



OUVRIR

Un fossile extraordinaire capture la lutte pour l'existence au cours du Mésozoïque

Gang Han^{1,2}, Jordan C. Mallon^{3,4*}, Aaron J. Lussier⁵, Xiao ChunWu³, Robert Mitchell⁶ & Ling Ji Li⁷

Les dinosaures et les mammifères coexistent depuis environ 230 millions d'années. Les deux groupes sont apparus au cours du Trias supérieur et se sont diversifiés à travers le Mésozoïque et le Cénozoïque (ce dernier sous la forme d'oiseaux). Bien qu'ils aient indubitablement interagi de plusieurs façons, les preuves fossiles directes de leur interaction sont rares. Nous rapportons ici une nouvelle découverte fossile du membre Lujiatun de la formation Yixian du Crétacé inférieur de Chine, montrant un mammifère gobiconodontidé et un dinosaure psittacosauridé enfermés dans un combat mortel. Nous entretenons diverses hypothèses d'explications pour cette association, mais la balance des preuves suggère qu'elle représente une tentative de prédation de la part du plus petit mammifère, soudainement interrompue et préservée à l'intérieur d'un flux de débris volcaniques de type lahar. Les mammifères mésozoïques sont généralement décrits comme ayant vécu dans l'ombre de leurs plus grands dinosaures contemporains, mais ce nouveau fossile démontre de manière convaincante que les mammifères pourraient constituer une menace même pour les dinosaures presque adultes.

La Formation de Yixian - et plus largement le fossile chinois Jehol Biota - ont joué un rôle particulièrement important dans la révélation de la diversité des dinosaures de petite taille et d'autres espèces animales. Nous prévoyons que les dépôts d'obstruction d'origine volcanique spécifiques au membre de Lujiatun continueront également à fournir des preuves d'interactions biotiques autrement inconnues du reste des archives fossiles.

Depuis près de 230 millions d'années, les mammifères et les dinosaures font partie des groupes de vertébrés les plus prospères sur Terre. Chaque groupe est originaire du Trias supérieur et s'est depuis diversifié dans la myriade de formes connues aujourd'hui (dinosaures sous forme d'oiseaux, suite à l'extinction massive de la fin du Crétacé). Les mammifères mésozoïques sont généralement décrits comme ayant vécu dans l'ombre de leurs plus grands dinosaures contemporains, et le contenu des intestins de dinosaures contenant les restes de petits mammifères en est la [preuve 1–3](#). Ce n'est qu'après l'extinction des dinosaures non aviaires à la fin du Crétacé que les mammifères ont atteint des tailles corporelles importantes et se sont régulièrement attaqués à l'avifaune disponible.

Cependant, l'antagonisme dinosaure-mammifère au Mésozoïque n'était pas strictement unilatéral. Le contenu fossile de l'intestin du mammifère gobiconodontidé chinois *Repenomamus robustus* contient les restes d'un *Psittacosaurus* sp.⁴ périnatal beaucoup plus petit, un dinosaure cératopsien précoce. Nous rapportons ici une découverte encore plus exceptionnelle préservant ces deux genres enfermés dans un combat mortel - le premier fossile de ce type. Le nouveau fossile (Weihai Ziguang Shi Yan School Museum WZSSM) spécimen VF000011) a été découvert le 16 mai 2012 à l'ouest du village de Lujiatun dans la province du Liaoning, près des coordonnées N41°36'24", E120°54'40" (Fig. S1 supplémentaire). Il a été acquis par le premier auteur et donné au WZSSM en 2020. Le fossile provient du membre Lujiatun de la formation Yixian, ce dernier faisant localement 212 m d'épaisseur. Le membre de Te Lujiatun est célèbre pour son abondance de fossiles de vertébrés, en particulier les fossiles de *Psittacosaurus lujiatunensis*, dont l'abondance relative non corrigée atteint près de 90 %, localement⁵. Les sédiments y sont d'origine volcanique, et bien que les estimations de l'âge de dépôt aient varié^{6,7}, la dernière datation U–Pb des zircons tufacés indique un âge compris entre 125,755±0,061 et 125,684±0,060 Ma⁸.

¹Université professionnelle des sciences et technologies de Hainan, Haikou, Hainan, Chine. ²Université de l'océan tropical de Hainan, Sanya, Hainan, Chine. ³Centre Beaty pour la découverte des espèces et section de paléobiologie, Musée canadien de la nature, Ottawa, Ontario, Canada. ⁴Département des sciences de la Terre, Université Carleton, Ottawa, Ontario, Canada. ⁵Centre Beaty pour la découverte des espèces et section de minéralogie, Musée canadien de la nature, Ottawa, Ontario, Canada. ⁶Département de géographie, Université de Calgary, Calgary, Alberta, Canada. ⁷Ecole Weihai Ziguang Shi Yan, Weihai, Shandong, Chine. *courriel : jmallon@nature.ca

Résultats et discussion

Analyse de la roche hôte. Pour mieux contraindre l'histoire des dépôts, un seul échantillon (~ 5 × 5 × 2 cm) de matériau sédimentaire modérément à bien consolidé, trouvé à côté des squelettes, a été acquis pour enquête. L'analyse des sections d'étain a montré que la roche était un tuf bréchiq ue moyennement grossier supporté par une matrice, suivant le schéma de classification de White et Houghton⁹.

Les composants de l'ossature sont soit des fragments lithiques (c'est-à-dire multiphasés et conservant la texture initiale) soit des fragments minéraux (c'est-à-dire > 90 % d'une seule phase). Les tailles varient de 0,02 à 5,96 mm avec une moyenne de 0,46 mm (fragments lithiques) et de 0,02 à 0,43 mm avec une moyenne de 0,11 mm (fragments minéraux). Sur les 228 fragments minéraux caractérisés, 73 % et 16 % sont respectivement du feldspath ou du quartz, avec des phases moins abondantes comprenant des oxydes de Fe/Ti (6 %), de la biotite-phlogopite (2 %), des amphiboles (1 %), pyroxènes (1 %) et apatite (1 % ; Fig. S2A supplémentaire). Sur les 169 clastes lithiques caractérisés, 88%, 8% et 4% ont été déterminés comme étant respectivement de types précurseurs ignés (volcaniques), inconnus ou sédimentaires (Fig. S2B supplémentaire). On observe couramment (~ 60 %) que les toses d'origine volcanique contiennent des phénocristaux. Des exemples sélectionnés sont présentés en détail dans la Fig. S3 supplémentaire. Le matériau de la matrice se compose principalement de smectite de la taille d'une cendre fine (nontronite), de quartz, de feldspath et d'heulandite (Fig. S4 supplémentaire). En outre, la cartographie de la section mince montre un rapport matrice/cadre clast moyen de 70:30. Dans la quantité limitée de matériel disponible pour l'étude, ni les structures sédimentaires (telles que le nivellement ou la stratification) ni les caractéristiques de bioturbation ne sont observées.

Des enquêtes antérieures sur la formation de Yixian ont suggéré que les matériaux sédimentaires provenaient de plusieurs événements volcaniques, qui ont provoqué des lahars associés, des flux pyroclastiques et des chutes de cendres^{10,11,12,13}. Ici, la diversité observée dans les caractéristiques des clastes lithiques, telles que la composition de la phase phénocristal (Fig. S2C supplémentaire) et la couleur (Fig. S2D supplémentaire), est cohérente avec le fait que celles-ci proviennent de plusieurs lithologies primaires (bien que principalement volcaniques), compatibles avec le haut degré de mélange physique associé à une origine pyroclastique. Le dépôt à haute énergie est également mis en évidence par un mauvais tri, une angularité élevée et une rondeur variable (Fig. S5 supplémentaire), ainsi que la présence courante de phénocristaux tronqués sur les bords des fragments lithiques (Fig. S3 supplémentaire). Le ciment de calcite est également observé, se produisant couramment aux marges de



Figure 1. Paire *Psittacosaurus lujiatunensis*-*Repenomamus robustus* (WZSSM VF000011) enfermés dans un combat mortel. Les encarts illustrent (de gauche à droite) : la main de *R. robustus* enroulée autour de la mâchoire inférieure de *P. lujiatunensis*, les dents de *R. robustus* incrustées dans l'avant-bras de *P. lujiatunensis*, le pied arrière de *R. robustus* enroulé autour de la patte arrière inférieure de *P. lujiatunensis*. La barre d'échelle est égale à 10 cm.



Figure 2. Restauration de la vie montrant *Repenomamus robustus* aux prises avec *Psittacosaurus lujiatunensis*. Oeuvre de Michael Skrepnick. Reproduit avec permission.

ont été transportés sur une distance appréciable avant le dépôt. Au contraire, les animaux ont presque certainement été enterrés là où ils sont morts, les deux événements s'étant produits à peu près dans le temps, sinon simultanément.

Les mains et les pieds serrés du mammifère, ses mâchoires mordantes et sa position au sommet du dinosaure indiquent que le mammifère était clairement l'agresseur dans l'interaction préservée, en accord avec le mode de vie carnivore déduit de *Repenomamus robustus*⁴ (*Psittacosaurus lujiatunensis* était presque certainement herbivore¹⁴). Néanmoins, la nature de l'interaction n'est pas immédiatement évidente. Il est possible que le mammifère récupérait la carcasse du dinosaure lorsque les deux ont été enterrés. Ce scénario proposé tiendrait compte de la grande taille du dinosaure par rapport au mammifère (les prédateurs terrestres privilégient généralement les proies qui ne sont pas beaucoup plus grosses qu'eux-mêmes, en particulier lorsqu'ils chassent seuls^{22,23}), et du fait que le mammifère mordait les côtes du dinosaure quand il est mort, ce qui aurait autrement été difficile d'accès (mais pas impossible—voir ci-dessous) sur une proie vivante. Cependant, bien que plausibles, nous citons trois sources de données qui remettent en question cette hypothèse.

Premièrement, les os du dinosaure sont par ailleurs dépourvus de marques de dents, qui sont généralement laissées par les mammifères carnivores lors de leurs fouilles²⁴. Deuxièmement, il semble peu probable que les deux animaux se soient autant enchevêtrés si le dinosaure était mort avant l'arrivée du mammifère. Troisièmement, le scénario de charognard ne prédit pas la position du mammifère au sommet du dinosaure, puisque le mammifère aurait vraisemblablement pu tout aussi facilement manger le dinosaure au niveau du sol.

Nous proposons plutôt que les deux animaux aient été enterrés dans un acte de prédation de la part du mammifère, seulement pour que les deux aient été ensevelis par un écoulement soudain de débris volcaniques de type lahar (Fig. 2). Cette hypothèse expliquerait la nature entrelacée des squelettes, dans laquelle l'arrière-pied gauche du mammifère s'est retrouvé piégé dans la jambe gauche pliée du dinosaure lorsqu'il s'est effondré au sol. Cela expliquerait également l'absence de marques de dents et d'autres indications de charognard sur le squelette du dinosaure, et la position du mammifère au sommet du dinosaure, comme pour maîtriser sa proie affaiblie. Pour répondre à la question de savoir si le dinosaure était trop grand pour avoir été raisonnablement la proie du mammifère, nous avons examiné la relation entre la masse corporelle des prédateurs et la masse corporelle maximale des proies chez les carnivores terrestres à l'aide de la régression phylogénétique des moindres carrés généralisés (PGLS). Nous avons modélisé plusieurs scénarios évolutifs, dont un modèle lambda de Pagel correspond le mieux aux données (Fig. 3, tableau supplémentaire S2). Notre association fossile se situe bien dans les intervalles de prédiction de 95% pour les chasseurs solitaires et en meute. On ne peut donc rejeter l'hypothèse selon laquelle cette association préserve un événement de prédation voué à l'action du mammifère, malgré sa taille réduite. Par analogie, bien que les carcajous (*Gulo gulo*) soient généralement des prédateurs opportunistes de grosses proies, les individus solitaires sont également connus pour chasser occasionnellement des animaux plusieurs fois plus gros que leur propre taille, y compris l'original (*Alces alces*), le caribou/renne (*Rangifer tarandus*) et les animaux dom

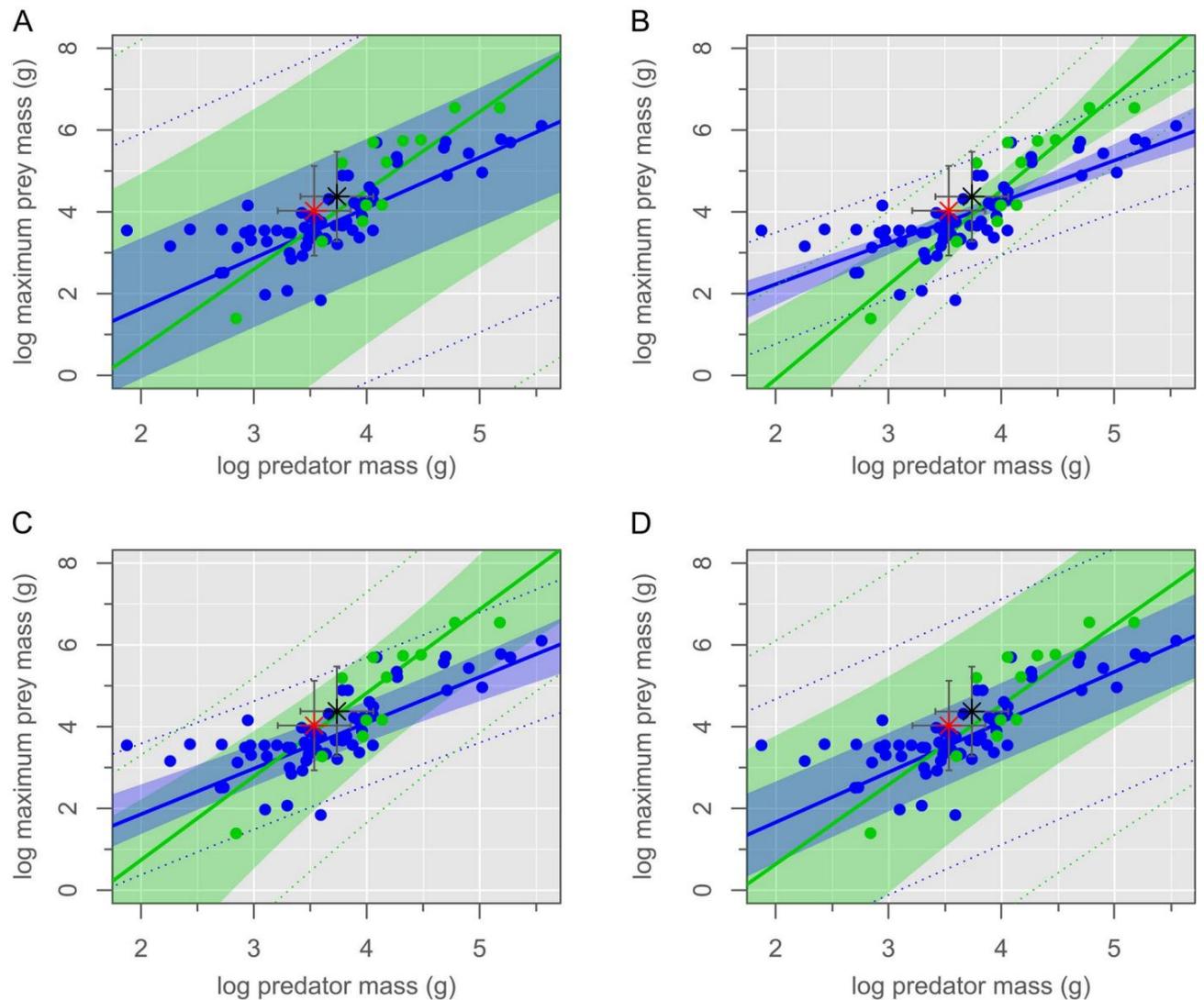


Figure 3. Modèles phylogénétiques des moindres carrés généralisés. (A) Mouvement brownien, (B) Ornstein–Uhlenbeck, (C) λ de Pagel, (D) ACDC. Les modèles linéaires montrent la relation entre la masse corporelle des prédateurs et la masse corporelle maximale des proies pour les chasseurs solitaires (bleu) et en meute (vert). Les zones ombrées représentent les intervalles de confiance à 95 % ; les lignes pointillées représentent des intervalles de prédiction à 95 %. L'association entre le *Repenomamus robustus* et le *Psittacosaurus lujiatunensis* documentée ici (étoile rouge), et l'association prédite d'exemples somatiquement matures de ces espèces (étoile noire), se situent bien dans les intervalles de prédiction de 95 % pour chaque modèle et style de chasse.

mouton (*Ovis spp.*)^{25,26}. La belette pygmée (*Mustela nivalis*) a également été signalée comme attaquant occasionnellement des grands tétras (*Tetrao spp.*), des noisetiers (*Tetrastes bonasia*) et des lièvres (*Lepus spp.*)^{27,28}.

Il peut sembler peu probable que le mammifère mordait les côtes exposées du dinosaure s'il n'était pas déjà décédé depuis longtemps ; cependant, se nourrir de proies vivantes est courant chez les mammifères carnivores, y compris les lycaons (*Lycaon pictus*), les hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) et les chacals (*Canis mesomelas* et *C. aureus*)^{29,30}. En effet, après une lutte initiale, la proie peut finalement renoncer à l'autodéfense, optant à la place pour s'allonger passivement dans un état d'épuisement et de choc profond²⁹. Cette représentation n'est pas très différente de la position prise par le dinosaure décrit ici. Le kleptoparasitisme par les grands prédateurs de la savane africaine ouverte peut modifier de manière significative les habitudes de chasse et d'alimentation des espèces plus petites^{31,32}, et la consommation de jolies encore vivantes par les lycaons est peut-être une de ces adaptations. Les plus grands théropodes carnivores de l'écosystème Lujiatun du Crétacé précoce auraient pu constituer une menace égale pour *Repenomamus spp.*, motivant un comportement alimentaire tout aussi rapace chez les mammifères.

Un *P. lujiatunensis* adulte aurait-il pu éventuellement dépasser le seuil de taille des proies de *R. robustus*, et ainsi éviter une nouvelle prédation de la part de cette dernière espèce ? Nous avons examiné cette question de la même manière que ci-dessus, en traçant les masses corporelles adultes de ces deux espèces sur nos estimations de régression (Fig. 3). Encore une fois, un adulte *P. lujiatunensis* (masse corporelle \approx 23,5 kg) se situe bien en deçà du seuil de taille de proie maximal attendu d'un *R. robustus* adulte (masse corporelle \approx 5,54 kg). Il est donc plausible que *P. lujiatunensis* soit resté vulnérable à la prédation de *R. robustus*

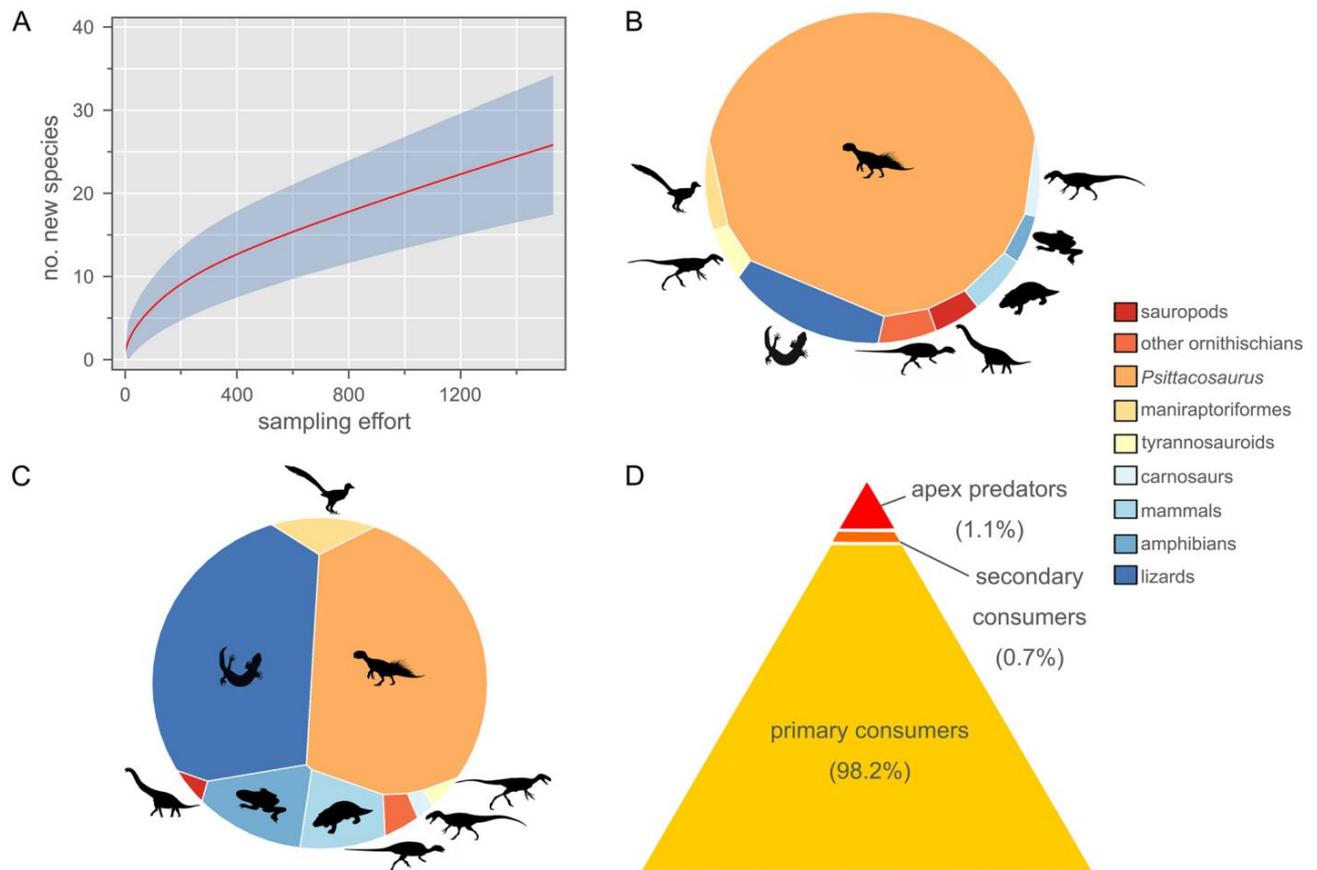


Figure 4. Statistiques sur la diversité des espèces pour le membre Lujiatun de la Formation Yixian du Crétacé inférieur de Chine. (A) Courbe de rarefaction montrant la richesse sous-échantillonnée du membre de Lujiatun. (B) Diagramme de Voronoi montrant des données d'abondance relative non corrigées. (C) Diagramme de Voronoi montrant l'abondance relative corrigée du biais de taille taphonomique. (D) Pyramide de la biomasse trophique corrigée des facteurs taphonomiques. *Psittacosaurus lujiatunensis* représente 85,9 % de toute la biomasse de consommation primaire dans la faune vertébrée terrestre restaurée. Crédits silhouette (de phylopic.org): DiBgd (sauropode); T. Dixon (maniraptoriforme); S. Hartman (carnosaure, tyrannosaure); J. Headden (*Psittacosaurus*); N. Mongiardino Koch (lézard); V. Sinkkonen (ornithischien); E. Willoughby (amphibien); M. Zica (mammifère).

tout au long de sa vie. Des friandises provenant du *Repenomamus giganticus* encore plus grand, du tyrannosauroïde *Dilong paradoxus* et d'un carnosauire encore non décrit ont assuré que *P. lujiatunensis* était toujours vigilant pendant la «période Lujiatun». Malgré le sous-échantillonnage du membre autrement fossilifère de Lujiatun (Fig. 4A), il est clair que *P. lujiatunensis* était une proie abondante dans le paysage du Crétacé inférieur, compte tenu des données de comptage brutes et corrigées de manière taphonomique et de la biomasse estimée des cultures sur pied (Fig. 4B – D).

conclusion

Les dinosaures et les mammifères ont vécu côte à côte pendant la majeure partie du Mésozoïque, mais les preuves fossiles directes de leur interaction sont rares^{1–3,33,33,35}. Un nouveau fossile extraordinaire (WZSSM VF000011) du membre Lujiatun de la formation Yixian du Crétacé inférieur en Chine préserve un mammifère (*Repenomamus robustus*) et un dinosaure (*Psittacosaurus lujiatunensis*) en étroite association. Leurs squelettes entrelacés suggèrent que le fossile n'est pas un faux, et l'exhaustivité des squelettes indique qu'ils n'ont pas été transportés avant l'inhumation.

L'absence de morsures sur le squelette du dinosaure, la position du mammifère au sommet du dinosaure et les actions de préhension et de morsure du mammifère signalent collectivement que le mammifère s'attaquait au dinosaure affaibli lorsque les deux ont été soudainement ensevelis par un flux de débris volcaniques. Le dinosaure est 3 fois plus grand que le mammifère en termes de masse corporelle estimée, mais l'association fossile se situe bien dans les intervalles de prédiction de 95 % pour un modèle linéaire de masse corporelle maximale des proies par rapport à la masse corporelle des prédateurs chez les carnivores terrestres, pour les chasseurs solitaires et en meute. Le nouveau fossile remet ainsi en question l'hypothèse courante selon laquelle les mammifères mésozoïques n'étaient que du fourrage pour les dinosaures régnants.

Les dépôts d'obruton comme celui rapporté ici fournissent des informations uniques sur le comportement des fossiles qui ne sont pas conservées autrement dans des paramètres moyennés dans le temps. Le Lujiatun, membre de la formation de Yixian, anciennement appelée la « Pompéi chinoise »¹³, se distingue par la préservation de multiples gisements de ce type contenant des fossiles de corps de vertébrés spectaculaires en trois dimensions. Le potentiel de préservation d'« instantanés » similaires du comportement des dinosaures n'a d'égal que les archives ichnologiques³⁶ et quelques autres dépôts squelettiques dans le monde (par exemple, réf.³⁷). Le fossile chinois Jehol Biota, plus largement, est d'autant plus important qu'il ne souffre pas de la même taphonomie

biais contre la préservation de petits fossiles de vertébrés couramment observés ailleurs dans les gisements de fuvions à haute énergie, ce qui peut obscurcir les reconstructions paléoécologiques^{38,39}. Ces facteurs clés distinguent le membre de Lujiatun comme étant particulièrement perspicace en ce qui concerne les écosystèmes dominés par les dinosaures, et nous prévoyons que les futures découvertes de fossiles - combinées à la collecte diligente de données de localité associées - assureront le succès du membre de Lujiatun en tant que sorte de "laboratoire" pour l'étude de la vie durant le Crétacé.

Méthodes

Analyse de matériel sédimentaire. À partir d'un échantillon d'une seule main (5 × 5 × 2 cm, environ), une suite de quatre lames minces polies (étiquetées L-TS-1 à L-TS-4) a été préparée aux laboratoires pétrographiques de l'Université d'Ottawa, Département des sciences de la terre et de l'environnement. Afin de préserver l'intégrité du matériau en vrac moyennement à bien consolidé, les coupes ont été polies à des épaisseurs supérieures à la norme de 30 µm utilisée dans les coupes pétrographiques. Un examen attentif des coupes au microscope pétrographique et binoculaire a montré que chacune était systématiquement représentative du matériau en vrac dans l'échantillon manuel. La section d'étaim L-TS-2 a été sélectionnée pour les analyses plus détaillées.

Pour L-TS-2, la section complète a été imagée avec une microsonde électronique JEOL 8230 fonctionnant en mode d'imagerie rétrodiffusée avec un diamètre de faisceau de 10 mm et une tension d'accélération de 20 keV, et les images résultantes ont été intégrées à l'aide du progiciel MIST40 pour créer une image continue.

Les clastes individuels ont été caractérisés à l'aide de fonctionnalités intégrées au progiciel Adobe Illustrator 2022. Un total de 383 fragments individuels, répartis au hasard dans la section mince, ont été visuellement sélectionnés pour l'investigation. Pour chaque claste, les caractéristiques suivantes sont considérées : taille, composition, forme (rondeur et sphéricité), couleur et présence de traits d'altération. La rondeur, la sphéricité et la taille des clastes ont été calculées comme suit. L'équation de Wadell⁴¹ $R = i = 1/(r_i/r_{max})^n$ est utilisée pour quantifier l'arrondi des fragments (en 2 dimensions). Ici, r_i est le rayon de courbure du i ème coin du fragment, et r_{max} est le rayon d'un cercle inscrit de diamètre maximal. La sphéricité a été calculée à l'aide de la méthode de Krumbein et Sloss⁴², $\psi = D_{min}/D_{max}$, où D_{min} et D_{max} sont définis respectivement comme les dimensions transversales minimales et maximales. La taille de chaque clast est prise comme la dimension transversale moyenne, $S = (D_{min} + D_{max})/2$. La couleur de chaque claste lithique est déterminée par examen optique en lumière blanche non polarisée à l'aide d'un microscope binoculaire. Les couleurs sont regroupées par teinte dominante. Les tailles des sous-ensembles étaient les suivantes : rondeur, $N=145$ (72 lithiques ; 73 minérales) ; sphéricité, $N=381$ (171 lithique ; 210 minéral) ; taille, $N=373$ (165 lithique ; 208 minéral) ; couleur, $N=131$ (lithique).

La microscopie (optique et électronique à balayage) et la diffraction des rayons X sur poudre (PXRD) ont été utilisées pour caractériser les minéraux présents dans le clast (lithique et minéral) et les matériaux de la matrice, respectivement. Comme requis, les données spectroscopiques à dispersion d'énergie ont été collectées à l'aide d'un système de spectroscopie à dispersion d'énergie Oxford, attaché à FEI Apreo FEG-SEM. Toutes les données de composition ont été recueillies avec des paramètres de faisceau réglés sur 20 keV, taille de spot 12.

Les données PXRD ont été collectées à l'aide d'un Bruker D8 Discover-MR A25 équipé d'un détecteur Dectris Eiger2 R 500 K.

L'instrument utilise une source microfocuse Incoatec (1µS) en cuivre fonctionnant à 50 kV et 1 mA et est calibré à l'aide d'une approche statistique⁴³.

Les échantillons ont été pulvérisés et montés sous forme de boule de poudre sphérique de 250 µm avec un temps d'exposition de l'échantillon pendant la collecte de données de 300 s sur une plage de 70°2θ. Un total de 17 échantillons de matériau de matrice, prélevés à divers endroits grâce à l'échantillon manuel. Des diffractogrammes représentatifs sont présentés dans la Fig. S4 supplémentaire. Dans les premières étapes de l'enquête, des données de composition ont également été recueillies par la microsonde électronique fonctionnant en mode dispersif de longueur d'onde. Après une inspection et un examen minutieux, ces données se sont avérées sans rapport avec la discussion et ne sont donc pas présentées ici.

Détermination de l'âge ontogénétique. Nous n'avons pas pu échantillonner nos squelettes pour la squeletochronologie, qui est la méthode préférée de détermination de l'âge du développement chez les vertébrés fossiles⁴⁴. Néanmoins, *P. lujiatunensis*

est par ailleurs bien échantillonné à cet égard, et Erickson et al.¹⁷ ont développé une équation linéaire simple pour estimer l'âge des individus de cette espèce à partir de la longueur du fémur (âge en années = $0,0615 \times \text{longueur du fémur [en mm]} - 1,9214$; $R^2 = 0,9659$). Cela donne un âge d'environ 6,5 ans pour l'individu *P. lujiatunensis* décrit ici. Myhrvold⁴⁵ a ensuite montré que l'analyse de croissance d'Erickson et al.¹⁷ était fautive, mais dans leur réponse, Erickson et al.⁴⁶

n'a pas mis à jour l'équation ci-dessus pour déduire l'âge de la longueur du fémur. Dans leur analyse ostéohistologique de *P. lujiatunensis*, Zhao et al.¹⁸ ont montré que l'IVPP V18343 - parmi les plus grands individus de leur ensemble de données (longueur du fémur = 132 mm [réf.21]) - avait environ 9 ans. Étant donné que l'individu *P. lujiatunensis* que nous décrivons a un fémur légèrement plus long, il va de soi qu'il était proportionnellement plus âgé, peut-être aussi vieux que 10 ans. Les dents obstruées du mammifère signifiaient que les indicateurs dentaires couramment utilisés pour l'estimation de l'âge¹⁹ n'étaient pas applicables.

Estimation de la masse corporelle. *Psittacosaurus lujiatunensis* était, selon toute probabilité, bipède, du moins chez les individus post-nidification^{47–49}. Nous avons donc utilisé l'équation de mise à l'échelle de la circonférence du fémur et de la masse corporelle développée pour les vertébrés non aviaires bipèdes par Campione et al.¹⁵ et implémentée dans la fonction "bipèdes" du package R MASSTIMATE⁵⁰. Cependant, comme l'individu préservé n'était pas somatiquement mature, nous avons utilisé l'extrapolation de masse développementale (DME)¹⁶ pour réduire volumétriquement la masse d'un individu pleinement mature à celle d'un plus petit (en supposant une isométrie des proportions). Nous avons utilisé la circonférence du fémur (rapportée à 69,362 mm) d'un grand individu *P. lujiatunensis* (spécimen D2591 du Musée d'histoire naturelle de Dalian) pour estimer sa masse à $23,5 \pm 6,0$ kg.

Les approches de mise à l'échelle existantes sont couramment utilisées en paléontologie des mammifères, de sorte que de nombreuses formules différentes ont été dérivées pour différents éléments squelettiques/dentaires et taxons⁵¹. Compte tenu de la relative immaturité de notre *R. robustus* spécimen, nous avons estimé sa masse corporelle en utilisant le DME comme ci-dessus, extrapolé à partir de quatre équations d'estimation couramment utilisées (tableau supplémentaire S1). (La surface $m1$ est un indicateur couramment utilisé pour la masse corporelle, mais les mesures du matériau *R. robustus* pertinent ne nous étaient pas disponibles.) Parmi ces quatre équations, la combinaison stylopodiale

la circonférence présente la relation la plus forte avec la masse corporelle (erreur type la plus faible de l'estimation et erreur de prédiction en pourcentage, coefficient de détermination le plus élevé), et nous acceptons donc l'estimation de masse correspondante dans cette étude.

Mise à l'échelle de la taille prédateur-proie. Nous avons étudié la relation entre la taille des prédateurs et la taille maximale des proies pour les carnivores solitaires et chassant en meute en utilisant la régression phylogénétique des moindres carrés généralisés (PGLS) dans R v. 4.0.252 pour fournir un contexte à l'association fossile décrite dans cette étude. Les données de masse corporelle de 78 espèces de carnivores ont été extraites de la littérature (informations supplémentaires 2) et transformées en log pour linéariser les corrélations. Les relations entre les espèces et les longueurs des branches ont été extraites de l'arbre de crédibilité maximale des clades de Slater et Friscia⁵³, qui a été élagué si nécessaire à l'aide de la fonction `drop.tip` du package `ape`⁵⁴. Nous avons généré plusieurs modèles PGLS en supposant les structures de corrélation phylogénétique suivantes : mouvement brownien, Ornstein–Uhlenbeck (OU), λ de Pagel et transformation accélérée/décélérée de Blomberg (ACDC) (en supposant $g=0,5$). Celles-ci ont été modélisées à l'aide de la fonction `corClasses` du package `ape`. Les valeurs aberrantes significatives ont été détectées à l'aide du test de Rosner⁵⁵, tel qu'implémenté dans le package `EnvStats`⁵⁶, et supprimées (donnant `nsolitary=64` ; `npack=12`). Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AIC) pour comparer les pieds des modèles à nos données⁵⁷. Quatre-vingt-quinze pour cent des intervalles de confiance et de prédiction ont été générés à l'aide du progiciel `Evomap`⁵⁸. Autres détails méthodologiques tels qu'indiqués dans le script R original (Informations supplémentaires 2).

Diversité et abondance des espèces dans le membre Lujiatun. Zhang⁵ a fourni des données sur l'abondance relative de divers tétrapodes du membre de Lujiatun, les informations ayant été recueillies par le comité d'experts paléontologiques de la province du Liaoning entre 2001 et 2019. Il a indiqué que le nombre total d'individus dans son décompte était de 1522, ce que nous avons utilisé pour récalculer les dénombrements d'espèces bruts d'origine (tableau supplémentaire S3). Parce que l'enquête taxonomique de Zhang sur le membre de Lujiatun n'était pas exhaustive, nous avons complété les comptages d'espèces si nécessaire avec des ajouts de la littérature, en ajoutant des données pour cf. *Euhelopus*, *Changmiaania liaoningensis*, *Daliansaurus liaoningensis*, *Sinuosaurus magnodens*, *Hexing qingyi*, *Incisivosaurus gauthieri*, *Liaoningvenator curriei*, *Shenzhousaurus orientalis*, *Carnosauria indet.*, *Acristatherium yanensis*, *Gobiconodon zofae*, *Juchilestes liaoningensis*, *Anebonodon luoi*, *Meemanodon lujiatunensis* et *Origolestes lujiatunensis*. Ces données ont été soumises à une raréfaction pour évaluer l'exhaustivité de l'échantillonnage dans ce membre. La courbe de raréfaction a été générée à l'aide de la fonction « raréfaction individuelle » dans `PAST` v. 4.06b⁵⁹, et l'intervalle de confiance a été généré à l'aide d'une estimation inconditionnelle de la variance de raréfaction⁶⁰.

L'abondance des espèces dans les assemblages de vertébrés morts reflète rarement celle de la biocénose d'origine en raison des divers biais taphonomiques et collecteurs qui influencent la détection et la collecte des os ; les squelettes plus petits ont tendance à être détruits préférentiellement par l'activité des carnivores, la bioturbation et les intempéries, et sont généralement plus difficiles à détecter dans le paysage⁶¹. Pour cette raison, certaines études paléocologiques (par exemple [réf. 38, 62](#)) ont tenté de corriger ces biais en se référant à une relation décrivant le rapport entre l'abondance des cultures sur pied dans le paysage et l'abondance du squelette en fonction de la taille du corps. Les données pertinentes ont été collectées pour la faune mammifère du bassin semi-aride d'Amboseli dans le sud du Kenya⁶¹. Le rapport des animaux comptés sur le paysage (N) aux squelettes observés (S) a été exprimé en fonction de la masse corporelle en kg (W) comme suit :

$$\log_{10}(N/S) = 1,96 - 0,45 \log_{10}W \quad R^2 = 0,82 .$$

(L'équation ci-dessus a été corrigée par Coe et al.⁶² pour exclure les données sur les rhinocéros en raison de leurs taux de mortalité élevés dus au braconnage.)

Il est important de noter que l'assemblage de fossiles de tétrapodes du membre de Lujiatun est différent de celui de l'assemblage d'Amboseli (et de nombreux assemblages de fossiles) en ce sens qu'il n'est pas attritionnel ; il est plutôt conservé dans un dépôt d'obstruction, qui n'est pas soumis aux mêmes processus externes tels que les intempéries, le piétinement ou l'activité des carnivores⁶³. Néanmoins, tous les gisements fossiles, quelle que soit leur origine, sont soumis à un biais observateur/collecteur du même type qui influencerait la relation établie par Behrensmeyer et al.⁶¹ Pour cette raison, nous avons également choisi de "corriger" nos données d'abondance relative (Tableau supplémentaire S3). Il est important de noter que bien que l'équation ci-dessus se rapporte aux squelettes observés dans le paysage, nos données fossiles incluent *Euhelopus* sp., qui n'est représenté que par des dents isolées dans le membre de Lujiatun⁶⁴. Il est donc possible que l'abondance/biomasse de *Euhelopus* sp. est légèrement surestimée ici, mais nous a semblé importante de l'inclure car les animaux de grande taille ont une influence disproportionnée sur le paysage⁶⁵. Nous avons ensuite multiplié les données d'abondance relative corrigées (exprimées en pourcentage de la faune tétrapode globale) par la masse corporelle moyenne par habitant de chaque espèce dans le membre de Lujiatun pour obtenir une estimation de la biomasse relative, selon Coe et al.⁶² Ces chiffres étaient ensuite classés par niveau trophique pour reconstruire une pyramide de biomasse pour les vertébrés terrestres du membre de Lujiatun. Voir aussi Matsukawa et al.⁶⁶ pour une pyramide de la biomasse de toute la Formation de Yixian, qui est beaucoup moins contrainte temporellement que la nôtre, mais qui a néanmoins une forme similaire.

Disponibilité des données

Les auteurs déclarent que les données à l'appui des conclusions de cette étude sont disponibles dans le document et ses fichiers d'informations supplémentaires.

Reçu : 2 février 2023 ; Accepté : 23 juin 2023
Published online: 18 July 2023

Les références

1. Currie, PJ & Chen, P.-J. Anatomie de *Sinosauropteryx prima* du Liaoning, nord-est de la Chine. *Peut. J. Terre Sci.* 38, 1705–1727 (2001).
2. Hurum, JH, Luo, Z.-X. & Kielan-Jaworowska, Z. Les mammifères étaient-ils à l'origine venimeux ? *Acta Palaeontol. Pol.* 51, 1–11 (2006).
3. Hone, DWE, Dececchi, TA, Sullivan, C., Xing, X. & Larsson, HCE Régime généraliste de *Microraptor zhaoianus* inclus mam mais. *J. Vertébr. Paléontol.* 42, e2144337 (2022).
4. Hu, Y., Meng, J., Wang, Y. & Li, C. Grands mammifères mésozoïques nourris de jeunes dinosaures. *Nature* 433, 149–152 (2005).
5. Zhang, L.-J. Analyse de la communauté fossile de tétrapodes dans le lit Lujiatun de la formation Yixian du Crétacé inférieur à Beipiao, Liaoning. *Glob. Géol.* 39, 737–745 (2020).
6. He, HY et al. Datation $40\text{Ar}/39\text{Ar}$ du Lit Lujiatun (Groupe Jehol) dans le Liaoning, au nord-est de la Chine. *Géophys. Rés. Lett.* 33, L04303 (2006).
7. Chang, S.-C., Gao, K.-Q., Zhou, C.-F. & Jourdan, F. Nouvelles contraintes chronostratigraphiques sur la Formation de Yixian avec implications pour le Jehol Biota. *Paléogéogr. Paléoclimatol. Paléocé.* 487, 399–406 (2017).
8. Zhong, Y. et al. Contraintes géochronologiques de haute précision sur la durée de 'Dinosaur Pompeii' et de la Formation de Yixian. *Natl. Sci. Rev.* 8, nwab063 (2021).
9. White, JDL & Houghton, BF Roches volcanoclastiques primaires. *Géologie* 34, 677–680 (2006).
10. Qi, Z., Barrett, PM & Eberth, DA Comportement social et mortalité de masse chez le dinosaure cératopsien basal *Psittacosaurus* (Début Crétacé, République Populaire de Chine). *Paléontologie* 50, 1023–1029 (2007).
11. Jiang, B. & Sha, J. Analyse préliminaire des environnements de dépôt de la formation Yixian du Crétacé inférieur dans la région de Sihetun, Liaoning occidentale, Chine. *Crète. Rés.* 28, 183–193 (2007).
12. Hedrick, BP et al. Ostéologie et taphonomie d'un assemblage de lits osseux de *Psittacosaurus* de la Formation de Yixian (Crétacé inférieur), Liaoning, Chine. *Crète. Rés.* 51, 321–340 (2014).
13. Rogers, CS et al. Le Pompéi chinois ? Mort et destruction des dinosaures au début du Crétacé de Lujiatun, dans le nord-est de la Chine. *Paléogéogr. Paléoclimatol. Paléocé.* 427, 89–99 (2015).
14. Sereno, PC Taxonomie, morphologie crânienne et relations des dinosaures à bec de perroquet (*Ceratopsia* : *Psittacosaurus*). Dans *New Perspectives on Horned Dinosaurs* (eds Ryan, MJ et al.) 21–58 (Indiana University Press, 2010).
15. Campione, NE, Evans, DC, Brown, CM & Carrano, MT Estimation de la masse corporelle chez les bipèdes non aviaires à l'aide d'un conversion en proportions stylopodiales quadrupèdes. *Méthodes Écol. Évol.* 5, 913–923 (2014).
16. Erickson, GM & Tumanova, TA Courbe de croissance de *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (*Ceratopsia* : *Psittacosauridae*) déduite de l'histologie des os longs. *Zool. J. Linn. Soc.* 130, 551–566 (2000).
17. Erickson, GM, Makovicky, PJ, Inouye, BD, Zhou, C.-F. & Gao, K.-Q. Une table de survie pour *Psittacosaurus lujiatunensis* : aperçu initial de la biologie des populations de dinosaures ornithischiens. *Anat. Rec.* 292, 1514–1521 (2009).
18. Zhao, Q., Benton, MJ, Hayashi, S. & Xu, X. Stades ontogénétiques du dinosaure cératopsien *Psittacosaurus* en histologie osseuse. *Acte Paléontol. Pol.* 64, 323–334 (2019).
19. Morris, P. Un examen des méthodes de détermination de l'âge des mammifères. *Mamm. Rev.* 2, 69–104 (1972).
20. Rowe, T. et al. La contrefaçon de l'*Archaeoraptor*. *Nature* 410, 539–540 (2001).
21. Zhao, Q., Benton, MJ, Xu, X. & Sander, PM Grappes juvéniles uniquement et comportement du dinosaure du Crétacé précoce *Psittacosaurus*. *Acta Palaeontol. Pol.* 59, 827–833 (2013).
22. Vézina, AF Relations empiriques entre la taille des prédateurs et des proies chez les prédateurs vertébrés terrestres. *Écologie* 67, 555–565 (1985).
23. Radlof, FGT & du Toit, JT Les grands prédateurs et leurs proies dans une savane sud-africaine : la taille d'un prédateur détermine sa proie gamme de taille. *J. Anim. Écol.* 73, 410–423 (2004).
24. Haynes, G. Preuve de carnivore rongeur sur le Pléistocène et les os de mammifères récents. *Paléobiologie* 6, 341–351 (1980).
25. Lofroth, EC, Krebs, JA, Harrower, WL & Lewis, D. Habitudes alimentaires du carcajou *Gulo gulo* dans les écosystèmes montagnards britanniques Colombie, Canada. *Sauvage. Biol.* 13, 31–37 (2007).
26. Inman, RM, Magoun, AJ, Persson, J. & Mattisson, J. La niche du carcajou te : Relier la chronologie de la reproduction, la mise en cache, la compétition et le climat. *J. Mammifère.* 93, 634–644 (2012).
27. Landa, A., Strand, O., Swenson, JE & Skogland, T. Wolverines et leurs proies dans le sud de la Norvège. *Peut. J. Zool.* 75, 1292–1299 (1997).
28. Heptner, VG et al. Mammifères de l'Union soviétique. Vol. II, Partie 1b, Carnivora (Belettes ; Espèces supplémentaires) (Smithsonian Institution Bibliothèques et National Science Foundation, 2002).
29. Estes, RD & Goddard, J. Sélection des proies et comportement de chasse du lycaon. *J. Wildl. Géré.* 31, 52–70 (1967).
30. Walther, FR Comportement de vol et évitement des prédateurs chez la gazelle de Tomson (*Gazella thomsoni* Guenther 1884). *Comportement* 34, 184–220 (1969).
31. Gorman, ML, Mills, MG, Raath, JP & Speakman, JR Les coûts élevés de la chasse rendent les lycas vulnérables au kleptoparasitisme par les hyènes. *Nature* 391, 479–481 (1998).
32. Hayward, MW, Hofmeyr, M., O'Brien, J. & Kerley, GIH Préférences de proies du guépard (*Acinonyx jubatus*) (Felidae : Carnivora) : limitations morphologiques ou nécessité de capturer des proies rapidement consommables avant l'arrivée des kleptoparasites ? *J. Zool.* 270, 615–627 (2006).
33. Longrich, NR & Ryan, MJ Marques de dents de mammifères sur les os de dinosaures et d'autres vertébrés du Crétacé supérieur. *Palaeontology* 53, 703–709 (2010).
34. Augustin, FJ, Matzke, AT, Maisch, MW, Hinz, JK & Pfretschner, H.-U. Le plus petit mangeant le plus gros : Les plus anciennes traces d'alimentation de mammifères sur des os de dinosaures du Jurassique supérieur du bassin de Junggar (nord-ouest de la Chine). *Sci. Nat.* 107, 1–5 (2020).
35. Freimuth, WJ, Varricchio, DJ, Brannick, AL, Weaver, LN et Wilson Mantilla, GP Pellets gastriques porteurs de mammifères potentiellement attribuables à *Troodon formosus* dans la localité de Cretaceous Egg Mountain, Two Medicine Formation, Montana, États-Unis. *Paléontologie* 64, 699–725 (2021).
36. Tulborn, T. Traces de dinosaures (Chapman et Hall, 1990).
37. Osmólska, H. Les dinosaures combattants mongols se battaient-ils vraiment ? *Rev. Paléobiol.* 7, 161–162 (1993).
38. Wyenberg-Henzler, T., Patterson, RT & Mallon, JC Concurrence médiée par la taille et structure communautaire dans un Crétacé supérieur assemblage de dinosaures herbivores. *Hist. Biol.* 11, 2230–2240 (2022).
39. Brown, CM, Campione, NE, Wilson Mantilla, GP & Evans, DC Biais de préservation et macroécologiques liés à la taille dans les derniers assemblages de vertébrés terrestres maastrichtiens d'Amérique du Nord. *Paléobiologie* 48, 210–238 (2022).
40. Fordham, E., Freger, H., Hinchman-Dominguez, A., Mitchell, A., Rebelsky, D., Tsou, V., Wheeler, E., Wolter, Z. & Rebelsky, S. A. MIST, Boîte à outils de synthèse d'images mathématiques. Dans *Actes du 46e Symposium technique de l'ACM sur l'enseignement de l'informatique* (eds Decker, A., Eiselt, K., Tims, J. & Alphonse, C.) 599 (Association for Computing Machinery, 2015). <https://doi.org/10.1145/2676723.2691878>.
41. Wadell, H. Volume, forme et rondeur des particules de roche. *J. Géol.* 40, 443–451 (1932).
42. Krumbein, WC & Sloss, LL Stratigraphie et sédimentation (WH Feeman and Company, 1951).
43. Rowe, R. Nouvelle approche d'étalonnage statistique pour le microdiffractomètre Bruker AXS D8 avec détecteur Hi-Star utilisant GADDS logiciel. *Poudre Diff.* 24, 263–271 (2009).

44. Woodward, H., Padian, K. & Lee, AH Squeletochronologie. Dans Bone Histology of Fossil Tetrapodes (eds Woodward, H. et al.) (Université de Californie Press, 2013).
45. Myhrvold, NP Problèmes dans Erickson et al. 2009. *Anat. Rec.* 298, 489–493 (2015).
46. Erickson, GM, Makovicky, PJ, Inouye, BD, Zhou, C.-F. & Gao, K.-Q. Analyse erronée ? Une réponse à Myhrvold. *Anat. Rec.* 298, 1669–1672 (2015).
47. Zhao, Q., Benton, MJ, Sullivan, C., Sander, PM & Xu, X. Histologie et changement postural au cours de la croissance du cératopsien dinosaure *Psittacosaurus lujiatunensis*. *Nat. Commun.* 4, 2079 (2013).
48. Maidment, SCR & Barrett, PM Corrélats ostéologiques pour la quadrupédaité chez les dinosaures ornithischiens. *Acta Palaeontol.* 59, 53–70 (2014).
49. Chapelle, KEJ et al. Une méthode quantitative pour déduire les déplacements locomoteurs chez les amniotes au cours de l'ontogénie, son application à dinosaures et son influence sur l'évolution de la posture. *Paléontologie* 63, 229–242 (2020).
50. Campione, NE MASSTIMATE : Équations d'estimation de la masse corporelle pour les vertébrés. Package R version 2.0-1. <https://CRAN.R-project.org/package=MASSTIMATE> (2020).
51. Damuth, J. & MacFadden, BJ (eds) Taille corporelle dans la paléobiologie des mammifères (Cambridge University Press, 1990).
52. Équipe de base R. <https://www.R-project.org/> (2020).
53. Slater, GJ & Friscia, AR Hiérarchie dans le rayonnement adaptatif : Une étude de cas utilisant le Carnivora (Mammalia). *Évolution* 73, 524–539 (2019).
54. Paradis, E. & Schliep, K. ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35, 526–528 (2019).
55. Rosner, B. Points de pourcentage pour une procédure ESD généralisée à plusieurs valeurs aberrantes. *Technometrics* 25, 165–172 (1983).
56. Millard, SP EnvStats : Un package R pour les statistiques environnementales (Springer, 2013).
57. Posada, D. & Buckley, TR Sélection de modèles et moyenne de modèles en phylogénétique : avantages du critère d'information d'Akaike et des approches bayésiennes par rapport aux tests de rapport de vraisemblance. *Syst. Biol.* 53, 793–808 (2004).
58. Smaers, J. & Mongle, C. <https://www.evomap.io> (2020).
59. Hammer, Ø., Harper, DA & Ryan, PD PAST : progiciel de statistiques paléontologiques pour l'éducation et l'analyse des données. *Palais ontol. Électron.* 4, 4 (2001).
60. Colwell, RK et al. Modèles et estimateurs reliant la raréfaction, l'extrapolation et la comparaison basée sur l'individu et basée sur l'échantillon d'assemblages. *J. Plant Ecol.* 5, 3–21 (2012).
61. Behrensmeyer, AK, Western, D. & Dechant Boaz, DE Nouvelles perspectives sur la paléocéologie des vertébrés à partir d'un assemblage osseux récent blage. *Paléobiologie* 5, 12–21 (1979).
62. Coe, MJ, Dilcher, DL, Farlow, JO, Jarzen, DM & Russell, DA Dinosaures et plantes terrestres. Dans *Origins of Angiosperms and their Biological Consequences* (eds Coe, MJ et al.) 225–258 (Cambridge University Press, 1987).
63. Rogers, RR & Kidwell, SM Un cadre conceptuel pour la genèse et l'analyse des concentrations squelettiques des vertébrés. Dans *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance* (eds Rogers, RR et al.) 1–63 (University of Chicago Press, 2007).
64. Barrett, PM & Wang, X.-L. Dents basales de titanosauriformes (Dinosauria, Sauropoda) de la formation Yixian du Crétacé inférieur de la province du Liaoning, en Chine. *Paléomonde* 16, 265–271 (2007).
65. Owen-Smith, RN Megaherbivores : L'influence de la très grande taille corporelle sur l'écologie (Cambridge University Press, 1988).
66. Matsukawa, M., Shibata, K., Sato, K., Xing, X. & Lockley, MG Te Les écosystèmes terrestres du Crétacé précoce du Jehol Biota sur les modèles de réseau trophique et de flux d'énergie. *Biol. J. Linn. Soc.* 113, 836–853 (2014).
67. Foster, JR Estimations préliminaires de la masse corporelle des genres de mammifères de la Formation de Morrison (Jurassique supérieur, Amérique du Nord). *PaléoBios* 28, 114–122 (2009).
68. Campione, NE & Evans, DC Une relation d'échelle universelle entre la masse corporelle et les dimensions des os des membres proximaux chez les tétrapodes terrestres quadrupèdes. *BMC Biol.* 10, 60 (2012).
69. Van Valkenburgh, B. Prédicteurs squelettiques et dentaires de la masse corporelle chez les carnivores. Dans *Taille corporelle en paléobiologie des mammifères* (eds Damuth, J. & MacFadden, BJ) 181–205 (Cambridge University Press, 1990).

Remerciements

Le manuscrit a bénéficié des contributions de D. Hone, N. Campione, K. Chapelle, L. Dong, S. Evans, B. Hedrick, M. Skrepnick, J. Słowiak-Morkovina, H. Wang et L. Zhang. Assistance méthodologique fournie par T. Dudgeon, D. Fraser, D. Henderson et G. Poirier. Préparation fossile par S. Xie et X. Liu. Financement fourni par la Hainan Vocational University of Science and Technology (à GH) et par le Musée canadien de la nature (à AJL, JCM et X.-CW).

Contributions d'auteur

Conceptualisation : GH, JCM, X.-CW ; Méthodologie : AJL, JCM, RM ; Enquête : GH, AJL, L.-JL, JCM, RM, X.-CW ; Financement acquisition : GH, AJL, JCM, X.-CW ; Rédaction : AJL, JCM, RM, X.-CW

Intérêts concurrents

Les auteurs ne déclarent aucun intérêt concurrent.

Informations Complémentaires

Informations supplémentaires La version en ligne contient des informations supplémentaires disponibles sur <https://doi.org/10.1038/s41598-023-37545-8>.

La correspondance et les demandes de matériel doivent être adressées à JCM

Les informations sur les réimpressions et les autorisations sont disponibles sur www.nature.com/reprints.

Note de l'éditeur Springer Nature reste neutre en ce qui concerne les revendications juridictionnelles dans les cartes publiées et les affiliations institutionnelles.



Open Access Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International, qui permet l'utilisation, le partage, l'adaptation, la distribution et la reproduction sur n'importe quel support ou format, tant que vous donnez le crédit approprié à l'auteur original et à la source, fournir un lien vers la licence Creative Commons et indiquer si des modifications ont été apportées. Les images ou tout autre matériel de tiers dans cet article sont inclus dans la licence Creative Commons de l'article, sauf indication contraire dans une ligne de crédit au matériel. Si le matériel n'est pas inclus dans la licence Creative Commons de l'article et que votre utilisation prévue n'est pas autorisée par la réglementation légale ou dépasse l'utilisation autorisée, vous devrez obtenir l'autorisation directement du détenteur des droits d'auteur. Pour voir une copie de cette licence, visitez <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© Te Auteur(s) 2023