

Les loups gris dans un contexte anthropique sur une petite île de la Scandinavie préhistorique

PNAS

RESEARCH ARTICLE

GENETICS

 OPEN ACCESS



Gray wolves in an anthropogenic context on a small island in prehistoric Scandinavia

Linus Girdland-Flink^{a,b,1,2} , Anders Bergström^{c,d,1,2}, Jan Storå^e, Erik Ersmark^f, Jan Apel^g , Maja Krzewińska^{a,f} , Love Dalén^{g,h} , Anders Götherström^{a,f}, and Pontus Skoglund^{d,2} 

Affiliations are included on p. 4.

Edited by Elaine Ostrander, National Human Genome Research Institute, Bethesda, MD; received December 2, 2024; accepted July 23, 2025

Résumé

Les chiens ont été domestiqués au moins une fois à partir d'une population de loups non encore identifiée, il y a environ 15 000 ans. **Cependant**, la manière dont cette domestication s'est déroulée fait encore l'objet d'un débat, et la capacité des groupes humains à gérer les loups au sein de leurs communautés durant les premières phases de la domestication reste mal comprise. Nous présentons ici des données multiproxy issues de deux canidés mis au jour dans des contextes datant du **Néolithique tardif et de l'âge du bronze**, dans la grotte de Stora Förvar, sur l'île de Stora Karlsö, en **mer Baltique**. Cette île est petite (2,5 km²) et, à l'instar de l'île voisine de Gotland, elle n'abrite aucune population endémique de mammifères terrestres. **Au contraire**, le consensus actuel est que l'introduction par l'homme explique la présence d'une partie de la faune mammifère sur Gotland, et la majeure partie de celle de Stora Karlsö. Les données génomiques montrent que les deux canidés ont une ascendance impossible à distinguer de celle des loups Eurasiens, sans ascendance commune avec les chiens domestiques de la lignée *Canis familiaris*. Leur hétérozygotie génomique est inférieure à celle observée dans 72 génomes de loups anciens précédemment publiés, et est en revanche comparable à celle des chiens. Les données sur les isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) révèlent un régime alimentaire riche en protéines marines, ce qui concorde avec une cohabitation aux côtés des groupes humains qui utilisaient Stora Karlsö comme station de chasse au phoque, de chasse aux oiseaux et de pêche en mer, et probablement aussi, à l'âge du bronze, pour le pâturage. La taille squelettique se situe dans la partie inférieure de la fourchette de variabilité des loups, et un individu présente une pathologie avancée compatible avec une mobilité réduite. Bien que d'autres scénarios soient possibles, une explication parcimonieuse est que ces loups ont été amenés sur l'île par des humains et étaient peut-être sous leur contrôle.

Mots clés : ADN ancien, loups gris, chiens, âge du bronze, domestication

Importance

Les loups, ancêtres sauvages des chiens, sont les seuls grands carnivores à avoir été domestiqués par l'homme. **Cependant**, on ignore encore si ce processus s'est déroulé par le biais d'un contrôle humain direct et délibéré des loups sauvages ou si les populations de loups se sont progressivement adaptées à l'environnement humain. Nous présentons ici deux individus de la famille des canidés, d'ascendance génétique du loup gris, mis au jour sur un site archéologique humain situé sur une petite île isolée de la mer Baltique et daté d'il y a

entre 3 000 et 5 000 ans. L'emplacement isolé de l'île, combiné au contexte d'inhumation d'origine anthropique, à la faible hétérozygotie à l'échelle du génome, au régime alimentaire riche en produits marins et à la petite taille des individus, concorde avec un scénario dans lequel ces individus auraient été sous contrôle humain, mais d'autres explications sont également possibles.

INTRODUCTION

Le processus de domestication du chien est unique en ce sens qu'il s'est produit au Paléolithique, avant celui de toutes les autres espèces domestiquées. **Cependant**, on ignore encore où et combien de fois ce processus s'est déroulé. Le débat s'est principalement concentré sur les voies possibles de domestication (1, 2), notamment la « **voie commensale** » – qui postule que les loups se sont en quelque sorte apprivoisés d'eux-mêmes en s'installant dans des niches écologiques proches de celles des humains, dans le cadre d'une stratégie d'adaptation, et la « **voie directe** » – qui postule l'élevage délibéré de louveteaux (3), lesquels, contrairement aux loups juvéniles et adultes, se prêtent à l'apprivoisement s'ils sont élevés à la main dès leur plus jeune âge (4). L'une des principales difficultés pour répondre à ces questions réside dans la complexité d'identifier les stades les plus précoces (ou naissants) de la domestication dans les archives zooarchéologiques (5, 6).

Contrairement à la domestication à grande échelle des animaux de troupeau, qui permet la compilation de vastes séries chronologiques de données archéologiques à partir desquelles les signatures démographiques de la domestication peuvent être documentées (7, 8), **on ne connaît actuellement aucun reste canin datant clairement des stades initiaux de la domestication**. Parmi les premiers indicateurs de domestication figurent une association étroite et durable avec les humains ou les sites archéologiques, des changements alimentaires dus à l'approvisionnement ou au contrôle humain, une réduction de la taille corporelle et un déclin de la diversité génétique (par exemple, une hétérozygotie plus faible), bien que ces signatures puissent être subtiles ou incomplètement représentées dans les petites populations à un stade précoce, même lorsqu'elles sont sous contrôle humain (7, 8).

Nous exploitons ici la capacité de la génomique à distinguer les chiens des loups en générant des données pangénomiques à partir de deux restes de canidés (G.7 et G.11) mis au jour dans la grotte de Stora Förrar, sur l'île de Stora Karlsö, en mer Baltique. **Le site a livré trois éléments crâniens et plusieurs éléments osseux post-crâniens appartenant à au moins un chien domestique, mais aussi à au moins un individu présentant une taille et des caractéristiques morphologiques interprétées comme correspondant à celles d'un loup élevé sous contrôle humain** (9). Étant donné que des recherches plus récentes ont montré qu'il est difficile de distinguer les loups des premiers chiens domestiques sur la seule base de la morphologie (10), **l'interprétation initiale soulève une question intéressante : les loups étaient-ils sous contrôle humain dans la Scandinavie préhistorique ?** Bien que nous n'ayons pas pu localiser les éléments crâniens décrits en 1926, nous avons identifié un humérus distal d'un canidé adulte provenant de la section I.5 – il s'agit d'un chien domestique dont les données génomiques ont déjà été publiées (11) – ainsi que plusieurs métapodes d'un canidé juvénile provenant de la section G.7 (datée directement du Néolithique moyen (4804-4601 cal BR, 20) (**Tableau 1** et Annexe SI, Tableau S1). **De plus**, nous avons découvert un humérus distal, non décrit auparavant, provenant d'un canidé adulte de la section G.11, que nous avons daté

directement de l'âge du bronze (3 304-3 094 cal BR, 2σ) (Tableau 1). Nous avons également obtenu des mesures ostéométriques (Bd) et évalué le régime alimentaire à l'aide des isotopes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$.

Tableau 1. Tableau présentant des informations sur l'échantillon

Find location/element	G.7 metapodia	G.11 humerus	I.5 humerus
ID, Radiocarbon date	Beta-440526	Beta-440525	Beta-440527
Conventional radiocarbon age	4,290 ± 30 BP	3,140 ± 30 BP	3,680 ± 30 BP
Calibrated Dates (95.4% probability) with reservoir correction 162 ± 30 y	4804-4601 cal BP/2860-2640 cal BCE	3304-3094 cal BP/1360-1140 cal BCE	4141-3910 cal BP/2200-1960 cal BCE
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-14.1	-17.2	-20.3
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	11	13	8.3
CN	+3.2	+3.2	+3.2
Wt %C	+42.88	+42.80	+42.28
Wt %N	+15.49	+15.65	+15.58

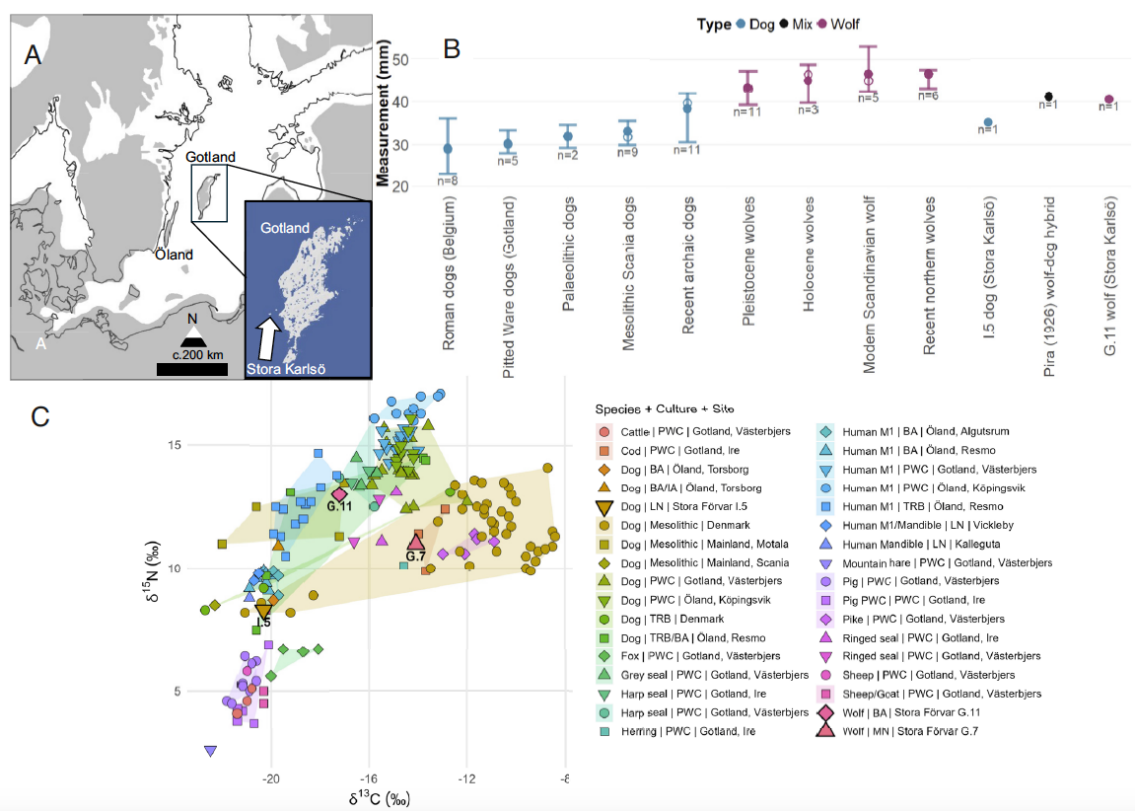


Fig. 1. (A) Carte indiquant l'emplacement de Gotland, de Stora Karls et de terres dans la mer Baltique. La zone grise représente le littoral reconstitué à environ 9 000 ans avant le présent (cal BP) (12). (B) Graphique de variation de la largeur distale maximale de l'humérus (Bd) chez les chiens et les loups modernes et anciens, y compris un hybride loup-chien issu de l'ensemble de données comparatives utilisé par Pira (9) (Annexe SI, Tableau S3). (C) Valeurs des isotopes stables $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ d'un échantillon représentatif de chiens, d'humains et d'animaux provenant de sites archéologiques approximativement contemporains situés à Gotland, à Stora Karls et sur le continent, ainsi que de chiens mésolithiques provenant de la Suède continentale et du Danemark (Annexe SI, Tableau 54). PWC = culture de la céramique à fossettes, TRB = Trichterbecherkultur ou culture des gobelets en entonnoir (Néolithique ancien à moyen), MN = Néolithique moyen, LN = Néolithique tardif, BA = âge du bronze. Voir l'Annexe SI, Tableau S1 pour les périodes archéologiques et les années civiles associées

Le contexte archéologique de la grotte de Stora Förvar offre un ensemble de circonstances convaincantes pour tester l'hypothèse selon laquelle les loups auraient été soumis à un certain degré de contrôle humain (9). Stora Karls est une petite île calcaire de forme arrondie (environ 2,5 km²) située à environ 5 km à l'ouest de la plus grande île de Gotland et à environ

80 km à l'est de la Suède continentale (Fig. 1A). Ces îles n'ont jamais été reliées au continent Scandinave ; **par conséquent**, les mammifères qui peuplent actuellement la grande île de Gotland, tels que les lièvres, les renards, les cochons sauvages ou feral (aujourd'hui éteints) et les hérissons, n'y étaient pas indigènes mais ont probablement été introduits par l'homme (12). Il est important de noter que, comme aucun os de loup ou de grands canidés n'a été retrouvé dans les assemblages fauniques des sites néolithiques ou de l'âge du bronze de Gotland (13, 14), la présence de loups à Stora Förvar impliquerait qu'ils ont été amenés sur l'île par les humains. Les fouilles menées dans la grotte entre 1888 et 1893 ont mis au jour une riche collection de vestiges de culture matérielle et de restes faunistiques dans des couches culturelles pouvant atteindre 4 m d'épaisseur, au fond d'une grotte d'environ 25 m de profondeur et couvrant une période d'environ 8 000 ans (9, 12). Les couches culturelles de la grotte de Stora Förvar sont entièrement d'origine anthropique et l'assemblage comprend des milliers de fragments osseux — tous représentant probablement des déchets alimentaires — provenant de nombreuses espèces, parmi lesquelles les phoques sont majoritaires. Des animaux domestiques ou commensaux sont présents dans les couches supérieures, notamment des bovins, des ovins, des caprins, des porcins et des équidés, mais aussi des souris et des renards (9). Des restes humains épars ont également été trouvés dans ces couches (15), tout comme un chien domestique (1,5) (11) et des loups dont on suppose qu'ils étaient sous le contrôle de l'homme (9).

RESULTATS et DISCUSSION

Nous avons séquencé les génomes de G. 11 et G. 7 avec une profondeur de couverture de 0,1× et 0,008×, respectivement, afin de déterminer s'il s'agissait de chiens, de loups ou d'hybrides (Annexe SI, Tableau S2). Bien que la couverture soit faible, le goulot d'étranglement génétique que l'on suppose commun à tous les chiens domestiques modernes et anciens (16) signifie qu'il est généralement possible, même avec des données limitées, de distinguer les loups de la lignée des chiens domestiques, du moins au cours de l'Holocène. La méthode de regroupement par modélisation *ADMIXTURE* (17) estime que les deux individus possédaient une ascendance entièrement de type loup (Fig. 2A). En confirmant cela de manière plus formelle à l'aide de *qpWavelapAdm* (18), le meilleur ajustement, tant pour G.11 ($P = 0,37$) que pour G.7 ($P = 0,045$), correspond à un modèle à source unique utilisant un génome de loup datant d'environ 5 100 ans (couverture de 2,1×) provenant d'Alvastra, en Scandinavie continentale, comme meilleur représentant de leur ascendance parmi les sources testées (16) (Fig. 2B). Il est important de noter que nos modèles *qpAdm* incluent, en tant que groupe externe, le chien I,5 d'environ 4 000 ans provenant de Stora Karlsö (11), identifié précédemment, et ne révèlent aucun signe de métissage avec des chiens locaux. Si l'on estime une limite supérieure de la proportion d'ascendance canine possible en ajustant de force un modèle à deux voies incluant le chien I,5 comme source, on obtient des estimations ponctuelles de 4,4% (G. 11, SE 4,7%) et 16,5% (G. 7, SE 9,2%) d'ascendance canine. Bien que nous ne puissions donc pas exclure formellement des proportions mineures d'ascendance canine, il n'existe aucune preuve statistiquement significative indiquant que ces individus en étaient porteurs, et le modèle le plus parcimonieux est qu'ils étaient exclusivement d'ascendance lupine.

Nous **confirmons** en outre les observations initiales concernant la taille relativement petite de ces loups (9), puisque la plus grande largeur distale (Bd) de l'humérus de G. 11 mesure

Enfin, les isotopes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ obtenus par datation au C14 montrent que G.7 et G.11 avaient tous deux un régime alimentaire enrichi en protéines marines, contrairement au chien I.5 dont le régime reposait principalement sur des ressources terrestres, ce qui correspond au régime alimentaire des chiens et des humains de la fin du Néolithique et de l'âge du bronze d'Öland (Fig. 1C et Annexe SI, Tableau S4) (19, 20). Le régime alimentaire de G.7 indique une forte proportion de protéines marines de faible niveau trophique, telles que le poisson, à l'instar d'un sous-groupe de chiens mésolithiques du Danemark (21) et de certains chiens PWC contemporains de Gotland (Fig. 1C). Un accès régulier au poisson ou à d'autres ressources marines de bas niveau trophique suggère une dépendance potentielle vis-à-vis des humains, car il est difficile pour les chiens ou les loups de se procurer ces aliments par eux-mêmes (21), en particulier en l'absence de poissons abondants en certaines saisons, comme le saumon (22, 23). **Cependant**, la plupart des chiens et des humains issus des sites PWC de Gotland et d'Öland présentent des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées, ce qui correspond à une plus grande dépendance vis-à-vis de protéines marines de niveau trophique supérieur, telles que les phoques (Fig. 1C et Annexe SI, Tableau S4). G.11 avait probablement un régime alimentaire mixte, à la fois terrestre et marin, similaire à celui de certains chiens mésolithiques de la Suède continentale et d'humains néolithiques vivant sur la terre ferme, mais il constitue une valeur aberrante par rapport à la plupart des chiens et des humains de l'âge du bronze (Fig. 1C ; Annexe SI, Tableau S4).

Nous notons que, bien que des régimes alimentaires marins aient déjà été observés chez les loups, notamment dans les régions de l'Alaska et de la Colombie-Britannique en Amérique du Nord, ces loups ont tendance à se nourrir de charognes dans les archipels et le long des côtes (22, 23) ; à notre connaissance, il n'existe aucune preuve zooarchéologique ou isotopique de la présence de loups résidents ou se nourrissant de charognes marines de manière saisonnière dans la Scandinavie préhistorique. Bien que la traversée de la glace reste une possibilité, la distance minimale jusqu'au continent (~80 km) se situerait à la limite supérieure extrême de ce qui a été documenté ou jugé plausible (24). L'individu G.11 présente également des lésions pathologiques au niveau de l'humérus, au-dessus de la trochlée distale dans la fosse olécrânienne, qui ont dû affecter l'individu pendant une période prolongée et ont probablement réduit sa mobilité. Il semble donc peu probable que les loups de Stora Karlsö représentent une population de charognards naturellement dispersée et adaptée au milieu marin.

Bien que la présence de loups dans des contextes humains soit rare dans les archives archéologiques, elle n'est pas sans précédent. Partout en Eurasie, on trouve des exemples où les loups semblent avoir été intégrés dans les sociétés humaines préhistoriques, non pas simplement en tant que faune sauvage, mais en tant qu'animaux revêtant une signification symbolique, rituelle et peut-être pratique (25). Il est possible que les restes osseux proviennent de peaux utilisées puis jetées par les humains, mais cela devrait alors se traduire par une représentation non aléatoire des éléments squelettiques, en particulier des parties périphériques des membres telles que les os des orteils et les métapodes. Alors que les métapodes (G.7) se retrouvent couramment dans les peaux, on ne s'attendrait pas à ce que l'humérus (G.11) et les éléments crâniens (9) fassent partie de celles-ci. **Cependant, cette hypothèse ne parvient pas à expliquer le régime alimentaire riche en produits marins, qui suggère une adaptation à long terme à un environnement marin.**

CONCLUSION

La cooccurrence d'un isolement géographique dans un contexte archéologique clairement anthropique, d'un régime alimentaire inhabituel enrichi en éléments marins, d'une petite taille et d'une hétérozygotie réduite – autant d'éléments souvent considérés comme des marqueurs de domestication (7, 8) – **suggère la possibilité d'un contrôle préhistorique des loups par l'homme**. Cette découverte implique que des processus similaires ont pu se produire ailleurs, mais d'une manière qui a peut-être laissé des traces archéologiques plus ambiguës. **Toutefois, d'autres scénarios, tels que la dispersion naturelle, ne peuvent être exclus**. Nos résultats apportent des éléments qui élargissent le débat sur les interactions et les relations passées entre l'homme et le loup.

MATERIAUX ET METHODES

Les ossements de canidés sont conservés et gérés par les Musées historiques nationaux de Stockholm, en Suède. Nous avons obtenu les autorisations nécessaires pour effectuer des analyses destructives avant de commencer nos recherches. Les travaux de laboratoire sur **l'ADN ancien** ont été réalisés dans des salles blanches dédiées au Laboratoire de recherche archéologique et au Centre de paléogénétique de l'Université de Stockholm, en Suède. L'extraction de l'ADN, la construction de bibliothèques double brin et le traitement par l'UDG (uracile-ADN-glycosylase) ont été effectués comme décrit précédemment (11). Le traitement bioinformatique a également été effectué comme décrit précédemment (11). En résumé, nous avons compilé un ensemble de 65 541 655 variants nucléotidiques simples (SNV) ; pour chacun d'entre eux, nous avons échantillonné un allèle aléatoire dans les génomes anciens s'il était couvert par au moins une lecture ≥ 35 pb présentant une qualité de mappage ≥ 20 et une qualité de base ≥ 30 . Les données de séquençage produites dans le cadre de cette étude sont archivées dans l'European Nucleotide Archive, sous le numéro d'accès PRJEB81829. La datation au radiocarbone par AMS a été réalisée par Beta Analytic Inc. Les dates ont été calibrées à l'aide de OxCal v4.4.4 (19) avec les données atmosphériques d'IntCal20 (20). Pour G.7 et G.11, nous avons corrigé le décalage d'âge R(t) du réservoir marin de la Baltique à l'aide d'une valeur déterminée empiriquement de 162 ± 30 y (26). Les valeurs des isotopes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ stable ont été communiquées par Beta Analytic dans le cadre de la datation au radiocarbone AMS. Des informations supplémentaires concernant les ensembles de données comparatives compilés pour les Figures 1 B et C sont présentées dans l'Annexe SI, Tableaux S3 et S4.

Disponibilité des données, du matériel et des logiciels. Les données de séquençage d'ADN ont été déposées dans l'European Nucleotide Archive (PRJEB81829) (27).

1. G. Larson, D. Q. Fuller, The evolution of animal domestication. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **45**, 115–136 (2014).
2. J. A. Serpell, Commensalism or cross-species adoption? A critical review of theories of wolf domestication. *Front. Vet. Sci.* **8**, 662370 (2021).
3. H.-P. Uerpmann, "Animal domestication" in *Encyclopedia of Archaeology*, (Elsevier, 2008), pp. 434–445.
4. F. Range, S. Marshall-Pescini, "Comparing the behaviour and cognition of wolves and dogs" in *Fascinating Life Sciences* (Springer International Publishing, 2022), pp. 19–46.
5. K. Dobney, G. Larson, Genetics and animal domestication: New windows on an elusive process. *J. Zool.* **1987**, 261–271 (2006).
6. J.-D. Vigne, The origins of animal domestication and husbandry: A major change in the history of humanity and the biosphere. *C. R. Biol.* **334**, 171–181 (2011).
7. M. A. Zeder, E. Emshwiller, B. D. Smith, D. G. Bradley, Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology. *Trends Genet.* **22**, 139–155 (2006).
8. M. A. Zeder, Core questions in domestication research. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **112**, 3191–3198 (2015).
9. A. Pira, On bone deposits in the cave "stora förvar" on the isle of stora karlsö. *Acta Zool.* **7**, 123–217 (1926).
10. C. Ameen et al., A landmark-based approach for assessing the reliability of mandibular tooth crowding as a marker of dog domestication. *J. Archaeol. Sci.* **85**, 41–50 (2017).

11. A. Bergström *et al.*, Origins and genetic legacy of prehistoric dogs. *Science* **370**, 557–564 (2020).
12. J. Apel, P. Wallin, J. Storå, G. Possnert, Early holocene human population events on the island of Gotland in the Baltic Sea (9200–3800 cal. BP). *Quat. Int.* **465**, 276–286 (2018).
13. J. Storå, Reading Bones, Stone age hunters and seals in the baltic. Stockholm studies. *Archaeology* **21**, 86 (2001).
14. J. Ekman, Djurbensmaterialet från stenålderslokalen Ire. Hangvar sn, Gotland. Janzon, G., Gotlands mellananneolitiska gravar. Acta Universitatis Stockholmiensis. Studies in North-European. *Acta Univ. Stockh. Stud. North-Eur. Archaeol.* **6**, 212–246 (1974).
15. C. Lindqvist, G. Possnert, The first seal hunter families on Gotland. On the Mesolithic occupation of the Stora Förvar Cave. Current Swedish. *Curr. Swed. Archaeol.* **7**, 65–88 (1999).
16. A. Bergström *et al.*, Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs. *Nature* **607**, 313–320 (2022).
17. D. H. Alexander, J. Novembre, K. Lange, Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res.* **19**, 1655–1664 (2009).
18. W. Haak *et al.*, Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* **522**, 207 (2015).
19. G. Eriksson, Part-time farmers or hard-core sealers? Västerbjers studied by means of stable isotope analysis. *J. Anthropol. Archaeol.* **23**, 135–162 (2004).
20. G. Eriksson *et al.*, Same island, different diet: Cultural evolution of food practice on Öland, Sweden, from the Mesolithic to the Roman period. *J. Anthropol. Archaeol.* **27**, 520–543 (2008).
21. R. Maring, J. Olsen, S. H. Andersen, M. A. Mannino, It was a dog's breakfast! A radiocarbon and isotope-based study of dogs exploring dietary change during the Mesolithic-Neolithic transition in Denmark. *Archaeometry* (2024).
22. G. H. Roffler, C. E. Eriksson, J. M. Allen, T. Levi, Recovery of a marine keystone predator transforms terrestrial predator-prey dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **120**, e2209037120 (2023).
23. D. J. R. Lafferty, J. L. Belant, K. S. White, J. N. Womble, A. T. Morzillo, Linking wolf diet to changes in marine and terrestrial prey abundance. *Arctic* **67**, 143 (2014).
24. J. D. C. Linnell, H. Brøseth, E. J. Solberg, S. M. Brainerd, The origins of the southern Scandinavian wolf *Canis lupus* population: Potential for natural immigration in relation to dispersal distances, geography and Baltic ice. *Wildlife Biol.* **11**, 383–391 (2005).
25. D. W. Anthony, D. R. Brown, The dogs of war: A bronze age initiation ritual in the Russian steppes. *J. Anthropol. Archaeol.* **48**, 134–148 (2017).
26. J. P. R. Dury, K. Lidén, A. J. T. Harris, G. Eriksson, Dental wiggle matching: Radiocarbon modelling of sub-sampled archaeological human dentine. *Quat. Int.* **595**, 118–127 (2021).
27. L. Girdland-Flink *et al.*, Ancient canid genomes from Gotland. European Nucleotide Archive. <https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/view/PRJEB81829>. Deposited 11 March 2025.