan pterosaur record. *Gondwana Research*, 119, 341-383. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2023.03.005>
- PEREDA-SUBERBIOLA, X., BARDET, N., JOUVE, S., IAROCHÈNE, M., BOUYA, B. y AMAGHZAZ, M. (2003). A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. In: Buffetaut E, Mazin J-M (Eds) *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London Special Publications, London, 80-90. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.08>
- PETERS, D. (2011). A Catalog of Pterosaur Pedes for Trackmaker Identification. *Ichnos*, 18: 114-141. <https://doi.org/10.1080/10420940.2011.573605>
- RECK, H. (1931). Die deutschostafrikanischen Flugsaurier. - Centralblatt für Mineralogie, *Geologie und Paläontologie*, 7: 321-336.
- RODRIGUES, T., KELLNER, A.W.A., MADER, B.J. y RUSSELL, D.A. (2011). New pterosaur specimens from the Kem Kem beds (Upper Cretaceous, Cenomanian) of Morocco. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 117: 149-160.

- RODRÍGUEZ-DE LA ROSA, R.A. (2003). Pterosaur tracks from the Latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. (Eds.), *Evolution and Palaeobiology of pterosaurs. Geological Society, London, Special Publications*, 217: 275-282. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.16>
- ROMANO, M., WHYTE, M.A. y JACKSON, S.J. (2007). Trackway Ratio: A New Look at Trackway Gauge in the Analysis of Quadrupedal Dinosaur Trackways and its Implications for Ichnotaxonomy. *Ichnos*, 14(3-4). 257-270. <https://doi.org/10.1080/10420940601050014>
- SMITH, R.E., IBRAHIM, N., LONGRICH, N., UNWIN, D.M., JACOBS, M.L., WILLIAMS, C.J., ZOUHRI, S. y MARTILL, D.M. (2023). The pterosaurs of the Cretaceous Kem Kem Group of Morocco. *PalZ*, 97: 519-568. <https://doi.org/10.1007/s12542-022-00642-6>
- SMITH, R.E., MARTILL, D.M., KAO, A., ZOUHRI, S. y LONGRICH, N. (2021). A long-billed, possible probe-feeding pterosaur (Pterodactyloidea? Azhdarchoidea) from the mid-Cretaceous of Morocco, North Africa. *Cretaceous Research*, 118, 104643, <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104643>
- SMYTH, R.S.H., BREITHAUPT, B.H., BUTLER, R.J., FALKINGHAM, P.L., y UNWIN, D.M. (2025). Identifying pterosaur trackmakers provides critical insights into mid-Mesozoic ground invasion. *Current Biology*, 35: 2337-2353. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.04.017>
- STOKES, W.L. (1957). Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *Journal of Paleontology*, 31: 952-954.
- STRICKSON, E.C. (2022). Heteropody index: A square peg in a round hole? *Palaios*, 37(2): 44-51. <https://doi.org/10.2110/palo.2021.032>
- THULBORN T. (1990). *Dinosaur tracks*. London: Chapman & Hall. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-0409-5>
- UNWIN, D.M. y HEINRICH, W. (1999). On a Pterosaur Jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Fossil Record*, 2: 121-134. <https://doi.org/10.1002/mmng.1999.4860020109>
- UNWIN, D.M. y MARTILL, D.M. (2007). Pterosaurs of the Crato Formation. En: Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F. (Eds.), *The Crato Fossil Beds of Brazil Window into an Ancient World*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 475-524. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511535512.018>
- UPCHURCH, P., ANDRES, B., BUTLE, R.J. y BARRETT, P.M. (2015). An analysis of pterosaurian biogeography: implications for the evolutionary history and fossil record quality of the first flying vertebrates. *Historical Biology*, 27(6): 97-117. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.939077>
- VAN DIJK, D.E. (1978). Trackways in the Stormberg. *Palaeontologia Africana* 21: 113-120.
- WELLNHOFER, P. y BUFFETAUT, E. (1999). Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift*, 73(1-2): 133-142. Bibcode:1999PalZ...73..133W. <https://doi.org/10.1007/BF02987987>
- WHYTE, M.A. y ROMANO, M. (2014). First record of the pterosaur footprint *Pteraichnus* from the Saltwick Formation (Aalenian) of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 60(1): 19-27. doi: <https://doi.org/10.1144/pygs2014-338>
- WITTON, M.P. (2013). *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy*. Princeton University Press, p. 291. <https://doi.org/10.1515/9781400847655>
- WRIGHT, J.L., UNWIN, D.M., LOCKLEYL, M.G. y RAINFORTH, E.C. (1997). Pterosaur tracks from the Purbeck Limestone Formation of Dorset, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 108(1): 39-48. [https://doi.org/10.1016/S0016-7878\(97\)80004-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7878(97)80004-1)
- WROBLEWSKI, A.F.J. (2023). The makers of *Rhamphichnus* ispp. reinterpreted as lepidosaurian and crocodylian, not pterosaurian. *Geobios*, 77: 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2022.12.001>

- WU, W.H., ZHOU, C.-F. y ANDRES, B. (2017). The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. *PLoS ONE*, 12: e0185486. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185486>
- XING, L.D., HARRIS, J.D., GIERLINSKI, G.D., GINGRAS, M.K., DIVAY, J.D., TANG, Y.G. y CURRIE, P.J. (2012). Early Cretaceous pterosaur tracks from a “buried” dinosaur tracksite in Shandong Province, China. *Palaeoworld*, 21(1): 50-58. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2012.02.004>
- XING, L.D., LOCKLEY, M.G., MARTY, D., PIÑUELA, L., KLEIN, H., ZHANG, J.P. y PERSONS, W.S. (2015). Redescription of the partially collapsed Early Cretaceous Zhaojue dinosaur tracksite (Sichuan Province, China) by using previously registered video coverage. *Cretaceous Research*, 52(4): 138-152. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.09.010>
- XING, L.D., LOCKLEY, M.G., PIÑUELA, L., ZHANG, J.P., KLEIN, H., LI, D. y WANG, F. (2013). Pterosaur trackways from the Lower Cretaceous Jiaguan Formation (Barremian- Albian) of Qijiang, Southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392(28-33): 177-185. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.003>
- ZHOU, C.F., ZHU, Z. y CHEN, J. (2022). First pterosaur from the Early Cretaceous Huajiying Formation of the Jehol Biota, northern Hebei Province, China: insights on the pedal diversity of Pterodactyloidea, *Historical Biology*, 35(7): 1129-1135. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2079085>