



HAL
open science

Du fonctionnement des sites funéraires aux processus de néolithisation sur le territoire français (néolithique ancien et moyen) : premiers apports de l'approche paléogénétique

Maïté Rivollat

► To cite this version:

Maïté Rivollat. Du fonctionnement des sites funéraires aux processus de néolithisation sur le territoire français (néolithique ancien et moyen) : premiers apports de l'approche paléogénétique. Archéologie et Préhistoire. Université de Bordeaux, 2016. Français. NNT : 2016BORD0045 . tel-01325328

HAL Id: tel-01325328

<https://theses.hal.science/tel-01325328>

Submitted on 2 Jun 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX**

ÉCOLE DOCTORALE Sciences et Environnements
SPÉCIALITÉ Anthropologie biologique

par Maïté RIVOLLAT

**DU FONCTIONNEMENT DES SITES FUNÉRAIRES AUX
PROCESSUS DE NÉOLITHISATION SUR LE TERRITOIRE
FRANÇAIS (NÉOLITHIQUE ANCIEN ET MOYEN) :
PREMIERS APPORTS DE L'APPROCHE
PALÉOGÉNÉTIQUE**

Sous la direction de : Marie-France DEGUILLOUX
et la co-direction de : Christine COUTURE-VESCHAMBRE

Soutenue le 11 avril 2016

Membres du jury :

Mme KEYSER Christine, Professeur, Université de Strasbourg

M. BINDER Didier, Directeur de Recherche, CNRS, Nice

M. HAAK Wolfgang, Docteur, Institut Max Planck, Jena, Allemagne

Mme COUTURE-VESCHAMBRE Christine, Maître de conférences, Université de Bordeaux

Mme DEGUILLOUX Marie-France, Maître de conférences, Université de Bordeaux

Mme BESSE Marie, Professeur, Université de Genève, Suisse

M. ROTTIER Stéphane, Maître de conférences, Université de Bordeaux

Présidente

Rapporteur

Rapporteur

Directrice

Directrice

Examinatrice

Invité

Eternité

Kamal Zerdoumi

Un peu de nos morts
vit en nous
un peu de leur or
luit en nous
Ce sont nos étoiles
dans la nuit du corps
ce sont nos voiles
dans l'ennui des ports

La ressemblance
nous lie aux ancêtres
étrange alliance
du temps et de l'être

Remerciements

Je tiens avant toute chose à remercier M. Didier BINDER (CEPAM - UMR 7264, Nice) et M. Wolfgang HAAK (Max Planck Institute, Jena, Allemagne) pour me faire l'honneur d'être les rapporteurs de ce travail. Merci également aux Professeurs Marie BESSE (Université de Genève, Suisse) et Christine KEYSER (Université de Strasbourg) pour avoir accepté d'en être les examinatrices, ainsi qu'à M. Stéphane ROTTIER (PACEA - UMR 5199, Bordeaux) pour sa participation à ce jury.

Ce travail a été rendu possible grâce à une allocation ministérielle de doctorat de l'Université de Bordeaux et au soutien financier de l'École doctorale Sciences et environnements. Une grande partie des analyses paléogénétiques menées ont été financées grâce au projet "Diversité biologique et culturelle de l'Homme de la fin de la Préhistoire à la Protohistoire" (DHP). Ce Projet dépendant du LaScArBx a bénéficié d'une aide de l'Etat gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d'avenir portant la référence ANR-10-LABX-52 (direction : S. ROTTIER ; Université de Bordeaux, LaScArBx-ANR ; 2012-14). L'Institut national de recherches archéologiques préventives (Inrap) a également financé les analyses pour le site de Fleury-sur-Orne.

J'adresse mes remerciements les plus chaleureux et les plus sincères à Marie-France DEGUILLOUX, ma co-directrice puis directrice de thèse. Tu as accepté le pari de travailler avec moi alors que je parlais de quasiment rien, tu m'as accompagnée tout au long de ces trois années avec une foi sans faille et m'as apporté ton savoir et ta clairvoyance. Je te remercie de ton investissement et de ta confiance, de ta disponibilité et de tes encouragements. Tu as su me donner confiance en ce que je fais, et tu as toujours su me montrer le positif là où je ne voyais que des problèmes. Tu m'as aussi donné la liberté de m'investir dans des projets extérieurs à la thèse, notamment des chantiers de fouille qui m'ont permis de m'épanouir tant du point de vue professionnel que personnel. Ces derniers mois en particulier, denses pour le moins qu'on puisse dire, ont montré une synergie joliment efficace entre nous ! J'espère que l'avenir nous réserve une collaboration pérenne... Merci !!

Un très grand merci également à Christine COUTURE-VESCHAMBRE, ma directrice puis co-directrice de thèse. Merci d'avoir assuré le bon déroulement administratif de ces années de thèse. Vous vous êtes montrée à l'écoute et disponible quand j'en avais besoin, toujours avec le sourire. Vous avez toujours su apporter un regard extérieur à mon travail qui a permis de révéler les faiblesses que l'on finit par ne plus voir. Cette prise de distance a été tout à fait bénéfique !

Pour ce qui est du volet technique de ce travail, d'immenses remerciements vont à Marie-Hélène PEMONGE. C'est grâce à toi et à ton investissement que toutes ces analyses (et il y en a eu !!) ont pu être menées à bien. Je n'aurais rien pu faire toute seule ! Et tu m'as aussi apporté ton savoir : sans toi mes connaissances seraient restées bien médiocres. Les discussions en salle blanche pendant les longues heures de broyage et d'extraction de nos centaines d'échantillons resteront gravées dans ma mémoire ! Merci de m'avoir apporté ton soutien, ton rire et tous tes conseils. J'espère que l'avenir nous permettra de continuer à travailler ensemble.

Un très grand merci également à Fanny MENDISCO pour ta participation cruciale à ce travail. Tu m'as aidée à constituer les bases de données, notamment celle des séquences mitochondriales modernes qui ont demandé plusieurs mois de travail... Tu m'as appris pas à pas à apprivoiser le design des multiplex SNPs, les analyses statistiques, ainsi qu'à faire face à de nombreux problèmes, tant pratiques que conceptuels, et à les résoudre. Ta présence a toujours été un soutien très utile tout au long de ces mois d'apprentissage et c'est un plaisir que notre relation se soit transformée en amitié !

Je remercie très chaleureusement Stéphane ROTTIER (PACEA) pour avoir été à l'origine de cette thèse. Le site de Gurgy "Les Noisats" a inspiré ce sujet en fournissant une série idéale pour répondre à de nombreuses questions sur le Néolithique. Elle représente la plus grande part de ce travail, qui n'aurait pu être possible sans l'anticipation des analyses paléogénétiques, les prélèvements propres et les études de faisabilité effectuées pendant plusieurs années par des masters 2 et CDD. Tout ceci a notamment été possible grâce au projet DHP que tu as dirigé entre 2012 et 2014. Merci Stéphane d'avoir su voir loin ! Nos échanges ont toujours été constructifs et ta disponibilité et ton investissement m'ont aidée non seulement pour l'étude de Gurgy, mais aussi pour l'ensemble de mon travail.

Cette thèse n'aurait pas non plus été possible sans l'accès aux autres vestiges humains qui l'ont constitué. Mes remerciements sont d'autant plus importants que les analyses paléogénétiques sont destructrices : les échantillons fournis représentent ainsi des dons inestimables.

Un grand merci à Clément FELIU (UMR 7044 - Inrap), Philippe LEFRANC (UMR 7044 - Inrap) et Hélène REVEILLAS (PACEA - Inrap puis Communauté Urbaine de Bordeaux) pour m'avoir non seulement donné accès aux vestiges d'Obernai, mais aussi pour avoir contribué à une discussion constructive et passionnante à leur sujet. Un merci particulier à Hélène pour l'écriture de l'article : notre binôme a été d'une efficacité redoutable et ça a été un plaisir de travailler avec toi ! J'espère que cette collaboration perdurera longtemps.

Merci à Frédéric CORDIER (Inrap) et à Yves GLEIZE (PACEA - Inrap) pour l'accès aux échantillons de Loriol-sur-Drôme "Clos Chauvin".

Un grand merci à Emmanuel GHESQUIERE (Inrap) et à Philippe CHAMBON (CNRS) pour m'avoir associée à l'équipe du site de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" et pour

m'avoir donné accès à ces vestiges. J'espère que la suite des fouilles nous apportera de nombreuses nouvelles données à exploiter !

Merci enfin à Bruno BOULESTIN (PACEA) et à Valérie MORTREUIL (médiatrice du patrimoine de la communauté de communes de la Haute-Saintonge) pour m'avoir donné accès aux échantillons de Germignac "Le Bois du Bourg".

Je remercie grandement le laboratoire PACEA, ainsi que les deux équipes directoriales successives pendant lesquelles j'ai réalisé ma thèse, celle de Bruno MAUREILLE, Catherine FERRIER et Dominique CASTEX pour l'équipe A3P, puis celle d'Anne DELAGNES et Christine COUTURE-VESCHAMBRE. Ainsi, dès mon master recherche, j'ai pu bénéficier des meilleures conditions de travail. Le laboratoire PACEA m'a ensuite permis, pendant la thèse, d'accéder à toutes infrastructures de la plateforme de paléogénétique et ainsi de mener à bien toutes les analyses nécessaires à mon sujet.

Je remercie Christophe BOURRI, Adline DELCAMP et Erwan GUICHOUX de la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux sur le site de Pierroton pour l'accès à la technologie Sequenom et la mise en place des analyses SNPs.

La majeure partie de mon travail de thèse s'est déroulée à PACEA, mais je remercie l'IdEx de l'Université de Bordeaux de m'avoir offert l'opportunité de bénéficier d'une bourse mobilité internationale. Merci à Priscilla BAYLE (PACEA) pour le coup de pouce sans doute décisif dans la constitution du dossier. J'ai ainsi pu séjourner trois mois à Londres à l'*University College London*. Je remercie chaleureusement Mark G. THOMAS pour son accueil au sein de son équipe du MACE au département *Genetics, Evolution and Environment*. Un merci très particulier à Pascale GERBAULT qui m'a formée là-bas aux outils de modélisation par coalescence. Tu as pris le temps et la patience de m'apprendre le b.a.-ba de plusieurs logiciels et concepts, et les deux visites que j'ai pu faire par la suite n'ont fait que confirmer cette bonne entente et cette belle dynamique entre nous. J'ai hâte de poursuivre nos travaux et notre collaboration ! Un grand merci également à toute l'équipe sur place pour son accueil si chaleureux : Lawrence BELLAMY, Kate BROWN, Yoan DIEKMAN (your help was precious !), David DIEZ DEL MOLINO (What !!!! ^^), Zuzana FALTYSKOVA (many thanks for the Cambridge trip, so great !), Liz GALLAGHER, Stuart PETERS, Anna RUDZINSKI, Adrian TIMPSON, Catherine WALKER (your family, your guest room, our conversations in the early morning and our bad feelings about R will always remain in my mind !).

J'ai également eu l'opportunité d'aller fouiller en Bulgarie pendant les deux premières années de ma thèse, en partie grâce au financement de l'Association française des femmes diplômées des universités (AFFDU), je l'en remercie. Merci donc à Malgorzata GREBSKA-KULOWA (Musée historique de Blagoevgrad, Bulgarie) et à toute l'équipe d'Ilindentsi. Un merci très particulier à Laure SALANOVA et à Julien VIEUGUE (CNRS) pour les échanges scientifiques qu'on a eu, pour votre amitié et votre confiance.

L'étude du site de Gurgy, qui s'est avérée très fructueuse, a permis de mettre en place des collaborations solides et efficaces. Merci à Mona LE LUYER, à Mélie LE ROY, à Fanny MENDISCO, à Léonie REY et à Aline THOMAS (Gurgy girls forever !! ^^), et bien sûr à Stéphane ROTTIER pour avoir supervisé cette petite équipe. Merci à Didier SAINT-MARC, Antoine BREMOND et Audrey SAFI pour leur investissement dans les analyses des vestiges et à Clément COUTELIER pour son aide SIG.

Un grand merci à Christophe BESSON pour le coup de pouce informatique et l'installation d'une interface linux sur mon PC... Cela m'a apporté un gain de temps et d'efficacité non négligeable.

Mon manuscrit final a également bénéficié de l'œil acéré de mes relecteurs et correcteurs, que je remercie très vivement, Antony COLOMBO et Mathilde SAMSEL. Je ne vous ai pas facilité la tâche avec les délais que je vous ai imposés, mais vous avez réagi avec efficacité et rapidité, pour m'aider à améliorer le résultat final : merci !!

Merci à tous les membres du laboratoire pour les échanges, les discussions, le soutien tout au long de ma présence dans ses murs, ainsi qu'à l'extérieur au cours des colloques. Je profite également de ces pages pour adresser un grand merci à mes directrices de master, Dominique CASTEX et Anne-marie TILLIER, pour m'avoir mis le pied à l'étrier et sans qui je n'aurais pas persévéré dans cette voie. Dominique, les campagnes de Bruch ont toujours été une bouffée d'air frais pendant toutes ces années ! Et votre confiance aveugle en moi reste une source de courage et continue de me faire chaud au cœur !

Parce qu'une thèse, ça occupe tout notre temps pendant plusieurs années, on finit par se construire une nouvelle famille pour pouvoir y faire face. Antony COLOMBO, Sacha KACKI, Arwa KHARABI, Caroline LAFOREST, Mona LE LUYER, Mélie LE ROY, Thi Thuy Nga NGUYEN, Kevin SALESSE, Mathilde SAMSEL, amis néo-docteurs et doctorants, avec qui j'ai traversé toutes ces épreuves, vous êtes le noyau de cette famille de cœur. Notre entente, notre amitié, nos voyages, nos projets, tout cela a dépassé de très loin ce que j'attendais d'une relation avec des collègues de travail... Je vous remercie tous pour tous ces moments et je suis certaine que ce que nous avons créé transcendera les distances que la vie va imposer entre nous. Et je n'oublie évidemment pas tous les autres compagnons d'infortune que la thèse a rassemblé au laboratoire, que souvent le manque de temps ou l'éloignement ne m'a pas permis de mieux connaître : Aurélie ANDRE, Eric ANDRIEUX, Nicolas ANTUNES, Mickaël BAILLET, Solène CAUX, Mathilde CERVEL, Luc DOYON, Nada ELIAS, Elsa GAROT, Pierre GUYOMARC'H, Lysianna LEDOUX, Alexandre LEFEBVRE, Camille LESAGE, Marie MATU, Tiphaine MAURIN, Valentine MEYER, Caroline PARTIOT, Léonie REY, Daniela ROSSO, Géraldine SACHAU, Anthony SECHER, Vanessa URZEL.

Un merci très spécial à mes amis d'ici. Pauline, mon p'tit, notre rencontre a été une évidence dès le premier jour, et quelque chose me dit qu'il en sera toujours ainsi ! Elo, tu as toujours été présente avec la faculté de me faire rire et oublier le reste... Rien n'aurait été pareil sans vous !! Et les bols d'air qu'on a pu faire ensemble ont été vraiment salvateurs ! Le hockey aussi a participé à me faire conserver un équilibre mental digne de ce nom... Alors merci aux fidèles avec qui j'ai passé des si bons moments à la patinoire, au Connemara et ailleurs : Thierry, Maxime, Christophe, Mathilde, Aurel, Josépha, Nathalie, Louise, Aymeric... Merci aussi à toi, Mathieu, pour avoir partagé ton expérience et pour avoir toujours gardé cette confiance aveugle en moi qui m'a beaucoup aidée ! Et merci à toi, Matthias, pour avoir contribué à me rendre une apparence pas trop déplorable ces trois dernières années...

Un immense merci à vous tous, amis éparpillés aux quatre coins de la France et d'ailleurs... Babou, malgré une distance difficile à réduire, tu as toujours été là, à l'écoute et curieuse, et nos conversations sans fin m'ont toujours permis de retrouver le sourire ! Marlène, depuis le temps, les choses ne changent pas, merci pour toutes ces années de partage ! Justine et Paulo, nos vacances à Madère ont été le bol d'air le plus important de ces derniers mois, et je suis vraiment heureuse d'être partie avec vous !! Johanne, merci pour ta bonne humeur et ton entrain constants ! Kim, c'est un parfait bonheur de t'avoir retrouvée à Londres après toutes ces années, merci de m'avoir fait entrer dans ton monde ! Et merci à Jacquélien et Rob d'être restés aussi fidèles à vous-même ! Anaïs et Nico, Ani, Gishly, Pierrine, Vanessa et Stephen, Joris, Mika, Arnaud, Laura, Lucile, Louise, Danielle et Sara, Françoise, Anne et Cédric, Elena et Fred, Bertrand et Hervé, Svet, Christine et Alain, Pia, Gisèle, merci d'avoir été dans mon entourage et de m'avoir permis des évasions plus ou moins lointaines, toujours efficaces !

Merci enfin à tous les membres de ma famille : on dit que dans toutes les familles "il y a des histoires", et bien pas chez nous ! L'harmonie qu'on y trouve a toujours été source de réconfort, de chaleur et de bien-être pour moi. Ne changez jamais ! Merci à Sylvaine et Jean, Adrien, Valentin, à David et Nathalie, Duncan, à Marie, Aurélien, Jordane, Sacha, à Edgar et Katia, Nina. Merci à Papy et Danielle. Mamie, je ne t'oublie pas, merci...! Merci à Papy et Jeanine, Annick et Roger, Adrien, Thibault, Isabelle, Elise, Thomas, Marie-Pierre et Didier, Marine, Loïc. Merci aussi à la grande famille d'être toujours curieuse et intéressée : Yves et Suzanne, Juliette. Merci à ceux qui ont pris la peine de traverser les frontières et la France pour venir me voir ! Marie, tous ces moments partagés n'ont été que du bonheur !

Enfin et surtout, merci à mes parents et à Nathan. Vous êtes ce que j'ai de plus cher, et si j'en suis là aujourd'hui, c'est par ce que j'ai vécu avec vous et grâce à vous ! Je vous aime.

Table des matières

Remerciements	1
Table des matières	7
Table des tableaux	11
Table des illustrations	13
Introduction	17
Partie I. Le Néolithique en contexte.....	21
Chapitre 1. La Néolithisation de l'Europe, données archéologiques.....	21
1. Du Proche-Orient à l'ouest de l'Europe	21
1.1. L'apparition d'un nouveau mode de vie au Proche-Orient	21
1.2. Un important changement social et démographique	25
1.3. L'apparition de différentes théories de diffusion	26
1.4. La formation de deux courants de Néolithisation distincts	28
1.5. La Néolithisation de l'Europe centrale	30
1.6. La Néolithisation de l'Europe méditerranéenne	34
2. Les débuts du Néolithique dans le territoire de la France actuelle.....	39
2.1. L'Alsace	40
2.2. La vallée du Rhône.....	43
2.3. Le Bassin parisien	46
2.4. La Normandie.....	50
2.5. Le Centre Ouest.....	53
Chapitre 2. Ce que les données paléogénétiques et paléogénomiques apportent à la reconstitution des processus de Néolithisation	57
1. Les données de la génétique.....	57
1.1. Les marqueurs classiques ou l'hypothèse de diffusion démique	57
1.2. Les marqueurs uni-parentaux ou l'hypothèse intégrationniste	59
1.3. Limites de ces données génétiques.....	59
2. ADN ancien, nouvelles données, nouvelles hypothèses : un état des lieux	60
2.1. Approche paléogénétique : marqueurs uni-parentaux.....	61
2.1.1. Paléolithique et Mésolithique: les chasseurs-cueilleurs européens.....	61
2.1.2. Les premiers fermiers.....	63
2.1.3. Le Néolithique récent et l'Âge du Bronze.....	68
2.2. Approche paléogénomique : nouvelles données	69
2.3. Apport de l'ADN ancien à une meilleure compréhension du fonctionnement funéraire et social des groupes néolithiques.....	74

Chapitre 3. Objectifs et problématiques	77
Partie II. Matériel et Méthodes	83
Chapitre 1. Matériel : des échantillons anciens issus de sites archéologiques répartis dans une large partie de la France.....	83
Chapitre 2. Méthodes.....	86
1. Principes et objet d'étude.....	86
1.1. L'ADN mitochondrial.....	87
1.2. Le chromosome Y	88
1.3. Apports des marqueurs uniparentaux à l'étude de l'histoire de l'homme	89
1.4. Limites de l'ADN ancien	90
1.4.1. La conservation	90
1.4.2. La contamination	91
2. Analyses de l'ADN ancien.....	92
2.1. Prélèvements	92
2.2. Fonctionnement de la Plateforme de paléogénétique.....	93
2.3. Préparation et extraction.....	93
2.3.1. Préparation des échantillons	93
2.3.2. Extraction de l'ADN.....	94
2.3.2.1. ADN ancien	94
2.3.2.2. ADN moderne.....	94
2.4. Analyses appliquées aux extraits d'ADN	95
2.4.1. Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs).....	95
2.4.1.1. Principes du design des SNPs.....	95
2.4.1.2. Les multiplex M24 et M28	96
2.4.1.3. Réaction iPLEX™ Gold.....	97
2.4.2. Amplification de la région HVR-I par PCR.....	98
2.4.3. Séquençage	99
2.5. Critères d'authentification	99
3. Analyse des données	100
3.1. Outils	100
3.1.1. Mise en forme des séquences ADN	100
3.1.2. Etablissement des haplotypes et regroupements.....	100
3.2. Matériel de comparaison	100
3.2.1. Base de donnée de comparaison : ADN ancien	100
3.2.2. Base de donnée de comparaison : ADN moderne.....	102

3.3.	Analyses statistiques	103
3.3.1.	Description génétique	103
3.3.2.	Mesures génétiques	104
3.3.3.	Représentations graphiques des affinités génétiques	104
3.3.4.	Tests exact de différenciation	105
4.	Système d'Information Géographique : outil pour une analyse spatiale des données	106
5.	Modélisations par coalescence	106
Partie III. Analyse paléogénétique des sites.....		109
Chapitre 1. La nécropole d'Obernai - Premières données paléogénétiques pour les groupes Grossgartach, Planig-Friedberg et Roessen dans l'est de la France		109
1.	Introduction et questionnements	109
2.	Article : Ancient mitochondrial DNA from the Middle Neolithic necropolis of Obernai (French Rhine region) provides first insight on the local dynamics of LBK-derived groups - Maïté Rivollat, Hélène Réveillat, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Pierre Justeau, Christine Couture-Veschambre, Philippe Lefranc, Clément Féliu, Marie-France Deguilloux	114
Chapitre 2. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" - Le plus ancien ensemble funéraire chasséen de la moyenne Vallée du Rhône		131
1.	Introduction et questionnements	131
2.	Résultats	135
Chapitre 3. La nécropole de Gurgy "Les Noisats" - Premières données paléogénétiques du Bassin parisien pour le Néolithique moyen		138
1.	Introduction et questionnements	138
2.	Gurgy : point de rencontre des deux courants de Néolithisation ?.....	143
2.1.	Article : When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin - Maïté Rivollat, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Audrey Safi, Didier Saint-Marc, Antoine Brémond, Christine Couture-Veschambre, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux	143
2.2.	Mise à jour de l'analyse à partir des récentes publications de données de comparaison	160
3.	La modélisation par coalescence pour discuter des hypothèses.....	164
	Article : Investigating mtDNA relationships in Neolithic Western Europe through serial coalescent simulations - Maïté Rivollat, Stéphane Rottier, Christine Couture, Marie-Hélène Pemonge, Fanny Mendisco, Mark G. Thomas, Marie-France Deguilloux, Pascale Gerbault	164

4.	L'apport de la paléogénétique à l'étude du site de Gurgy	172
	Article : Distinct ancestries for similar funerary practices? A GIS analysis that compares funerary with biological and aDNA data from the Middle Neolithic necropolis Gurgy "Les Noisats" (Yonne, France) - Mélie Le Roy‡, Maïté Rivollat‡, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Clément Coutelier, Christine Couture, Anne-marie Tillier, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux	172
5.	Discussion générale sur le site de Gurgy	192
Chapitre 4. La nécropole Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" de type Passy - Nouvelles perspectives sur le nord de la France, résultats préliminaires		196
1.	Introduction et questionnements	196
2.	Résultats	201
3.	Discussion	203
Chapitre 5. La tombe de Germignac, "Le Bois du Bourg" - La plus ancienne sépulture néolithique du Centre Ouest (5 200 - 4 800 cal. BC)		209
1.	Introduction et questionnements	209
2.	Résultats	212
3.	Proposition de discussion	213
Partie IV. Discussion		215
1.	Résumé des données obtenues	215
2.	Les processus de Néolithisation à l'ouest de l'Europe - Apport des données mitochondriales obtenues sur les groupes fermiers du territoire français	218
2.1.	Une continuité génétique claire avec les groupes du courant danubien.....	218
2.2.	Le métissage de descendants issus des deux vagues de diffusion néolithique.	220
2.3.	Un métissage des groupes chasseurs-cueilleurs croissant vers l'ouest de l'Europe	222
3.	La patrilocalité, hypothèse d'un mode matrimonial et d'interaction entre les groupes	225
4.	L'implication des lignées maternelles au niveau de la structuration des espaces funéraires	227
Conclusion et perspectives.....		233
Bibliographie.....		239
Annexes		265

Table des tableaux

Tableau 1. Nombre d'individus ayant fait l'objet d'une analyse paléogénétique et nombre d'extractions effectuées pour chaque site	84
Tableau 2. <i>Summary statistics</i> mesurés par le logiciel Arlsumstat (version 3.5.1.3.).....	103
Tableau 3. Caractéristiques biologiques, échantillons prélevés et culture associée des individus d'Obernai	112
Tableau 4. Dates radiocarbone des trois individus néolithiques inhumés à Loriol-sur-Drôme, "Le Clos Chauvin"	132
Tableau 5. Résultats des SNPs selon le multiplex M24 sur les échantillons de Loriol-sur-Drôme.....	135
Tableau 6. Résultats des PCR faites sur la séquence HVR-I de l'individu A 25 de Loriol-sur-Drôme.....	136
Tableau 7. Séquences HVR-I des manipulateurs de Loriol-sur-Drôme.....	136
Tableau 8. Résultats des analyses paléogénétiques effectuées sur les individus du site de Fleury-sur-Orne	202
Tableau 9. Séquences des manipulateurs des vestiges de Fleury-sur-Orne	203
Tableau 10. Résultats des SNPs selon le multiplex M28 sur les échantillons de Germignac "Le Bois du Bourg"	212

Table des illustrations

Figure 1. Datation et localisation des différents foyers de domestication et voies de diffusion néolithiques	22
Figure 2. Schéma de l'évolution des composantes néolithiques dans le foyer proche-oriental	23
Figure 3. Céramique peinte du groupe Kremenik-Kovacevo. Site de Kovacevo.	29
Figure 4. Céramique imprimée caractéristique de Pont de Roque-Haute (n° 1-2) et Peiro Signado (n° 3-4-6-7).....	29
Figure 5. Carte montrant la distribution des premières sociétés de fermiers dans l'ouest de l'Eurasie avec les dates des épisodes majeurs des migrations humaines (cal. BC).....	30
Figure 6. Carte de répartition des vestiges de Céramique de La Hoguette et du Limbourg ...	36
Figure 7. Localisation des cinq sites étudiés	39
Figure 8. Groupes et sous-groupes régionaux dans le Bassin du Rhin et le Bassin parisien ..	41
Figure 9. Frise chronologique récapitulative des cultures du Néolithique ancien et moyen de la Basse-Alsace et positionnement chronologique du site d'Obernai.....	43
Figure 10. Distribution géographique des sites de la première étape du Néolithique ancien autour de 5 800 avant notre ère (à gauche), de la seconde étape du Néolithique ancien entre 5 600 et 5 200 avant notre ère (au milieu) et de la troisième étape du Néolithique ancien entre 5 200 et 4 900 avant notre ère (à droite).	45
Figure 11. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques de la moyenne vallée du Rhône et positionnement chronologique du site de Loriol-sur-Drôme.....	46
Figure 12. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques du sud du Bassin parisien et positionnement chronologique du site de Gurgy "Les Noisats"	47
Figure 13. Sites de la culture de Cerny : niveaux d'occupation divers, sites de hauteur et sites funéraires, identification des trois principaux ensembles actuellement reconnus : type Rots (cf. I.1-2.3), type Passy et type Malesherbes.	49
Figure 14. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques en Normandie et positionnement chronologique du site de Fleury-sur-Orne.....	51
Figure 15. Répartition des sites de la deuxième moitié du Néolithique moyen I en Normandie. En hachuré, extension hypothétique du groupe Cerny Barbuise dans le Bassin parisien, du groupe Chambon dans le Val de Loire et du groupe Castellec dans le Morbihan.....	52
Figure 16. Carte de répartition des sites du Néolithique atlantique, des sites "péricardiaux", des armatures du Bétay (Néolithique ancien évolué) et des découvertes de <i>Columbella rustica</i>	54
Figure 17. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques du Centre Ouest et positionnement chronologique du site de Germignac	55
Figure 18. Carte basée sur la première composante de l'ACP construite à partir des fréquences de 95 gènes sur les populations européennes.....	58

Figure 19. Répartition des haplogroupes mitochondriaux de chasseurs-cueilleurs 1) avant l'arrivée des premiers fermiers (N=58), 2) après l'arrivée des premiers fermiers (N=33)	62
Figure 20. Répartition des haplogroupes mitochondriaux au Proche-Orient et en Anatolie (N=41)	64
Figure 21. Répartition des haplogroupes mitochondriaux des premiers fermiers (>4000 cal. BC) : 1) dans l'ensemble de l'Europe (N=407), 2) en Transdanubie (N=155), 3) en Europe centrale (N=180), 4) en Europe du sud (N=72).	66
Figure 22. Développement des composantes mitochondriales en Europe centrale de la fin du Mésolithique à aujourd'hui. HGC = Chasseurs-cueilleurs d'Europe centrale ; LBK = Rubané ; RSC = Roessen ; SCG = Schöningen ; BAC = Baalberge ; SMC = Salzmünde ; BEC = Bernburg ; CWC = Corded Ware ; BBC = Bell Beaker ; UC = Unetice ; CEM = Métapopulations actuelles d'Europe centrale. (Brandt <i>et al.</i> 2013).....	68
Figure 23. Analyse en Composante Principale (ACP) de 777 échantillons modernes de l'Eurasie de l'ouest (gris), avec 221 échantillons anciens, nommés par cultures (E/M/LN, Néolithique ancien/moyen/récent ; LBK, <i>Linearbandkeramik</i> ; E/WHG, chasseurs-cueilleurs de l'est/de l'ouest; EBA, Âge du Bronze ancien ; IA, Âge du Fer ; LNBA, Néolithique récent et Âge du Bronze).	71
Figure 24. Modélisation de la relation entre populations européennes et non-européennes. En bleu, populations actuelles ; en rouge, populations anciennes ; en vert, populations ancestrales reconstruites. ANE = chasseurs-cueilleurs de l'est de l'Europe, WHG = chasseurs-cueilleurs de l'ouest, EEF = premiers fermiers européens, MA1 = individu Mal'ta 1 publié par Raghavan et al. 2014.....	73
Figure 25. Structure de l'ADN mitochondrial	87
Figure 26. Le chromosome Y	88
Figure 27. Carte de répartition des haplogroupes mitochondriaux dans le monde	89
Figure 28. Carte de répartition des haplogroupes du chromosome Y dans le monde	90
Figure 29. Schéma des SNPs utilisés dans le design M24 : 22 SNPs mitochondriaux (gauche) et deux SNPs du chromosome Y (droite).....	96
Figure 30. Schéma des SNPs utilisés dans le design M28 : 18 SNPs mitochondriaux (gauche) et dix SNPs du chromosome Y (droite)	97
Figure 31. Réaction iPLEX Gold technology	98
Figure 32. Sites ayant livré du matériel paléogénétique mitochondrial du Paléolithique au Néolithique final.....	101
Figure 33. Populations modernes utilisées	102
Figure 34. Network des haplogroupes mitochondriaux	105
Figure 35. Obernai (Bas-Rhin), plan de l'emprise de fouille et emplacement des sépultures néolithiques (rouge).....	110
Figure 36. Obernai (Bas-Rhin), sépulture OB 4001.....	111
Figure 37. Obernai (Bas-Rfin), sépulture OB 4022, avec anneaux-disques.	111

Figure 38. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme), plan général de la zone A qui concentre les vestiges néolithiques.....	131
Figure 39. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme), plan des trois sépultures et leur position dans le site	133
Figure 40. Gurgy "les Noisats" (Yonne), plan de la nécropole néolithique.....	139
Figure 41. Gurgy "Les Noisats" (Yonne), sépultures GLN 245B (à gauche) et GLN 255 (à droite), illustration de la variabilité des positions des inhumés.	140
Figure 42. Cartes des sites publiés (en couleur) depuis l'article Rivollat et al. 2015 dont les séquences ont été ajoutées aux analyses (la numérotation suit celle de la figure 3 de l'article).	160
Figure 43. ACP basée sur les fréquences d'haplogroupes mitochondriaux et cercle des corrélations.	162
Figure 44. MDS créée à partir des valeurs de <i>Fst</i>	163
Figure 45. Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados), plan de l'emprise de fouille de la nécropole néolithique moyen.	197
Figure 46. Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados), sépulture 26-5, avec notamment 20 ovi-caprins disposés autour du corps.	199
Figure 47. Distribution des séquences HVR-I (haplotypes) et des haplogroupes obtenus sur le site de Fleury-sur-Orne.....	204
Figure 48. Network effectué selon la méthode <i>Median-Joining</i> sur les séquences mitochondriales HVR-I disponibles pour les populations néolithiques et chasseurs-cueilleurs antérieures à 3 600 cal. BC.....	206
Figure 49. Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime), disques en test de lamellibranche.	211
Figure 50. Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime), anneau-disque.....	211
Figure 51. Sites de notre étude en rouge, inclus dans la carte des sites ayant livré des séquences mitochondriales anciennes (voir légende de la figure 33)	217
Figure 52. Synthèse des différents éléments d'origine cardiale retrouvés dans le Bassin parisien et en Alsace autour de 5 100 cal. BC.....	221
Figure 53. Fréquences d'haplogroupes U4 et U5 au sein des populations néolithiques antérieures à 4 000 cal. BC.....	224
Figure 54. Schéma des modélisations par coalescence pour quantifier la participation de chaque groupe à la constitution du pool mitochondrial de Gurgy : chasseurs-cueilleurs (HG), Néolithique d'Europe centrale (CF) et d'Europe du sud (SF).....	236

Introduction

Le Néolithique est l'une des étapes majeures de l'histoire de l'humanité. Les causes de son apparition ne sont toujours pas parfaitement résolues : des explications rationnelles et scientifiquement soutenues ont été proposées (pression démographique, changements climatiques...), ainsi que d'autres beaucoup plus originales (aliens, xénophobie, hormones..., voir p. 383 dans Barker 2006). Cependant, si ces causes posent toujours question, les faits sont là : l'humanité, de façon quasiment simultanée dans différents points du monde, est passée d'un mode de vie basé sur la chasse et le nomadisme à un mode de vie radicalement différent basé sur l'agriculture et l'élevage, la sédentarité et la mise en place de nouvelles techniques comme la céramique. En Europe, cela s'est manifesté à partir de 8 600 cal. BC par la diffusion de ce mode de vie depuis le Proche-Orient jusqu'à l'océan Atlantique vers 4 500 cal. BC. Le débat a été très vif dans la communauté scientifique pendant des décennies pour déterminer les modalités de cette diffusion : a-t-elle été culturelle, propagée de proche en proche ? ou a-t-elle été portée par des migrations massives de populations venues du Proche-Orient, berceau du Néolithique européen ? Depuis les années 1970 et les travaux unis de l'archéologue J. Ammerman et du généticien L. Cavalli-Sforza, l'hypothèse de diffusion démique a été validée. Elle a ensuite été nuancée et déclinée en plusieurs niveaux de migrations et de mélanges avec les populations locales (*leapfrog*) face à la diversité culturelle présente sur l'ensemble du territoire européen. Les années 2000 ont apporté les premières données paléogénétiques qui ont permis d'accéder directement aux pools génétiques des populations néolithiques et ainsi de discuter de ces modes de diffusion à la fois avec les données archéologiques et les données biologiques. La richesse et la diversité des premières cultures néolithiques sur l'ensemble du territoire européen rendent d'autant plus complexe la lecture de ces éléments et de leurs relations.

Dans ce contexte d'acquisition de nouvelles données pour permettre des discussions plus multidisciplinaires, le territoire français a été délaissé. Seules trois séquences mitochondriales du Néolithique moyen ont été publiées dans le Centre Ouest (Deguilloux *et al.* 2010), mais elles ne permettent pas de discuter des modalités de déplacement des groupes pionniers néolithiques. En effet, le Néolithique ancien est plus à même de documenter les événements démographiques et migratoires dans la mesure où il en conserve les traces "fraîches". Ainsi l'objectif de ce travail est d'apporter des données paléogénétiques inédites permettant la discussion de ces événements à l'échelle du territoire français.

Ce travail a tout d'abord été conçu autour de la nécropole de Gurgy "Les Noisats", située dans le sud du Bassin parisien. Grande nécropole contenant 128 individus, datée de la fin du Néolithique ancien et du Néolithique moyen, Gurgy était le site idéal pour initier les questionnements d'ordre populationnel pour le nord de la France. Il faisait également partie d'un grand projet "Diversité biologique et culturelle de l'Homme de la fin de la Préhistoire à la Protohistoire (DHP)", dirigé par S. Rottier (PACEA - UMR 5199), facilitant les échanges interdisciplinaires. L'objectif était non seulement de documenter les processus migratoires dans la région, mais également d'apporter un regard neuf sur l'organisation de la nécropole, qui pose par ailleurs des problèmes de compréhension. Le déroulement de ce travail de thèse a fait évoluer cette première conception du sujet, l'amenant non seulement à considérer la nécropole de Gurgy "Les Noisats", mais également à s'élargir à d'autres sites de régions différentes. Ainsi, nous avons ajouté la nécropole d'Obernai en Alsace, grâce à H. Réveillas (Inrap puis Service d'Archéologie Préventive de Bordeaux Métropole, PACEA - UMR 5199). Nous avons également joint la nécropole de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" en Normandie, dans le cadre d'une étude interdisciplinaire dirigée par E. Ghesquière (Inrap) et P. Chambon (CNRS - UMR 7041). Enfin, les vestiges de Germignac en Charente-Maritime, confiés par B. Boulestin (PACEA - UMR 5199), et ceux de Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" dans la Drôme, confiés par Y. Gleize (Inrap, PACEA - UMR 5199), ont augmenté notre corpus. Ces sites, répartis dans une large partie du territoire français, recouvrent une fourchette chronologique s'étendant du Néolithique ancien au milieu du Néolithique moyen. Ils nous donnent la possibilité de documenter les mouvements de populations à cette période pas seulement pour le Bassin parisien, mais sur un territoire beaucoup plus vaste. De plus, chacun de ces sites appartient à une culture spécifique, qui présente ses propres pratiques funéraires. Cela nous permet également de questionner le lien entre données archéologiques et données génétiques au sein de chacun de ces sites, en fonction de leurs particularités funéraires et culturelles.

À partir de ces différents sites, l'objectif de cette étude est d'accéder d'une part aux marqueurs uniparentaux, ADN mitochondrial et chromosome Y, afin de caractériser les lignées maternelles et paternelles. D'autre part, si l'ADN nucléaire est conservé, nous visons également à obtenir des marqueurs biparentaux afin d'établir les liens de parenté directs entre les individus (*Short Tandem Repeats* ou STRs). L'objectif est quoi qu'il en soit d'accéder à une information populationnelle sur les groupes analysés, ainsi qu'à une information individuelle, qui, compilées, permettront de répondre à nos questions à différentes échelles.

Afin d'exposer de façon claire les questionnements abordés dans cette étude, nous estimons nécessaire de proposer tout d'abord une partie qui présente le contexte archéologique (cf. I.1) et paléogénétique (cf. I.2) dans lequel s'inscrit cette étude. Ces deux chapitres reprennent les données nécessaires à la compréhension de notre propos et mènent à l'établissement de nos objectifs et de nos problématiques (cf. I.3). Cette première partie détaillée est suivie de la présentation du matériel et des méthodes utilisés dans l'ensemble de notre étude (cf. II). Notre travail se présente ensuite sous la forme d'une thèse sur travaux. II

est donc construit autour de quatre articles : l'un est publié et les trois autres sont soumis. La partie III est découpée en fonction de chaque site en chapitres. Ceux-ci fournissent nos publications quand elles sont disponibles et lorsque ce n'est pas le cas, ils suivent la structure propre d'un article avec présentation des questionnements, des résultats et de la discussion (cf. III). De fait, chaque site fait l'objet d'une discussion propre à la région, la culture et la période auxquelles il appartient. Les annexes fournissent tous les documents associés en *Supplementary Information* dans les articles en question. Nous proposons enfin une discussion générale qui reprend l'ensemble de nos résultats et qui les analyse en perspective les uns des autres à une échelle plus globale (cf. IV).

Enfin, nous avons ajouté à la fin de chaque chapitre un encadré récapitulant les points importants et utiles à la compréhension de la suite de notre travail. Ces encadrés sont également fournis en anglais, afin de rendre la lecture de ce manuscrit plus facile.

Partie I. Le Néolithique en contexte

Chapitre 1. La Néolithisation de l'Europe, données archéologiques

L'objectif de cette introduction sur la mise en place du Néolithique à travers l'Europe est d'exposer les grandes lignes de la diffusion (des diffusions ?) du Néolithique. Ce n'est pas le lieu de faire une revue exhaustive de l'ensemble des données disponibles. Elles sont bien trop nombreuses, recouvrent trop de domaines différents et surtout ce n'est pas l'objet de ce travail. En revanche, différentes raisons justifient une présentation globale du processus de Néolithisation. Tout d'abord il est important d'avoir en tête le cadre géographique et chronologique de notre étude, dans la mesure où nous allons manier un grand nombre de données, chacune faisant référence à des cultures, des périodes et des lieux différents, tant à l'échelle de l'Europe que de la France. Ainsi il sera possible de retrouver dans ces pages les bases contextuelles sur lesquelles nous avons construit notre travail. Dans un second temps, et cet aspect est le plus important, nous allons revenir sur certains mécanismes proposés concernant l'origine de la diffusion néolithique, dont la compréhension est nécessaire à l'ensemble de notre réflexion et de notre discussion.

1. Du Proche-Orient à l'ouest de l'Europe

1.1. L'apparition d'un nouveau mode de vie au Proche-Orient

À partir du changement climatique de la fin du Pléistocène (environ 12 000 ans avant notre ère), en plusieurs régions du monde apparaissent des foyers de Néolithisation, de façon plus ou moins simultanée mais indépendamment les uns des autres (Figure 1). Il s'agit d'une transformation majeure de la société en profondeur, tant dans son système économique, par le passage d'une économie de prédation à une économie de production, que dans sa structure sociale et symbolique ou dans ses innovations techniques (Binder 2000 ; Goring-Morris et Belfer-Cohen 2011). Notre étude concernant exclusivement le territoire français, nous allons

nous intéresser ici à la diffusion du Néolithique émergeant au Proche-Orient et diffusant jusqu'à l'ouest du continent européen et à la France.

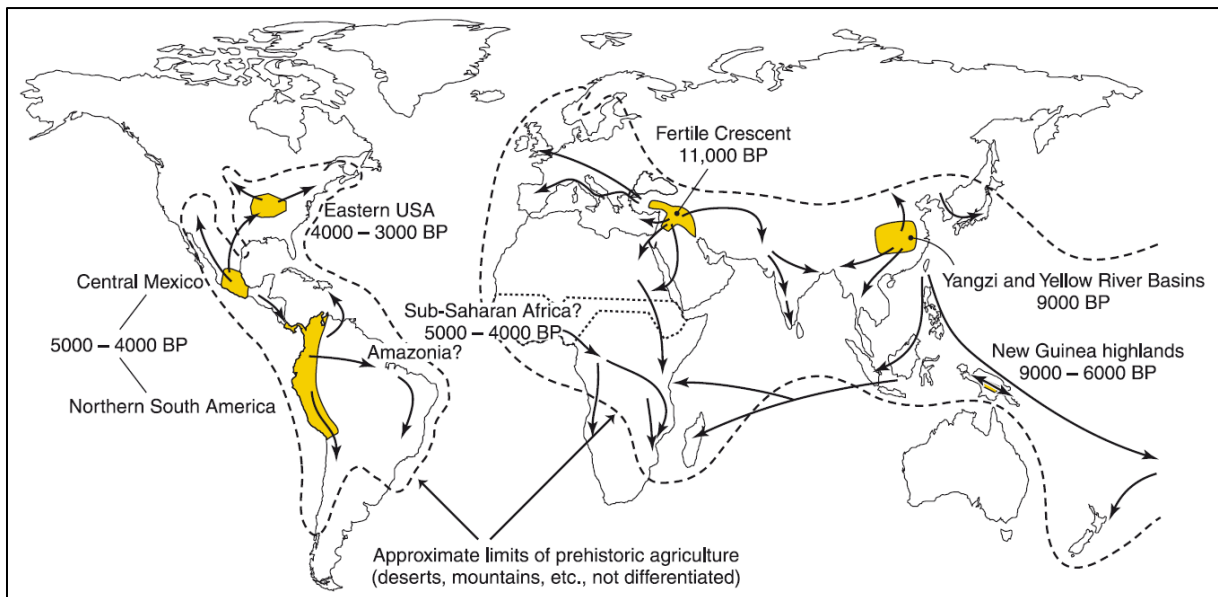


Figure 1. Datation et localisation des différents foyers de domestication et voies de diffusion néolithiques
(Diamond et Bellwood 2003)

Il s'agit donc dans un premier temps de définir les principales caractéristiques de ce que nous appelons le "mode de vie" ou "package néolithique" et les innovations que cela implique. Les populations de la fin du Pléistocène subsistent de façon généralisée grâce à la chasse, la pêche et la cueillette. Elles fonctionnent en de petits groupes nomades, vivant en sites de plein air ou en abris et se déplaçant au gré des ressources saisonnières (Cummins *et al.* 2014). Dès le Mésolithique apparaît une certaine complexification sociale qui a pu être l'un des éléments déclencheurs de toutes les innovations menant au mode de vie néolithique quelques milliers d'années plus tard (Hayden 2014).

Le premier élément novateur à faire son apparition en contexte natoufien au Proche-Orient est la sédentarisation (Figure 2). Des maisons semi-circulaires ou circulaires, à demi enterrées et constituant des hameaux, sont visibles dans le Levant sud dès 11 000 cal. BC (Belfer-Cohen et Bar-Yosef 2000). À leurs débuts, ces habitats sont plutôt des camps de base, n'empêchant pas le déplacement des groupes qui fonctionnent toujours sur l'exploitation des ressources sauvages. Pour certains, "il est possible que la sédentarisation favorise le déclenchement des procédés initiaux de la domestication. L'épuisement plus rapide des ressources végétales dans un territoire réduit, autour des sites, pousse l'homme à assurer une production et à développer le stockage. C'est en effet au sein de ces communautés sédentaires que les stratégies de production, agriculture et élevage, se développeront par la suite" (Mazurié de Keroualin 2003, p. 27).

Les outils en pierre polie, qui ont fait la première renommée du Néolithique, apparaissent dès ces périodes précoces, même si on trouve toujours dans les assemblages de nombreux outils taillés, dont la typologie évolue lentement au cours du Néolithique. De plus,

les évolutions lithiques sont observées de façon contemporaine dans différentes régions méditerranéennes et du sud-ouest asiatique, faisant penser à une adaptation similaire des chasseurs-cueilleurs aux mêmes contraintes environnementales (Shea 2013).

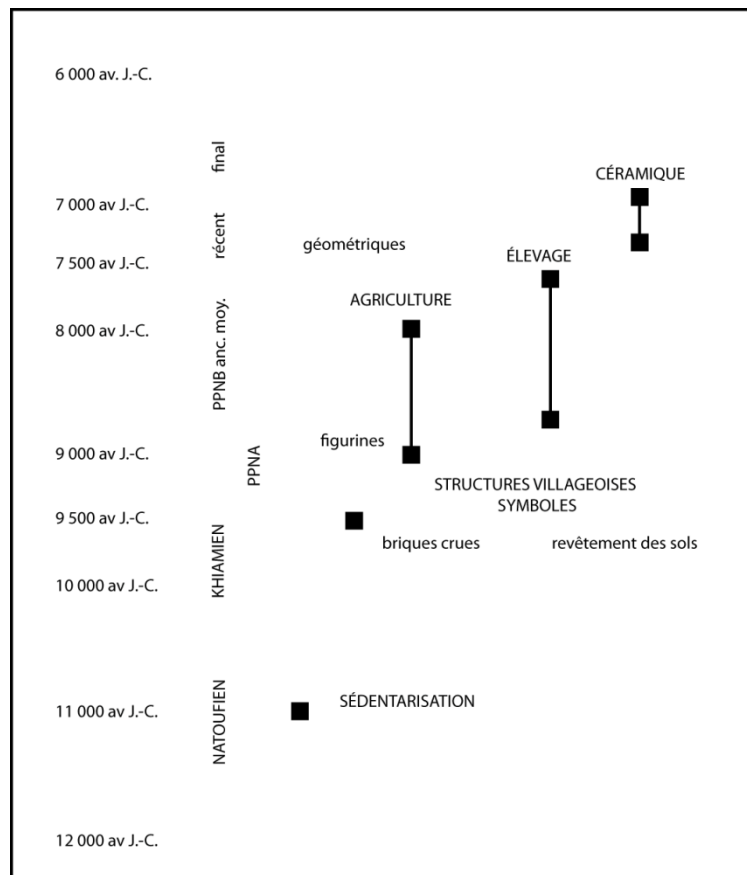


Figure 2. Schéma de l'évolution des composantes néolithiques dans le foyer proche-oriental (d'après Mazurié de Keroualin 2003)

Les premières modifications morphologiques d'espèces végétales apparaissent au *Pre-Pottery Neolithic B* récent (PPNB récent, 7 500 - 7 000 cal. BC), mais le processus de domestication a été très lent et a visiblement commencé quelques 1500 ans auparavant, au *Pre-Pottery Neolithic A* (PPNA, 9 500 - 8 700 cal. BC ; Figure 2). Les céréales sauvages (orge (*Hordeum spontaneum*), blé (*Triticum boeoticum thadouar* et *Triticum diccoides*)) ainsi que les légumineuses (lentilles (*Lens culinaris*), pois (*Pisum sativum*)) sont concernées. Une espèce est considérée comme domestique lorsqu'elle est présente à plus de 10% dans les restes archéobotaniques d'un site (Zeder 2011). Ainsi la présence de plusieurs centaines de lentilles ou de graines d'orge dans les sites du Levant sud, même sans transformation morphologique, laisse supposer un apport anthropique maîtrisé dès le PPNA (Weiss *et al.* 2006 ; Weiss et Zohary 2011). Une sélection des espèces est donc initiée au PPNA mais leur modification morphologique n'est visible que plus tard pendant le PPNB (Zeder 2011).

La domestication des espèces animales intervient sensiblement en même temps (Zeder 2011 ; Figure 2). Les loups (*Canis lupus*) sont déjà domestiqués depuis le dernier maximum glaciaire (18 000 - 12 000 cal. BC ; Savolainen *et al.* 2002 ; Larson *et al.* 2012), bien que la

limite soit délicate à déterminer (Boudadi-Maligne et Escarguel 2014). En revanche, la domestication des espèces utilisées ensuite à des fins de subsistance par les groupes humains n'intervient que plus tard, à partir du PPNB ancien-moyen (8 700 - 7 500 cal. BC ; Mazurié de Keroualin 2003). Quatre ongulés sont principalement concernés : la chèvre sauvage (*Capra aegagrus*), le mouflon (*Ovis orientalis*), l'aurochs (*Bos primigenius*) et le sanglier (*Sus scrofa*). Il reste difficile d'établir à quel moment un animal devient domestique, dans la mesure où le processus de transformation est continu. Les changements morphologiques, dus soit à une pression environnementale différente, soit à une sélection anthropique, peuvent n'être visibles que longtemps après le début du processus de domestication (Vigne 2011). Comme pour les espèces végétales, la volonté de domestication a donc pu commencer très tôt, et selon les espèces n'être visible archéologiquement que beaucoup plus tard, d'une cinquantaine d'années pour les canidés (Trut *et al.* 2004) à plusieurs milliers d'années pour les ongulés (Vigne 2011). Quoi qu'il en soit, apparaissent à cette période les premières stratégies de gestion et de modifications morphologiques. D'autres animaux tels que le chat sont domestiqués suite à l'apparition des souris commensales, dont la présence est liée aux nouvelles pratiques de stockage (Cucchi et Vigne 2006). Les premières traces de consommation de lait apparaissent également à cette période (Helmer *et al.* 2007 ; Evershed *et al.* 2008), et son utilisation a dû être importante car une grande partie de la viande consommée continue à provenir de la chasse (Vigne 2008).

A partir d'environ 10 000 cal. BC, l'argile est utilisée à des fins de construction (fosses, foyers, murs enduits ou construits) ou de façonnage d'objets géométriques en terre crue (Le Mière et Picon 1998 ; Figure 2). Des récipients se retrouvent en contexte archéologique par ailleurs dès le PPNA en différents matériaux, comme en terre crue – petits vases de Mureybet (Cauvin 1974) – ou en pierre (Özkaya et Coşkun 2009), même s'il est probable que des récipients en matériaux périssables aient existé plus tôt sans qu'on en conserve de traces. La cuisson des premiers objets en terre semble avoir été accidentelle, mais très vite, pendant le huitième millénaire cal. BC, la production devient très évoluée et tend vers la standardisation (Le Mière et Picon 1998). Après 7000 cal. BC, la fabrication et l'usage de la céramique sont courants dans l'ensemble du Proche-Orient, excepté dans le Levant sud et dans le désert syrien (Le Mière et Picon 1998 ; Mazurié de Keroualin 2003).

Nous avons rapidement retracé ici en quelques lignes les transformations majeures qui ont modifié en profondeur le fonctionnement des sociétés humaines au début de l'Holocène et leur interaction avec leur environnement. Le nouveau mode de vie mis en place concerne la domestication des espèces animales et végétales, mais aussi une évolution en profondeur des systèmes techniques, notamment lithiques et céramiques, sociaux et symboliques, avec le développement de villages et de hiérarchies sociales différentes (Guilaine 2005 ; Goring-Morris et Belfer-Cohen 2011). Il est à l'origine de la gestion maîtrisée de l'environnement par l'homme et de la mise en place des sociétés humaines modernes. Ces transformations ont conduit les chercheurs à parler initialement de "révolution néolithique" (Childe 1936), même

si ce processus s'est déroulé sur une très longue période (plusieurs milliers d'années) et qu'il est désormais remis en cause (Guilaine 2005). Aujourd'hui le terme de "package néolithique" lui est préféré en ce qu'il englobe de manière plus correcte les nombreuses composantes de ce nouveau mode de vie, tout en permettant de nuancer la part de chacune selon les régions et les périodes.

1.2. Un important changement social et démographique

A partir de 7 000 cal. BC, le fonctionnement des sociétés humaines au Proche-Orient se modifie. Avant cette date, les villages s'étaient peu à peu agrandis et les systèmes d'interaction étaient bien établis. Ces villages sont alors abandonnés au profit de nouveaux sites, plus petits (Mazurié de Keroualin 2003). Le rapport à l'environnement naturel change : il semble que l'exploitation excessive de celui-ci, combinant agriculture et élevage, ait dégradé les ressources disponibles et les groupes humains se tournent vers une nouvelle forme de gestion des cheptels, le pastoralisme migratoire (Rollefson et Köhler-Rollefson 1993). Cependant d'autres causes sont avancées pour expliquer ces transformations sociétales, qui peuvent être corrélées entre elles, telles qu'une modification des conditions climatiques (réchauffement après le Dryas récent), des problèmes sociaux conflictuels ou encore un effondrement des réseaux d'échange (Guilaine 2005 ; Barker 2006). Les faciès céramiques se multiplient et des zones d'occupation différentes se dessinent en fonction des groupes. On observe alors une rupture à différents niveaux (pratiques funéraires, technologies, réseaux d'échange...). C'est à cette période que l'Anatolie devient un "moteur quant à la diffusion des innovations vers l'ouest" (Mazurié de Keroualin 2003, p. 45) pendant que le Proche-Orient continue son chemin vers une complexification des systèmes sociaux et économiques qui aboutiront au quatrième millénaire aux premières sociétés étatiques et urbanisées.

Avec le changement de mode de vie que représente le Néolithique, la démographie des groupes humains a radicalement changé, c'est ce que J.-P. Bocquet-Appel a appelé la transition démographique néolithique, ou *Neolithic Demographic Transition* (NDT) (Bocquet-Appel 2002). Les populations de chasseurs-cueilleurs présentent un équilibre démographique stationnaire, dans la limite de la capacité porteuse du système de production. La fécondité est assez faible chez ces populations, avec différentes causes possibles : les efforts fournis dus au nomadisme, une nourriture supplémentaire inadaptée, la fluctuation de poids saisonnière, l'allaitement prolongé (Eshed *et al.* 2004). Les nouvelles conditions de vie qui se mettent en place au Néolithique (sédentarité, nourriture plus abondante) ont permis une augmentation importante de la fécondité, en permettant notamment un raccourcissement de l'intervalle entre les naissances. Le nouveau système de production permet également une augmentation de la capacité de soutien de l'environnement (Bocquet-Appel 2002). Le modèle de NDT de J.-P. Bocquet-Appel prédit dans un premier temps que, à partir d'une population de chasseurs-cueilleurs à l'équilibre (taux de natalité = taux de mortalité), l'augmentation des naissances provoque une croissance démographique importante. Dans un deuxième temps, un retour à

l'équilibre s'opère en raison d'une augmentation de la mortalité due notamment aux maladies transmises par les animaux en contexte domestique (zoonoses). D'après I. Kuijt (2008), la situation au Proche-Orient ne suit pas tout à fait ce modèle, mais il reste indéniable qu'une très forte augmentation démographique a eu lieu pendant le Néolithique et que les causes sont corrélées à ce nouveau mode de vie.

Cette forte croissance démographique implique à partir d'un certain temps une expansion géographique qui s'est vérifiée dans les différents foyers de développement de l'agriculture dans le monde (Bellwood et Oxenham 2008 ; Figure 1). Ainsi que l'a écrit J.-P. Bocquet-Appel (2009, p. 658) : "The NDT was a self-catalyzing process capable of rapidly increasing the population growth rate, locally or regionally, and it is this that, starting from the centers of agricultural invention, triggered the processes of geographical expansion (individuals, nuclear families, demic)"¹. Dans le cas précis du Proche-Orient, la diffusion de ce nouveau mode de vie s'est faite vers l'ouest et en particulier vers l'Europe.

1.3. L'apparition de différentes théories de diffusion

Le mode de vie néolithique s'étend en quelques centaines d'années sur l'ensemble de l'Europe, sur un territoire si grand que de très nombreuses particularités régionales s'individualisent (Whittle 1996 ; Price 2000 ; Barker 2006 ; Robb 2013). De cette réalité archéologique basée sur de nombreuses données (céramique, lithique, faunique...), de nouveaux questionnements émergent concernant les modalités de cette diffusion.

Depuis G. Childe (1925) qui explique pour la première fois la diffusion du Néolithique par une migration majeure de fermiers et un remplacement massif de population, de nombreuses autres hypothèses et nuances ont été proposées. M. Zvelebil a fait le point en 2001 sur l'ensemble des hypothèses nées des discussions et débats en plus de 70 ans (Zvelebil 2001) : nous allons reprendre ses trois modèles majeurs.

↳ La position migrationniste, soutenue par G. Childe dès 1925, envisage la diffusion du Néolithique comme un remplacement des chasseurs-cueilleurs locaux par des fermiers venus du Proche-Orient qui colonisent l'ensemble du territoire européen. Cette expansion serait corrélée à une forte croissance démographique et de fait à un remplacement du pool génétique local au profit du pool génétique proche-oriental (Ammerman et Cavalli-Sforza 1984 ; Lichardus *et al.* 1985). Différents mécanismes sont envisagés, tels que la diffusion démique qui considère la colonisation d'une région par un petit groupe ou une famille sur plusieurs générations. Les fermiers colonisent de nouvelles aires en installant des hameaux selon un schéma non-directionnel. Un autre mécanisme pouvant participer de cette migration massive est la

¹ La NDT a été un processus catalyseur capable d'augmenter rapidement le taux de croissance d'une population, localement ou régionalement, et c'est ce qui, en commençant dans les foyers de l'agriculture, a déclenché le processus d'expansion géographique (individuel, familial ou démique).

colonisation *leapfrog*. Elle décrit de petits groupes s'installant dans des aires d'exploitation optimales et formant ainsi des enclaves parmi les chasseurs-cueilleurs. Des échanges de gènes peuvent ainsi avoir lieu de façon variable entre fermiers et populations locales.

- ↪ La position culturaliste qui envisage exclusivement l'adoption du mode de vie néolithique en Europe par contact et diffusion culturelle. Aucun mouvement de populations venues du Proche-Orient n'est pris en compte, certains allant jusqu'à voir une restructuration sociale et idéologique des communautés mésolithiques qui intègrent les éléments néolithiques presque accidentellement (Tilley 1994 ; Whittle 1996).
- ↪ La troisième position est intégrationniste. Elle considère la transition néolithique comme issue de la colonisation *leapfrog*, de la mobilité aux zones frontalières et des contacts, bien que le poids de chaque élément d'origine locale ou exogène soit différent selon les auteurs (Zvelebil 1995 ; Renfrew 1996). Elle se place plutôt comme une solution intermédiaire et est arrivée plus récemment dans le tableau du débat sur la Néolithisation de l'Europe.

L'accumulation de données archéologiques sur l'ensemble des territoires de l'Europe a permis de démontrer des fonctionnements régionaux très différents. Ainsi en fonction des cultures, des aires géographiques concernées, des groupes mésolithiques présents, des degrés et de la vitesse des interactions et des métissages, la mise en place du Néolithique se fait selon un modèle en mosaïque, où les éléments néolithiques sont plus ou moins adoptés, et semble beaucoup moins uniforme que précédemment proposé (Robb et Miracle 2007 ; Robb 2013). De nombreux domaines d'étude se penchent sur le débat pour essayer d'en affiner la compréhension. Il ne s'agit pas ici de s'intéresser exhaustivement à toutes les disciplines qui ont tenté d'expliquer la Néolithisation ou qui travaillent sur la question, mais d'essayer de mesurer la complexité de la situation et les différentes interprétations apportées par chacune d'entre elles.

Des paramètres par exemple d'ordre linguistique sont considérés dans les processus de diffusion du Néolithique. En effet les linguistes associent la diffusion des grands groupes de langues ancestrales des langues actuelles, tels que l'Indo-Européen pour l'Europe qui va de l'Inde à l'Irlande, aux phénomènes de diffusion du Néolithique (Diamond et Bellwood 2003). Les mêmes questions relatives aux modalités de cette diffusion se posent, en termes de remplacement ou de métissages, et les indications données par la linguistique entrent parfois en contradiction avec les données archéologiques ou génétiques. De plus, avec les nombreux événements linguistiques ayant eu lieu depuis l'expansion du Néolithique et l'importante coévolution existant entre langues, cultures et gènes, il est d'autant plus difficile d'accéder aux signaux anciens recherchés (Bellwood 2001). En ce qui concerne l'Europe, il existe néanmoins une hypothèse définissant les langues mortes d'Anatolie comme celles parlées par les populations apportant la domestication du Croissant fertile vers l'Europe à l'Ouest, vers

l'Inde à l'est, puis vers le nord dans les steppes d'Asie centrale (Renfrew 1999). Cependant l'hypothèse se discute notamment pour des raisons lexicales et chronologiques (Anthony 1995).

Les anthropologues s'attachent également à expliquer les modalités de diffusion du Néolithique grâce à l'étude morphologique des populations elles-mêmes. Plusieurs paramètres morphologiques ont été étudiés différentes populations au Proche-Orient et en Europe (Pinhasi et von Cramon-Taubadel 2009 ; Meiklejohn et Babb 2011 ; von Cramon-Taubadel et Pinhasi 2011). R. Pinhasi et N. von Cramon-Taubadel (2009) proposent des données craniométriques supportant nettement vers la diffusion démique en Europe du sud-est et en Europe centrale. En effet les populations mésolithiques et néolithiques sont suffisamment différentes pour écarter l'hypothèse d'un flux de gènes important entre elles, selon des caractères crâniens considérés comme phénotypiquement fiables (Harvati et Weaver 2006). Cependant des nuances sont ensuite apportées par une modélisation réalisée sur ces mêmes données par N. von Cramon-Taubadel et R. Pinhasi (2011), favorisant une diffusion plus en mosaïque du Néolithique selon les régions d'Europe concernées.

Nous venons de le voir, les modalités de diffusion du Néolithique en Europe ne cessent d'être débattues sur des matériaux d'études très différents. Les deux principaux modèles de diffusion proposés depuis plusieurs décennies, migrationniste et culturaliste, s'opposent radicalement. Le troisième, plus intermédiaire, s'approche plus d'une situation à la diversité régionale importante qui semble être plus près de la réalité.

1.4. La formation de deux courants de Néolithisation distincts

Les plus anciennes traces de diffusion néolithique hors du Proche-Orient sont observées à Chypre environ 8 600 ans avant notre ère (Vigne *et al.* 2012). La diffusion vers l'Europe s'effectue ensuite par l'Anatolie au PPNB final vers 6 800 cal. BC (Mazurié de Keroualin 2003). Des sites comme Çatal Höyük, très bien documenté, présentent déjà un degré de complexité important (agglomération, système de subsistance, système symbolique, céramique...) (Mellaart 1967 ; Hodder 2007). Autour de 6 400 cal. BC, des implantations sont trouvées en Grèce, autour de la Mer de Marmara et dans le sud des Balkans (Reingruber et Thissen 2009). Une origine aussi bien par voie terrestre que maritime de ces groupes a été mise en évidence ces dernières années, notamment en Grèce (Özdoğan 2011). À partir de ces régions méditerranéennes le mode de vie néolithique s'est diffusé vers le nord avec les groupes appelés à Céramique Peinte (Mazurié de Keroualin 2003 ; cf. I.1-1.5 ; Figure 3).

A peine plus tardivement (6 100 cal. BC), une autre vague de diffusion caractérisée par la céramique imprimée apparaît sur les côtes adriatiques. Du type d'impression, au doigt, aux outils ou au coquillage, vient son nom *Impressa*. Son origine est controversée (PPNB ? locale ?) mais la particularité de sa fabrication céramique l'isole des groupes à Céramique Peinte. La diffusion du Néolithique vers l'Ouest de la Méditerranée s'est faite à partir de ces groupes (Guilaine 2003 ; I.1-1.6 ; Figure 4).

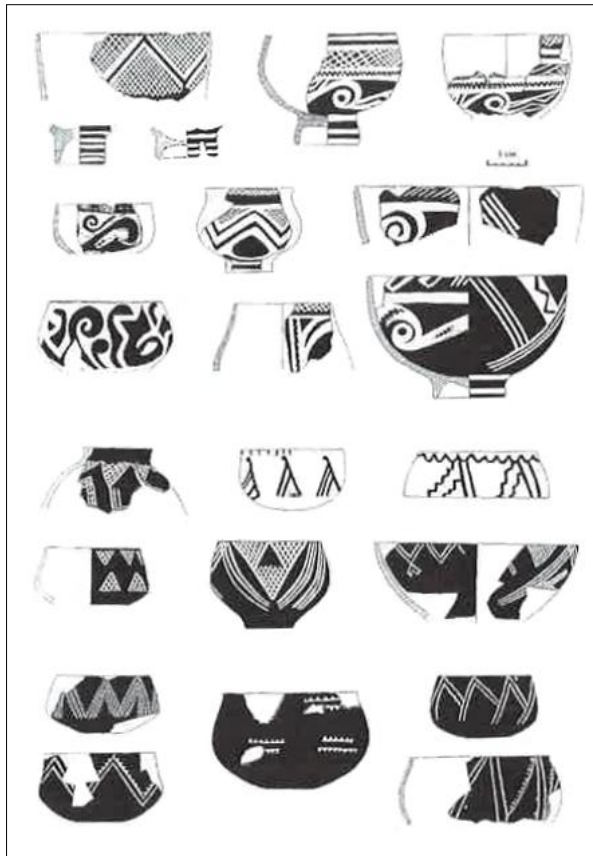


Figure 3. Céramique peinte du groupe Kremenik-Kovacevo. Site de Kovacevo.
D'après Demoule et Lichardus-Itten 2001, dans (Mazurié de Keroualin 2003)

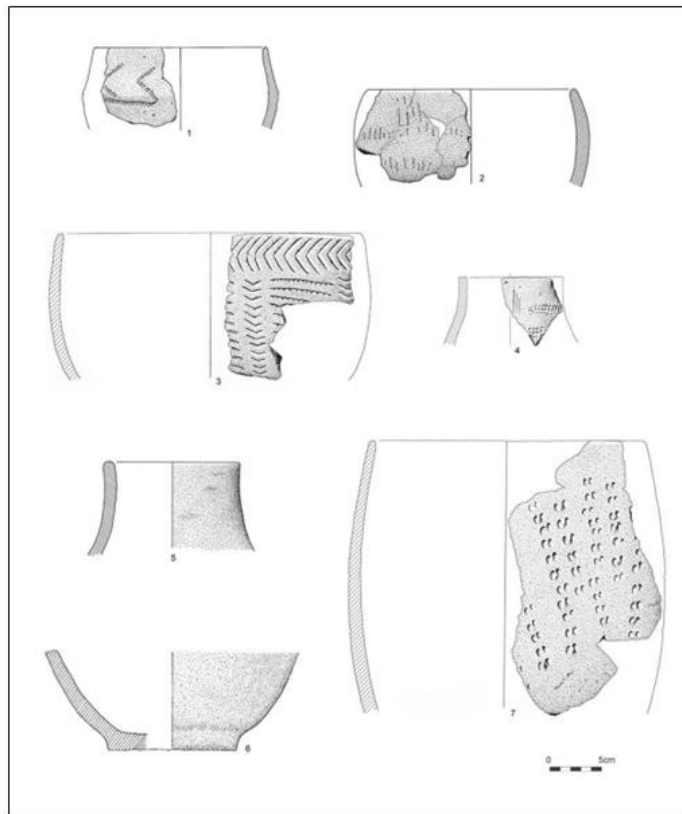


Figure 4. Céramique imprimée caractéristique de Pont de Roque-Haute (n° 1-2) et Peiro Signado (n° 3-4-6-7).
Dessins J. Coularou. (Manen *et al.* 2006)

L'individualisation de ces groupes à différents styles céramiques s'est poursuivie dans deux directions différentes. L'un s'est dirigé vers les plaines septentrionales le long des cours d'eau, notamment le Danube, tandis que l'autre a suivi les côtes méditerranéennes.

1.5. La Néolithisation de l'Europe centrale

À partir du territoire grec, le Néolithique (pour sa part continentale) s'est diffusé vers le nord et l'ouest en suivant notamment la vallée du Danube jusqu'à l'océan Atlantique à l'ouest et à la mer Baltique au nord (Figure 5). Le processus n'est pas continu, mais constitué de phases de déplacement à différentes vitesses et de pauses, ce que J. Guilaine a qualifié de modèle "arythmique" (2003). La diffusion néolithique a vu son rythme se modifier en fonction des contraintes environnementales, de la dynamique des populations néolithiques et du substrat mésolithique pouvant présenter plus ou moins de résistance. Ainsi "l'histoire du premier Néolithique en Europe est celle d'une série d'adaptation à des environnements variés auxquelles se surimposent, parallèlement, des renouvellements, des transformations du paysage culturel. Ces mutations, ces métamorphoses ont entraîné périodiquement des recompositions profondes qui ont inévitablement perturbé le rythme des déplacements" (Guilaine 2003, p. 105).

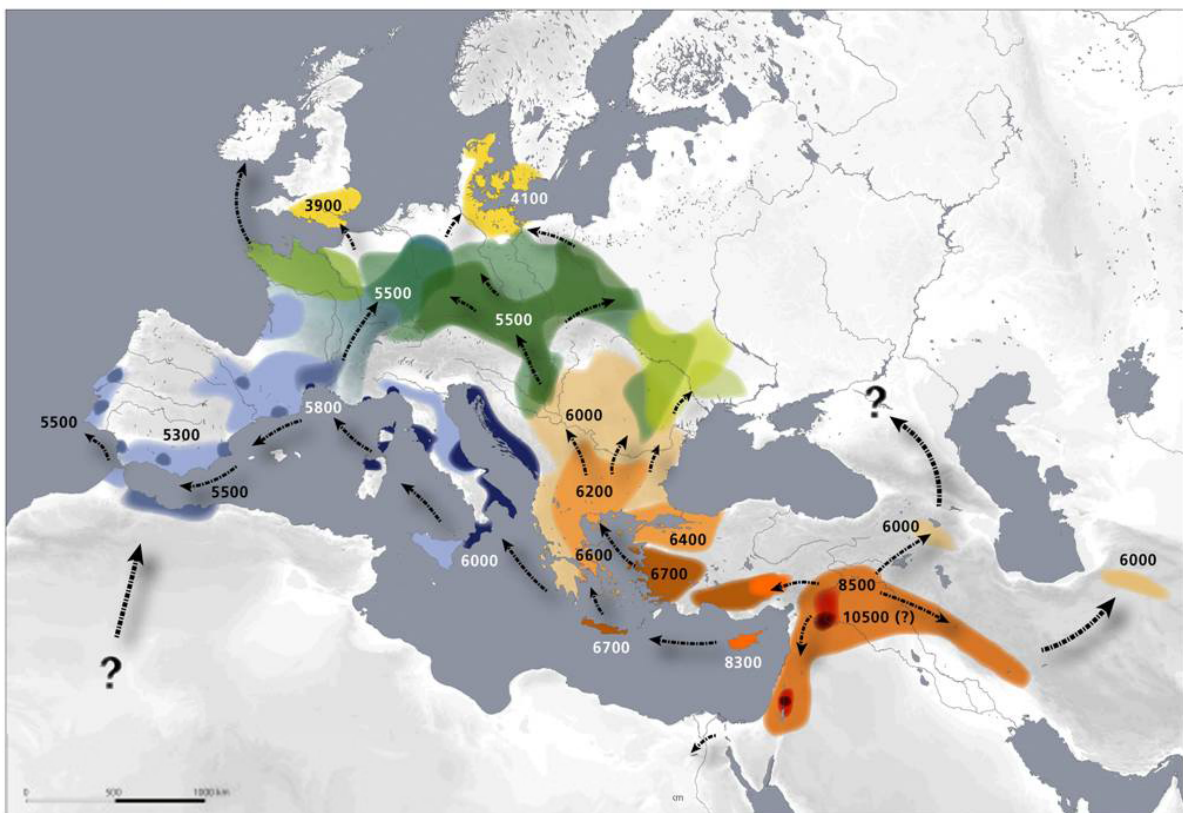


Figure 5. Carte montrant la distribution des premières sociétés de fermiers dans l'ouest de l'Eurasie avec les dates des épisodes majeurs des migrations humaines (cal. BC). (Foley et al. 2013)

Des synthèses concernant l'ensemble du processus de Néolithisation, les cultures qui se succèdent et les données archéologiques qui les caractérisent sont nombreuses (Whittle 1996 ; Guilaine 2003 ; Mazurié de Keroualin 2003 ; Cauwe *et al.* 2007). Nous présentons ici (i) les cadres principaux dans lesquels s'inscrit cette étude et (ii) les processus aboutissant aux cultures qui concernent nos sites sur le territoire français. Ainsi nous ne parlerons pas de la mise en place du Néolithique dans les zones en marge du phénomène (îles anglo-saxonnes, Scandinavie, nord-est de l'Europe).

La Grèce et les Balkans marquent le début de la diffusion du Néolithique vers l'Europe continentale (Figure 5). La région est déjà qualifiée de "clé" par G. Childe (1958) qui l'appelle *bridge* entre le Proche Orient et l'Europe. De nombreuses cultures différentes et souvent peu étudiées en détail en raison d'un regard trop général sur la région sont présentes sur ces territoires (Tringham 2000). Après une phase acéramique notamment en Thessalie, les groupes à Céramique Monochrome apparaissent en Grèce entre 6 500 - 6 400 et 6 100 - 6 000 cal. BC et une augmentation considérable du nombre de sites les caractérise. Il semble que ce soit une phase de consolidation du Néolithique ancien dans la région. L'économie est basée sur l'agriculture et l'élevage et la présence en plus grand nombre de restes de bovidés et de suidés semble être le signe d'un passage d'une société de transhumance à une société à l'habitat plus stabilisé. En outre, les réseaux d'échanges et d'approvisionnement des matières premières sont bien développés (Mazurié de Keroualin 2003). De façon à peu près contemporaine, les groupes de Proto-Sesklo en Grèce, d'Ilipinar-Fikirtepe en Anatolie du nord-ouest et de Karanovo I et Kremenik-Anzabegovo en Bulgarie et en Macédoine, pour les plus importants, apparaissent et s'échelonnent dans l'espace et dans le temps jusque vers 5 800 cal. BC (Tringham 2000 ; Mazurié de Keroualin 2003 ; Cauwe *et al.* 2007). Les discussions sont toujours d'actualité pour savoir quelle route le Néolithique a empruntée, entre la Grèce ou les détroits des Dardanelles et du Bosphore (Tringham 2000). En l'absence de preuves révélant la présence d'un substrat mésolithique, la diffusion du Néolithique dans ces régions est expliquée par une expansion démographique (Mazurié de Keroualin 2003). Un type de céramique peinte, en blanc et rouge, d'où le nom de Complexe à Céramiques Peintes se retrouve dans la région pour l'ensemble de ces groupes. Les réseaux d'échange, notamment des matières premières lithiques et de la céramique, sont bien développés dans la péninsule balkanique (Cauwe *et al.* 2007) et K. Mazurié de Keroualin (2003) voit dans la rareté des ressources locales un argument en faveur d'un déplacement de populations depuis le Proche-Orient. Elle perçoit également une continuité du système de valeurs proche-oriental à la fois dans le système idéologique (figurine) et de gestion (jetons) mais aussi matériel (céramique, industrie lithique, architecture) et humain. Le système alimentaire est également hérité de l'Asie du sud-ouest, avec une majorité de restes fauniques d'animaux domestiques, chèvres et moutons, ainsi que bœufs et porcs en quantité moins importante, et avec des stratégies d'abattage maîtrisées. Cependant des traces de consommation d'animaux sauvages subsistent (Whittle 1996). Les pratiques funéraires sont peu connues dans ces régions : les premiers sites grecs présentent des inhumations et des incinérations à l'intérieur de l'habitat, dans des fosses

ou sous le sol des maisons (Le Mort 2008). En revanche dans les Balkans, il n'existe que très peu de traces des défunts, excepté les individus immatures, également retrouvés en contexte domestique (par exemple Gimbutas 1976 ; Stefanović et Borić 2008).

Vers 5 800 cal. BC, l'expansion des groupes néolithiques atteint la Transdanubie au nord, à la Croatie à l'ouest et les bassins des Carpates et du Bas-Danube au nord-est (Figure 5). Cet ensemble issu des groupes à Céramique Peinte est constitué des groupes de Starčevo, Criș et Körös pour les plus importants. Malgré des différences qui caractérisent chacun d'eux, ils forment le complexe carpatto-pannonien. Ils délaissent les décors peints et s'éloignent des traditions proche-orientales. De nouveaux réseaux d'échange se mettent en place avec les régions plus au nord, par exemple pour l'obsidienne ou la radiolarite qui proviennent de Hongrie. Le nombre de sites augmente de façon importante mais l'habitat conserve les types connus dans le complexe à Céramiques Peintes (Mazurié de Keroualin 2003). La région montre une certaine complexité chronologique et géographique (Oross et Bánffy 2009). L'économie de subsistance dans le Starčevo est partagée entre des sites où l'élevage domine et d'autres où persiste la chasse au cerf. Dans le groupe de Körös, l'élevage prend peu à peu la place de la chasse en privilégiant d'abord les caprinés puis les bovidés. Dans l'ensemble, la proportion entre animaux sauvages et domestiques est variée (Cauwe *et al.* 2007). Les pratiques funéraires restent dans la continuité de pratiques observées dans les groupes néolithiques grecs et balkaniques. Les morts sont enterrés en contexte domestique à l'intérieur ou proches de l'habitat (Mazurié de Keroualin 2003). Les populations autochtones semblent jouer un rôle dans ces régions, alors qu'elles étaient absentes plus au sud des Balkans. En effet, la limite nord de l'expansion du complexe carpatto-pannonien en Transdanubie n'est pas franchie avant 5500 cal. BC. Les ressources au-delà de cette frontière sont localisées dans les aires d'occupation mésolithiques. Des contacts et des échanges sont donc plausibles bien qu'il n'y ait jusqu'alors pas de preuve d'acculturation. En revanche, dans la région des Portes de Fer en Serbie actuelle, un fonctionnement différent concerne les groupes chasseurs-cueilleurs qui ont déjà établi un système sédentaire et l'hypothèse d'acculturation a été largement proposée (Whittle 1996 ; Tringham 2000 ; Borić et Price 2013).

Les groupes néolithiques restent dans la région des Carpates et de la Transdanubie pendant une période de 300 ans, pendant laquelle les cultures se sont modifiées en donnant peu à peu naissance aux Céramiques Linéaires vers 5 500 cal. BC. Cet épisode marque l'avènement d'une nouvelle dynamique spatiale du Néolithique qui va se répandre en quelques siècles sur une très grande partie de l'Europe centrale, le long de l'axe danubien (Figure 5). La raison de cette stagnation peut être due soit à la résistance des populations autochtones dans la mesure où il n'y a pas de limites naturelles (Mazurié de Keroualin 2003), soit à la nécessité d'une adaptation au contexte écologique de l'Europe tempérée (Guilaine 2003 ; Banks *et al.* 2013). J. Guilaine (2003, p. 112) voit dans ce phénomène un essoufflement du front pionnier du complexe carpatto-pannonien parvenu à la limite de ses adaptations écologiques et structurelles qui va permettre, "une fois franchi chacun de ces handicaps, [aux] nouvelles cultures émergentes [de faire] preuve d'une rapidité toute particulière dans leur diffusion."

Deux cultures principales émergent au nord des Carpates et de la Transdanubie, la Céramique Linéaire de l'Alföld (ou AVK) à l'est et la Céramique Linéaire Occidentale (ou LBK) à l'ouest. Si leur origine unique dans le complexe carpato-pannonien est discutée (Cauwe *et al.* 2007), leur grande homogénéité reste leur principale caractéristique.

- ↪ La Céramique Linéaire de l'Alföld, ou *Alföldi Vonaldíszes Kerámia* de son nom hongrois (AVK), est restreinte à la Hongrie et à la Transdanubie. Des caractéristiques propres à la Céramique Linéaire la définissent, telles que des maisons allongées ou des cimetières importants avec les individus inhumés repliés dans des fosses ovales, mais des céramiques à décor incisé rectilinéaire et une industrie lithique avec des pièces en obsidienne régionale sont propres à cette culture (Mazurié de Keroualin 2003 ; Cauwe *et al.* 2007).
- ↪ La culture majeure de cette deuxième moitié du sixième millénaire avant notre ère est la Céramique Linéaire Occidentale, appelée plus communément Rubané ou *LinearBandKeramik* (LBK). Considérée comme porteuse du Néolithique sur la majeure partie de l'Europe tempérée, elle longe les Alpes par le nord, dépasse le Rhin à l'ouest et approche de près les côtes de la mer du Nord et de la mer Baltique (Bogucki 2000 ; Mazurié de Keroualin 2003). Une grande homogénéité de la céramique a été longtemps mise en avant sur l'ensemble de ce territoire (Quitta 1960), mais les recherches récentes ont démontré des différences régionales (e.g. Jeunesse 1997). De façon générale, l'apparition de nouvelles formes céramiques, de maisons aux formes rectangulaires, de modes de subsistance avec consommation principale de bovidés, tout ceci reste commun sur l'ensemble du territoire LBK (Cauwe *et al.* 2007). Les pratiques funéraires sont également très homogènes : elles consistent d'abord à enterrer les morts selon les traditions précédentes dans l'habitat, puis à les regrouper dans des nécropoles. Les individus ont tous une position fléchie, tête à l'est et regard au sud, en pleine terre, avec un mobilier cohérent d'un bout à l'autre du territoire rubané, comme par exemple les coquilles de spondyle (Jeunesse 1997 ; Cauwe *et al.* 2007). La question sous-jacente aux modalités de diffusion du Néolithique se pose d'autant plus fortement dans le cadre du Rubané quand l'on considère la rapidité avec laquelle la culture s'est répandue. Si certains voient dans cette rapidité de diffusion une raison pour écarter une influence des populations mésolithiques (Cauwe *et al.* 2007), d'autres au contraire perçoivent des contacts, notamment à l'ouest (Jochim 2000 ; Gronenborn 2003, 2007). Quoi qu'il en soit, la migration de populations néolithiques, quelles qu'en soient les modalités, semble inhérente à la diffusion du Néolithique (Cauwe *et al.* 2007). Des études isotopiques ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) démontrent également des mouvements de populations, par ailleurs plutôt chez les femmes (Bentley 2007 ; Bentley *et al.* 2012), ainsi que les études morphologiques crâniennes (von Cramon-Taubadel et Pinhasi 2011). Bien que le Rubané soit d'apparence homogène sur l'ensemble du territoire qu'il couvre, il se trouve être bien plus complexe et différent

régionalement qu'au premier abord (Jeunesse 1995a ; Mazurié de Keroualin 2003). Ceci étant dit, c'est cette entité culturelle au sens large qui atteint le Rhin et s'étend sur le territoire de la France actuelle, aux alentours de 5 200 cal. BC (Figure 5).

1.6. La Néolithisation de l'Europe méditerranéenne

Ainsi que nous l'avons évoqué plus haut (cf. I.1-1.3), le long des côtes adriatiques naissent les groupes à Céramique Imprimée, de type *Impressa* qui se diffusent vers 6 000 cal. BC (Figure 5). Différents faciès régionaux apparaissent en même temps en Grèce, en Dalmatie, dans les îles ioniennes et sur la côte est italienne. Il est difficile d'en établir une chronologie fine, dans la mesure où les groupes se sont largement déplacés par voie maritime le long des côtes et leurs va-et-vient ont brouillé la lecture de la diffusion néolithique (Mazurié de Keroualin 2003). Entre 5 900 et 5 500 cal. BC, des mouvements démographiques se produisent vers l'ouest de la Méditerranée, au contraire d'un processus d'acculturation qui se met en place à l'est de l'Italie et à l'ouest des Balkans (Mazurié de Keroualin 2003). Certains groupes vont jusqu'à s'établir dans le sud de la France (Binder et Maggi 2001). L'élevage des caprinés en majorité, du bœuf et du porc ensuite, est attesté sur les côtes, ainsi que la culture des céréales. Nombre de sites sur la côte ont disparu suite à la montée de la mer Méditerranée, effaçant les indices qui auraient permis une meilleure compréhension des stratégies de subsistance. Du point de vue de l'industrie lithique, des continuités sont visibles avec le Mésolithique final dans plusieurs régions (sud-est de l'Italie, Sicile). Cependant, il est difficile de préciser les éventuels phénomènes de contact en raison d'occupations souvent très longues des gisements et d'une mauvaise connaissance du Mésolithique dans ces régions (Binder 2000 ; Guilaine 2003 ; Mazurié de Keroualin 2003). Pour ce qui est du traitement des morts, peu de données sont disponibles, mais l'on commence à voir apparaître les hypogées, cavités souterraines, naturelles ou anthropiques, dans lesquelles sont déposés tout d'abord un seul défunt, puis plusieurs (Cauwe *et al.* 2007). De façon générale, c'est néanmoins une dominante d'acculturation qui est retenue pour la diffusion du Néolithique sur le bassin méditerranéen (Cauwe *et al.* 2007).

Aux alentours de 5 800 cal. BC, les groupes à Céramique Cardiale se mettent en place dans la partie ouest de la mer Méditerranée. Ils tirent leur nom d'un type de décors céramique imprimé avec le coquillage du cardium (*Cardium edule*). Ces groupes s'installent de façon simultanée sur toutes les côtes par diffusion maritime sans que l'on puisse déterminer de propagation dans une direction ou dans l'autre (Mazurié de Keroualin 2003 ; Figure 5). C'est plutôt dans le sens côte - arrière-pays que la question se pose (Guilaine 2003). Différentes cultures sont également identifiées : le Stentinello en Italie du sud, dans les îles de Malte, de Lampedusa, de Lipari, en Sicile et sur la côte tunisienne ; le Cardial Tyrrhénien en Sardaigne, sur la côte ouest italienne et en Corse ; enfin le Cardial franco-ibérique en Provence et au Languedoc, ainsi que le long de la côte espagnole vers 5 600 cal. BC, puis au Portugal et à la côte marocaine. L'évolution entre les groupes semble continue et leurs limites sont difficiles à

cerner. C'est un processus plutôt acculturationniste qui semble à l'œuvre dans cette partie sud de l'Europe. Dans l'ensemble, les traces d'agriculture et d'élevage sont rares. Les quatre principales espèces domestiques sont attestées, mais les caprinés sont plus fréquents, et l'activité pastorale est prédominante, ainsi que la chasse qui peut avoir encore une certaine importance en de nombreux endroits et qui laisse penser à une influence mésolithique plus importante (Binder 2000 ; Mazurié de Keroualin 2003 ; Cauwe *et al.* 2007). L'industrie lithique, qui peut atteindre 60% de composante mésolithique par endroit (Cauwe *et al.* 2007), est notamment dominée dans l'est de cette région par l'obsidienne qui en revanche est absente dans le Cardial franco-ibérique qui privilégie des silex locaux. L'habitat a laissé peu de traces, étant souvent composé de structures légères ou en grotte et sous abris. Les plans sont plutôt rectangulaires dans le Cardial tyrrhénien, plutôt circulaires plus à l'ouest (Mazurié de Keroualin 2003 ; Cauwe *et al.* 2007). Les pratiques funéraires sont très mal documentées dans cette aire géographique, les restes humains sont peu nombreux : la plus grande part des défunts est retrouvée en plein air, d'autres sont dans des grottes, et plusieurs gisements ont livré des ossements épars (Zemour 2013). Le substrat mésolithique est encore trop mal connu dans l'ensemble de la région pour avoir une vision claire des processus de contacts avec les groupes néolithiques et leur impact sur les cultures. Comme l'écrit J. Guilaine (2003, p. 160), "si le [substrat mésolithique] a réellement été faible, la conquête de l'espace par les pionniers néolithiques a dû s'en trouver favorisée et les quelques groupes humains subsistant facilement intégrés. Là où les communautés mésolithiques ont été plus conséquentes, la progression agricole a peut-être subi des résistances ; des phénomènes d'osmose ont, sans doute, été vraisemblables dans les aires plus fortement occupées par les chasseurs-cueilleurs." L'acculturation prônée par de nombreux auteurs se trouve néanmoins être nuancée selon les régions et les groupes (Binder 2000).

De façon contemporaine au développement du Rubané à travers l'Europe tempérée et du Cardial en Europe méditerranéenne, entre 5 500 et 5 000 cal. BC, apparaissent deux phénomènes particuliers : La Hoguette et Limbourg. Entre le Jura au sud, jusqu'en Normandie à l'ouest et sur le cours du Main à l'est, la concentration majeure du Limbourg se trouve dans la plaine du Rhin supérieure et celle de La Hoguette dans le bassin du Neckar, bien qu'elles se superposent en partie (Manen et Mazurie De Keroualin 2003 ; Mazurié de Keroualin 2003 ; Crombé 2009 ; Figure 6). Ces deux entités sont définies par des productions céramiques qui leur sont propres, dans des groupes qui ne pratiquent pas l'agropastoralisme, parfois appelés "chasseurs céramisés" (Jeunesse 2000). Elles s'inscrivent dans la lignée des groupes mésolithiques et possèdent des traits néolithiques d'influence méditerranéenne (van Berg 1990), mais aucun site avec une quantité suffisante de céramique associée à ces groupes n'a encore été mis au jour, et le problème de l'identité de ces groupes continue à se poser (Crombé 2009). Il y aurait donc pendant quelques siècles une interaction entre le substrat mésolithique et des groupes néolithiques perceptible le long de l'axe rhodanien et, une fois les éléments céramiques installés dans la culture rubanée, ils auraient accompagné les groupes néolithiques rubanés dans leur expansion vers l'ouest (Manen et Mazurie De Keroualin 2003). Ce scénario

semble indiquer la présence de réseaux d'échanges déjà bien en place entre Néolithiques et Mésolithiques et des contacts entre les deux sphères de la Néolithisation européenne, rendant la lecture des indices archéologiques d'autant plus difficile (Jeunesse 2000 ; Manen et Mazurie De Keroualin 2003).

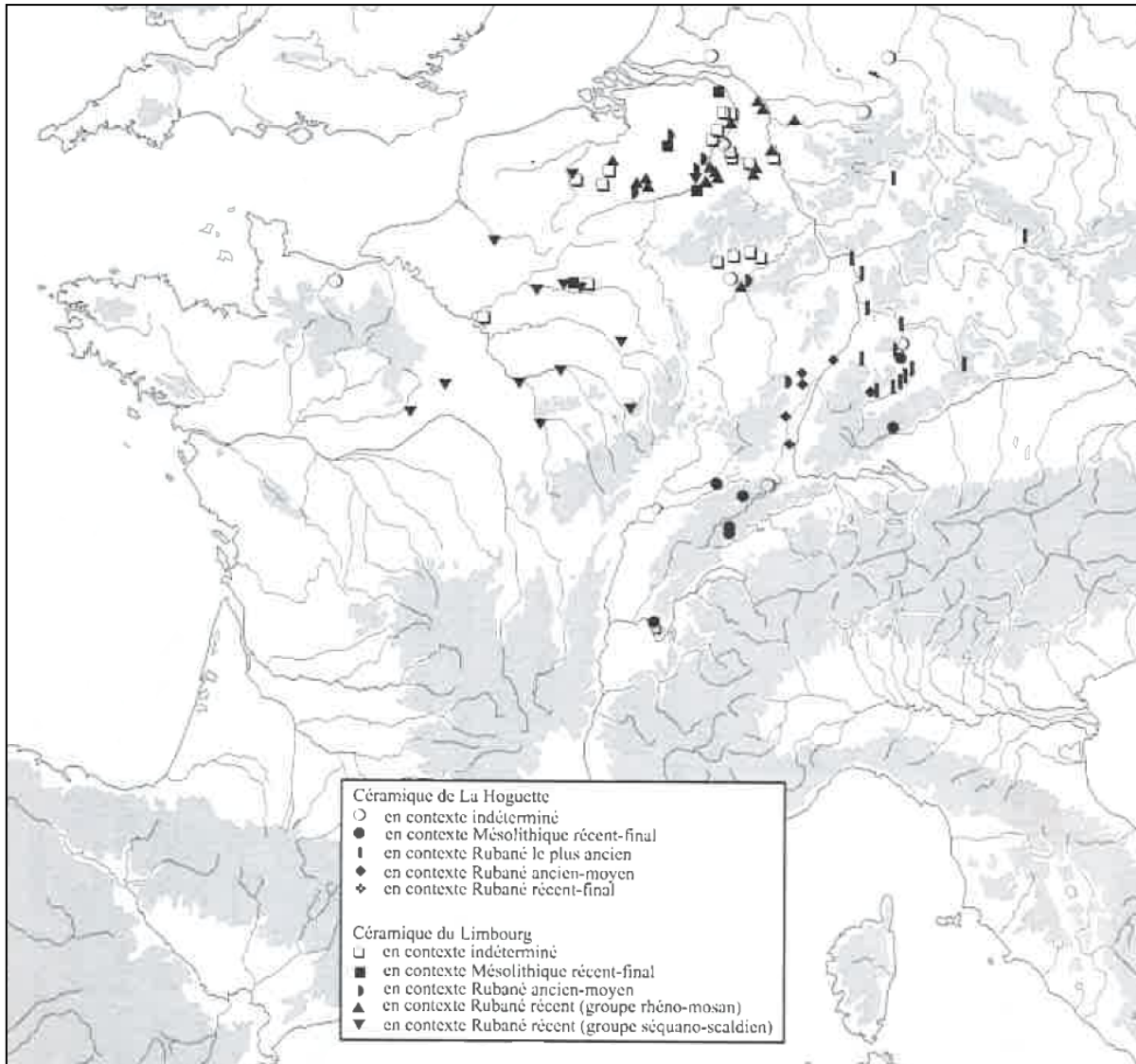


Figure 6. Carte de répartition des vestiges de Céramique de La Hoguette et du Limbourg
(Mazurié de Keroualin 2003)

Dans le sud de l'Europe, le Néolithique continue de s'étendre à l'intérieur des terres dès 5300 cal. BC en créant de nouveaux groupes en Italie, dans les grandes îles méditerranéennes, en France et en Espagne. Prenant différents noms selon les régions, du Cardial récent à l'Épicardial ancien, l'acculturation du substrat mésolithique se poursuit jusqu'à environ 5 000 cal. BC. Peu de sites sont connus pour ce qui est de cet horizon épiscardial, mais des groupes en altitude (Alpes, Jura, Pyrénées) y sont associés. Le couloir rhodanien est également peu à peu occupé, ainsi que la côte atlantique française et portugaise (Guilaine 2003 ; Mazurié de Keroualin 2003). Les changements d'ordre culturel sont faibles : les décorations sur les

céramiques ne sont plus imprimées mais incisées ou appliquées, l'habitat est connu en plein air et en grotte ou abris sous roche, et les morts sont généralement inhumés individuellement, soit isolément, soit regroupés, bien que les premières traces de sépultures plurielles apparaissent à la phase finale du Néolithique ancien (Zemour 2013).

Sur l'ensemble du territoire européen, le mode de vie néolithique se diffuse par des procédés et des vitesses qui peuvent être très variables selon les régions (Fort 2015). L'Europe centrale est plutôt colonisée par des groupes humains s'installant en petits isolats (*leapfrog*) ou en se déplaçant en de plus grosses concentrations plus ou moins rapidement, tel que la culture rubanée qui a colonisé une immense part de l'Europe tempérée en quelques siècles. Une diffusion plus culturelle semble s'être produite dans la partie sud de l'Europe, laissant au Mésolithique une plus grande influence sur les productions matérielles et le mode de vie de ces groupes. Les mouvements de populations semblent de fait différents selon les régions, et les faciès culturels également. Ainsi que le notent N. Cauwe et ses collègues (2007, p.115), "l'alternance des colonisations, des acculturations et des échanges entraîne l'émergence d'une infinité de versions de la vie néolithique. Les transmissions s'accompagnent d'autant de ruptures, liées aux possibilités d'innovation de chacun et à la nature variable du substrat."

QUELQUES REPÈRES - ÉMERGENCE ET EXPANSION NÉOLITHIQUE EN EUROPE

- 11 000 cal. BC : Apparition du mode de vie néolithique au Proche-Orient
- 5 000 ans plus tard : "package néolithique" constitué, incluant sédentarité, technique de la pierre polie, domestication des animaux et des végétaux, céramique
- A partir de 8 600 cal. BC : premières migrations en-dehors du Proche-Orient en lien avec des changements sociaux et démographiques et d'autres phénomènes mal identifiés (changements climatiques...)
- Trois théories majeures proposées pour expliquer les modalités de diffusion du mode de vie néolithique en Europe : migrationniste, culturaliste et intégrationniste
- Deux courants d'expansion néolithique en Europe :
 - Courant danubien (ou continental) principalement représenté par la culture rubanée (ou LBK) -> par la vallée du Danube jusqu'à l'océan Atlantique
 - Courant méditerranéen (lié à la culture *Impressa-cardiale*) le long des côtes méditerranéennes jusqu'au Portugal.Déclinaison de ces courants en une multitude de cultures, incluant des interactions variables avec les chasseurs-cueilleurs.
- Vers 4 500 cal. BC : Europe entière néolithisée

KEY ASPECTS – THE EMERGENCE OF THE NEOLITHIC AND SPREAD INTO EUROPE

- 11 000 cal. BC: Neolithic lifeways appears in the Near East, with the “Neolithic package” of sedentism, polish stone industries, as well as plant and animal domestication fully in place 5 000 years later
- From 8 600 cal. BC: initial migrations from the Near East linked to social and demographic changes, as well as several still unidentified factors (e.g. climatic changes)
- Three major theories have been proposed to explain the dispersal of Neolithic lifeways across Europe: migrationist, culturalist, and integrationist
- Two waves of European Neolithisation:
 - A Danubian (or continental) expansion wave primarily represented by the LBK (*Rubané* culture) along the Danube Valley and further west towards the Atlantic Ocean
 - A Mediterranean expansion wave (linked to the Impressed Ware-Cardial culture) along the Mediterranean Coast as far as PortugalDiversification in numerous cultures, including various interactions with hunter-gatherer groups
- Around 4 500 cal. BC: Neolithic extended across all of Europe

2. Les débuts du Néolithique dans le territoire de la France actuelle

Après avoir observé de façon globale le phénomène de diffusion du Néolithique en Europe tempérée et méridionale jusque sur le territoire français, nous allons cibler particulièrement les zones géographiques abritant les cinq sites qui font l'objet de ce travail : Obernai en Alsace, Gurgy "les Noisats" dans le Bassin parisien, Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" en Normandie, Germignac "Le Bois du Bourg" dans le Centre Ouest et Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" dans la vallée du Rhône, sans chercher l'exhaustivité sur les autres régions du territoire français (Figure 7).



Figure 7. Localisation des cinq sites étudiés

L'ensemble de la période sur laquelle s'étend l'occupation des sites sera abordée, souvent du Néolithique ancien au Néolithique moyen, ainsi que l'ensemble des cultures installées dans ces régions. Parmi nos sites, deux sont inédits (Obernai et Loriol-sur-Drôme) et font ici l'objet d'une première présentation. Plusieurs publications ont déjà porté sur Gurgy "Les Noisats" (Rottier *et al.* 2005 ; Rottier 2006, 2007 ; Le Luyer *et al.* 2014 ; Le Roy *et al.* 2014 ; Le Roy 2015) mais la monographie n'est pas encore publiée. Fleury-sur-Orne est encore en cours de fouille, mais le site a été repéré il y a une trentaine d'années et a participé à la caractérisation culturelle de la période du Néolithique moyen en Normandie (cf. 1.1.2.3) (Chancerel et Billard 1991 ; Desloges 1997). Quant à Germignac, fouillé dans les années 1980, il est bien connu des spécialistes puisqu'il s'agit de la sépulture néolithique la plus

ancienne de la région (Gaillard *et al.* 1984 ; Laporte et Gomez de Soto 2001). Les différents sites de notre étude n'ont donc pas tous le même rapport face à l'histoire de la recherche sur le Néolithique en France et de fait, ils n'ont pas tous la même place au sein de cette vue d'ensemble des cultures néolithiques dans les régions concernées par notre étude. Nous présentons dans ce chapitre le contexte dans lequel se placent les sites, qui feront ensuite l'objet d'une présentation détaillée plus loin dans ce travail (cf. III).

2.1. L'Alsace

Le site d'Obernai est situé dans le Bas-Rhin, région qui correspond à peu près à la Basse-Alsace. De nombreux sites rubanés et du Néolithique moyen occupent cette zone (Jeunesse 1995a ; Denaire 2009). Les groupes rubanés traversent le Rhin et s'installent dans la région à la fin du sixième millénaire avant notre ère, dès 5 300 cal. BC (Cauwe *et al.* 2007). Dans la totale continuité des traditions LBK, les villages aux longues maisons apparaissent dans les lœss alsaciens. Deux ensembles rubanés se distinguent : l'un va de la confluence Rhin-Neckar jusqu'en Hainaut belge, et englobe la Basse-Alsace, c'est le Rubané nord-ouest (RNO) ; l'autre comprend la Haute-Alsace, la Champagne et le Bassin parisien, c'est le Rubané du sud-ouest (RSO ; Jeunesse 1995a ; Figure 8). C. Jeunesse y voit une opposition liée à deux voies de traversée du Rhin, une au nord et l'autre plus au sud, qui seraient à l'origine de traditions culturelles différentes. Le RNO est caractérisé par une industrie lithique pauvre, avec armatures triangulaires probablement dues à des contacts avec des groupes mésolithiques. Des éléments céramiques de type Limbourg et La Hoguette sont également présents dans ces gisements. Si l'élevage, majoritairement du bœuf, est également bien attesté, la présence très importante de gibier chassé est à noter (Mazurié de Keroualin 2003). Le RSO possède des éléments de décors céramique issus d'influences méridionales, comme les décors en T au peigne pivotant (Lichardus-Itten 1986), une industrie lithique moins empreinte d'éléments mésolithiques et également moins d'indices de chasse dans ses ensembles fauniques (Mazurié de Keroualin 2003).

C. Jeunesse détermine deux traditions funéraires selon ces deux groupes : la tradition I concerne la zone du RSO, avec des sépultures orientées plus ou moins vers l'est. Les individus sont repliés sur leur côté gauche, souvent saupoudrés d'ocre. La parure, notamment en coquillage, est plus fréquente que la céramique dans les tombes. Des analogies importantes avec les traditions rubanées originelles sont notables, mise à part la composition du mobilier. Des réseaux d'approvisionnement sont bien en place notamment avec la côte atlantique. L'ocre et un nombre important de parures offrent des arguments pour y voir des emprunts à la tradition funéraire du mésolithique récent. La tradition II recouvre la Basse-Alsace et le RNO, mais aussi une aire de répartition plus large et est déterminée par des caractéristiques funéraires différentes : une fréquence importante de céramique et de lithique, de l'ocre en fragment, une quasi-absence de parure. La position des corps, notamment en décubitus dorsal, est beaucoup plus diversifiée et ils sont plutôt orientés vers l'ouest, rupture nette avec la

tradition danubienne. Ce dernier aspect ainsi que l'importance de l'outillage lithique semblent d'influence mésolithique. Cette opposition enrichit les limites établies par l'étude des industries lithiques et des céramiques et complexifie les rapports entre les Rubanés et les populations autochtones (Jeunesse 1995a, 1997).

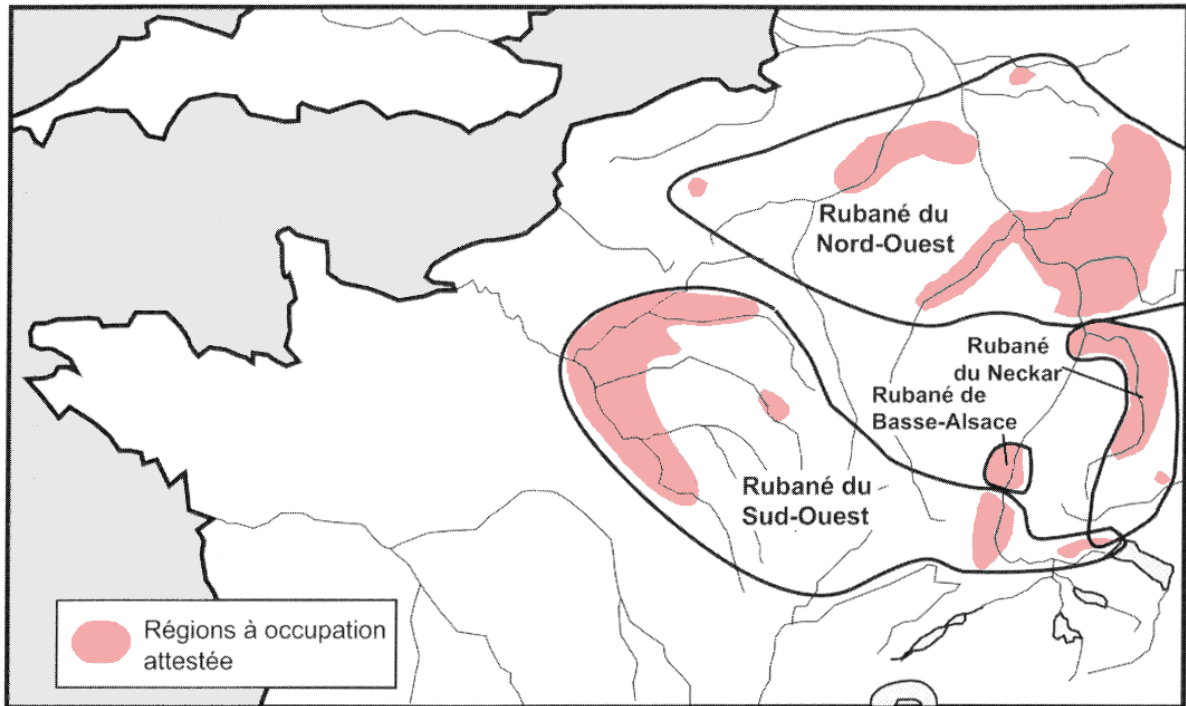


Figure 8. Groupes et sous-groupes régionaux dans le Bassin du Rhin et le Bassin parisien
(Jeunesse 1999).

Les régions des groupes RNO, Rubané du Neckar et de Basse-Alsace appartiennent à la tradition II.

A partir de 5 000 cal. BC environ, une multiplication des cultures tant du point de vue chronologique que géographique se met progressivement en place de manière générale en France et caractérise le Néolithique moyen. Nous avons choisi d'utiliser pour la Basse-Alsace la chronologie publiée par A. Denaire (Denaire 2009, 2011 ; Denaire *et al.* 2011), mise à jour à partir des dernières données céramiques régionales (Figure 9).

Dans l'ouest de l'Allemagne et jusqu'en Basse-Alsace, le groupe de Hinkelstein succède ou se superpose au Rubané, ses débuts étant difficiles à cerner (Denaire *et al.* 2011 ; Figure 9). Il n'a que très peu d'influence sur les régions alentours, sa zone de répartition se trouvant plus à l'est. La céramique est directement héritée des traditions rubanées, et peu à peu les formes se diversifient (Cauwe *et al.* 2007). Les sites Hinkelstein ne se situent pas dans les mêmes secteurs que les sites rubanés, il est de fait difficile d'établir le type de contact et l'apport ou non de populations (Denaire *et al.* 2011). Ce groupe est surtout connu par ses nécropoles, il existe donc peu de données sur son habitat et son économie (Cauwe *et al.* 2007). La tradition II définie par C. Jeunesse est toujours perceptible : corps en décubitus dorsal, présence d'industrie lithique et de céramique (Jeunesse 1995a). L'orientation est également toujours la même au sein d'une nécropole, plutôt majoritairement au sud-est (Jeunesse 1995a, 1996). Enfin, le mobilier est plutôt réparti selon le sexe des inhumés : les

coins perforés et les armatures de flèche sont plutôt associés aux hommes, alors que les meules, la céramique, la parure et les outils légers en pierre sont plutôt associés aux femmes (Lichardus *et al.* 1985). Dans cette culture, les parures traditionnelles en spondyle sont abandonnées, et remplacées en masse par des perles en calcaire ou en jais et des parures sur dents animales (Jeunesse 1995a).

Le groupe Grossgartach suit le groupe de Hinkelstein aux alentours de 4 950 - 4 900 cal. BC, bien que les limites chronologiques entre les deux soient là encore assez floues (Denaire 2011 ; Denaire *et al.* 2011 ; Figure 9). Le Grossgartach présente une aire d'expansion plus importante, qui dans son extension maximale, occupe notamment la Rhénanie et l'Alsace, et va jusqu'en Suisse au sud (Denaire *et al.* 2011). Les techniques céramiques se situent dans la tradition Hinkelstein avec des impressions de peignes, puis adoptent la double impression, que l'on retrouve par la suite dans le Roessen. Les vases carénés constituent le profil dominant (Denaire 2009). Les maisons rappellent l'habitat d'Europe centrale, avec des plans trapézoïdaux et des parois courbes (Lichardus *et al.* 1985). Les pratiques funéraires sont toujours dans la continuité des groupes précédents, avec des sépultures à inhumations en position allongée et une composition du mobilier traditionnelle (Lichardus *et al.* 1985). L'orientation des corps se stabilise en direction du sud-est jusqu'à la fin du Ve millénaire cal. BC (Lefranc *et al.* 2009 ; Lefranc *et al.* 2012).

Le Planig-Friedberg est une culture régionale propre à l'ouest de l'expansion Roessen, notamment en Alsace (Figure 9). Avec un faciès céramique aux éléments anciens liés au Grossgartach, il est à la fois postérieur et contemporain au Grossgartach. C'est l'une des cultures les moins bien documentées pour la période. Les décors couvrants deviennent la norme céramique et les bandes anguleuses semblables au Hinkelstein réapparaissent. Les gobelets et pots à panse globulaire deviennent majoritaires dans les ensembles (Denaire 2009).

Le groupe de Roessen se met en place dans la tradition du Grossgartach vers environ 4 750 cal. BC de l'Alsace à l'Allemagne de l'est, tant du point de vue de la céramique que de l'habitat (Figure 9). Il semble que la diffusion de cette culture se soit faite d'ouest en est et la céramique décorée n'a pas de périodisation équivalente entre les deux zones géographiques (Lichardus *et al.* 1985). De petits gobelets décorés et les grands pots non décorés sont les productions céramiques les plus représentatives de la culture Roessen (Denaire *et al.* 2011). De nouvelles petites constructions apparaissent cependant aux côtés des maisons sans que leur fonction n'ait pu être établie jusqu'alors (Cauwe *et al.* 2007). Le traitement des morts est toujours le même, dans la continuité de la séquence Hinkelstein-Grossgartach : les morts sont en position allongée, au contraire du Roessen de l'est où les corps sont en position repliée. Ceci mis à part, les sépultures sont individuelles, sans aménagement des fosses (Lichardus *et al.* 1985). En revanche, si l'ensemble des gestes funéraires est similaire aux périodes antérieures, une rupture s'opère quant à l'occupation de l'espace. En effet, les grandes nécropoles de tradition danubienne au Grossgartach laissent progressivement la place de petits

groupes de tombes de moins d'une dizaine d'individus, ce que P. Lefranc voit comme "un bouleversement en profondeur de la société Roessen" (Lefranc *et al.* 2012, p. 148).

Le Bischheim rhénan est une étape récente du Roessen en Rhénanie (Lichardus *et al.* 1985), situé environ entre 4 600 et 4 350 cal. BC (Jeunesse *et al.* 2002 ; Figure 9). D'après les ruptures remarquées entre le groupe de Bischheim et les cultures précédentes notamment dans le Bassin parisien et en Belgique, l'hypothèse de déplacements de populations qui seraient venues s'installer depuis les régions plus à l'est a été soulevée (Jeunesse *et al.* 2002). Cependant dans le sud de la plaine du Rhin, la continuité du répertoire et l'absence de ruptures sont notables (Denaire *et al.* 2011).

La Basse-Alsace est donc marquée par une multiplicité de cultures au Néolithique moyen, pour partie dans la continuité des traditions rubanées, pour partie en rupture avec elles. Pour ce qui est des pratiques funéraires, les traditions rubanées toujours présentes au Néolithique ancien sont remplacées par de nouvelles normes. La position fléchie fait place au décubitus dorsal, l'orientation devient ouest puis nord-ouest, la parure voit arriver les perles discoïdes en calcaire ou en jais et les dents animales. Nombres de ces traits ont été considérés comme une réaffirmation des traditions mésolithiques qui, pour C. Jeunesse, montre l'aboutissement du processus d'acculturation des populations de chasseurs-cueilleurs (Jeunesse 1995a) qui a duré jusqu'au Néolithique moyen selon des modalités complexes encore à éclaircir (Jeunesse 2000).

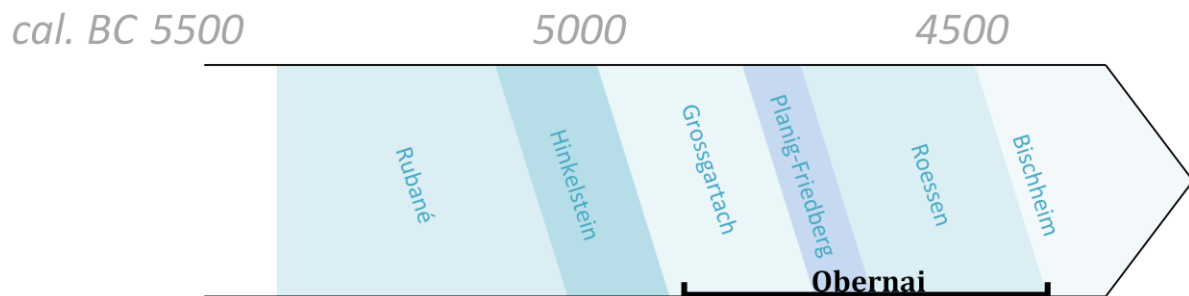
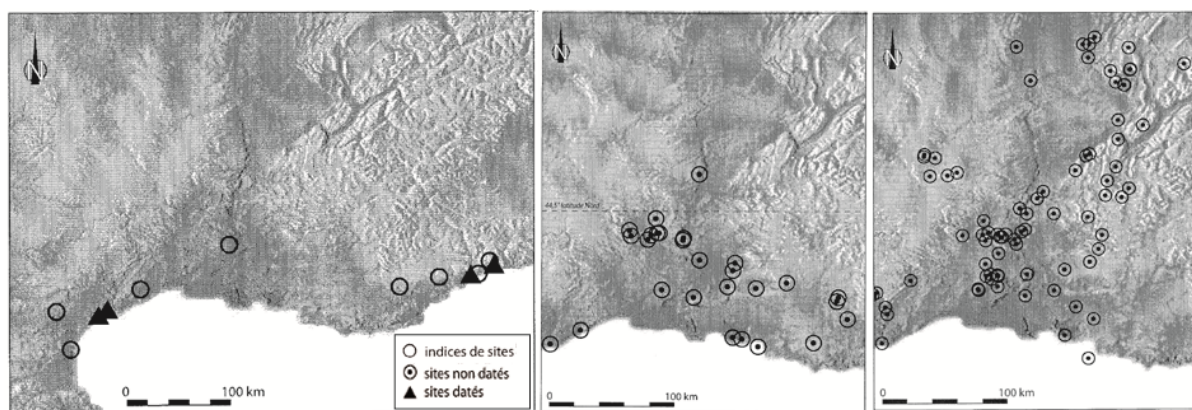


Figure 9. Frise chronologique récapitulative des cultures du Néolithique ancien et moyen de la Basse-Alsace et positionnement chronologique du site d'Obernai

2.2. La vallée du Rhône

Alors que le courant danubien arrive sur le territoire français par l'est, le courant méditerranéen arrive par le littoral au sud. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin", le deuxième site concerné par notre étude, se trouve au débouché de la vallée de la Drôme, dans le département du même nom. Cette région et ses alentours représentent la moyenne vallée du Rhône, qui n'a pas immédiatement été concernée par les premières installations néolithiques côtières de Méditerranée. Les sites de type *Impressa* établis dans le sud de la France restent cantonnés sur la frange littorale, vers 5 800 cal. BC (Binder *et al.* 1993 ; Perrin 2008). Ce n'est

qu'avec la mise en place de la culture cardiale que les populations néolithiques rentrent à l'intérieur des terres et notamment le long de la vallée du Rhône. Les premières implantations sont concentrées dans la partie basse de la vallée, mise à part une exception en Ardèche avec le site de la Brégoule à Soyons (Beeching *et al.* 1985 ; Perrin 2008). L'installation néolithique en moyenne vallée du Rhône et au-delà vers le nord n'est perceptible qu'à partir de 5 200 cal. BC de façon massive (Perrin 2008 ; Figures 10 et 11). Sur la rive droite du fleuve, l'Épicardial ancien se met en place alors que sur la rive gauche, en zone provençale, il s'agit du Cardial récent, deux groupes établis à partir de distinctions céramiques (Perrin 2008 ; Binder et Sénépart 2010). Les relations entre les deux groupes et même leur appellation posent question : certains voient une rupture nette avec, dans l'Épicardial, une possible deuxième étape d'un processus de Néolithisation par acculturation des groupes mésolithiques encore sur place (van Willigen 2004) quand d'autres voient au contraire une continuité culturelle d'un Cardial ancien vers le Cardial et l'Épicardial en deux évolutions parallèles (Manen 2002). Les sites sont surtout connus en grotte et sous abri, mais les données lithiques et archéozoologiques ne sont pas suffisantes pour observer une différence concrète de fonctionnalité des sites (même si des activités de chasse, de pastoralisme ou d'acquisition de matières minérales se font sentir ; Perrin 2008). Il ne fait pas de doute que la composante mésolithique est très présente dans le Cardial, à des degrés variables, et la ressemblance entre les différents groupes est probablement due aux réseaux d'échange importants, déjà en place entre les groupes mésolithiques (Cauwe *et al.* 2007). De façon générale, les sites d'habitat et les sépultures sont peu conservés. L'unique sépulture connue pour la moyenne vallée du Rhône se trouve à l'abri de la Vessigné en Ardèche et n'est datée que du Cardial récent. Il s'agit d'un aménagement en petite fosse ovale, le défunt étant en position fléchie sur le côté droit (Gilles *et al.* 1989 ; Beyneix 2008). Une autre sépulture est connue pour l'Épicardial dans la Drôme, il s'agit du site de Barret-de-Lioure, où un individu adulte en décubitus latéral gauche est enterré dans une fosse dans un niveau épicardial bien défini, dans un site de plein air (Pahin-Peytavy et Mahieu 1991). Les pratiques funéraires sont plutôt concentrées autour des habitats, en sépultures individuelles (Beyneix 2007). Plus au sud dans la vallée du Rhône, certaines sépultures sont en plein air, d'autres en grotte ou en abri. Dans les cas qui ont pu être observés, tous les individus sont en décubitus latéral (voir synthèse exhaustive dans Zémour 2013). Seuls les sites de Pendimoun (Alpes-Maritimes), la grotte d'Unang (Vaucluse) et la Baume Bourbon (Gard) présentent des regroupements de sépultures qui peuvent être potentiellement apparentés à des "nécropoles", bien que la vocation funéraire des sites soit difficile à établir et que les relations chronologiques entre les individus et leur intentionnalité soient peu claires (Coste *et al.* 1987 ; Paccard 1987 ; Binder *et al.* 1993 ; Zémour 2013). De plus, à cette période du Néolithique ancien, des sites sépulcraux plus au sud sur le littoral, comme Fontbrégoua, présentent des signes de découpe sur les ossements, mais les interprétations à leur sujet varient selon les auteurs, de cannibalisme conflictuel (Courtin 2000) à pratiques rituelles (Mafart *et al.* 2004).



**Figure 10. Distribution géographique des sites de la première étape du Néolithique ancien autour de 5 800 avant notre ère (à gauche), de la seconde étape du Néolithique ancien entre 5 600 et 5 200 avant notre ère (au milieu) et de la troisième étape du Néolithique ancien entre 5 200 et 4 900 avant notre ère (à droite).
D'après Perrin (2008).**

Aux groupes cardiaux et épicaux dans la vallée du Rhône et dans l'ensemble du sud de la France succède le Chasséen ancien, aux alentours de 4 500 cal. BC, avec le passage au Néolithique moyen (Figure 11). Cette culture occupe un territoire immense, sur une grande part de la France actuelle, avec des faciès régionaux particuliers (Beeching *et al.* 1991). L'habitat laisse apparaître différentes structures : des structures en trous de poteaux aux empierements, avec des plans plus ou moins rectilignes ou circulaires, qui forment parfois de grands villages et côtoient les sites en grottes toujours attestés (Beeching 1991 ; Cauwe *et al.* 2007). Du point de vue des stratégies de subsistance, le système encore bien attesté de la chasse pendant le Cardial régresse de façon très importante. Celle-ci laisse place à une présence significative des ovi-caprins et secondairement du bœuf. L'économie de subsistance néolithique prend de fait une nouvelle importance, impliquant peut-être une approche différente des sites domestiques et de la gestion des troupeaux (Beeching 1991 ; Helmer 1991). Le développement des grottes bergeries côté ardéchois est possiblement lié à cette évolution économique. Dans la Drôme, les sites sont plutôt caractérisés par des regroupements avec des hiérarchies au sein de chacun d'eux (Beeching 1991). Les réseaux d'échange sont également attestés, parfois sur de longues distances, et concernent autant les matières premières que les produits finis (e.g. Beeching 1991 ; Beyneix 2007). Du point de vue funéraire, les sépultures individuelles sont toujours présentes, mais se trouvent en relation avec des sépultures multiples (Beeching 1991 ; Boujot *et al.* 1991 ; Tchérémissinoff *et al.* 2005). Des sites exceptionnels par leur taille, leur situation et le mobilier présent sont remarquables, comme les Moulins à Saint-Paul-Trois-Châteaux ou le Gournier à Montélimar et Chateauneuf-du-Rhône pour une phase récente du Chasséen (Beeching et Crubézy 1998). Des traces de monuments circulaires sont par ailleurs notables, considérés comme équivalents rhodaniens possibles des mégalithismes connus en régions méditerranéenne et atlantique au Néolithique moyen (Beeching et Crubézy 1998). Ce qui caractérise surtout les sépultures chasséennes, c'est la variabilité des pratiques. En effet, les sépultures se trouvent tant en contexte domestique qu'en grotte comme auparavant. Les structures sont soit des fosses creusées sans aménagement, soit des structures réutilisées (puits, silos, fossés), soit des

constructions en pierre de différents types (cistes, monuments). La diversité se voit également dans le traitement des corps, dans leur position, ainsi que dans le mobilier funéraire. Ces différences ont été à la base des discussions sur la hiérarchisation des sociétés du Néolithique moyen, notamment le Chasséen (Beyneix 2007).

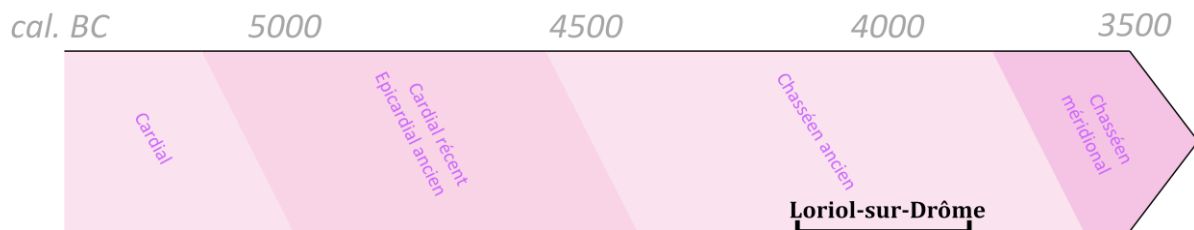


Figure 11. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques de la moyenne vallée du Rhône et positionnement chronologique du site de Loriol-sur-Drôme

2.3. Le Bassin parisien

Le Bassin parisien nous intéresse tout particulièrement ici car c'est la région qui abrite le site de Gurgy "les Noisats", le plus conséquent de notre corpus. C'est une région complexe où une multitude de groupes et de cultures se succèdent ou s'entrecroisent. Les influences sont nombreuses et variées (mésolithiques, méridionales, danubiennes...) et les chronologies difficiles à établir et sujettes à discussion (Constantin 1986 ; Jeunesse 1995b ; Augereau 2004 ; Thevenet 2010 ; Thomas 2011).

L'arrivée des Néolithiques ne s'est pas faite dans des territoires vierges de toute occupation, mais au contraire au sein d'un substrat mésolithique bien implanté. De fait, à l'image du reste du continent européen, les questions se posent quant aux relations entre autochtones et colons en terme d'échanges et d'interactions. A. Augereau (2004, p. 61) résume ainsi les différentes hypothèses : "d'une part, [l']origine de [la Néolithisation] pourrait être polyphylétique avec une participation, dominante, du courant centre-européen (danubien) et celle du courant méditerranéen qui aurait pu "céramiser" très tôt les Mésolithiques ; d'autre part, on envisage de plus en plus une interaction constante, sous la forme d'influences réciproques, entre populations mésolithiques et néolithiques ; enfin, l'histoire des relations entre mésolithiques et néolithiques s'inscrirait sur une longue période, presque trois millénaires, aboutissant, à terme, à un métissage où l'apport mésolithique se manifesterait dans le domaine de l'idéologie." Ainsi des caractéristiques mésolithiques réapparaissent dans certaines cultures néolithiques, et pas seulement dans les plus anciennes (cf. Cerny, Bailloud 1971 ; Sidéra 2000, 2012).

La culture rubanée s'installe dans le Bassin parisien aux alentours de 5 200 cal. BC directement issue de la diffusion du RSO (cf. I.1-2.1) venu de l'est (Jeunesse 1995a ; Figure 12). L'appellation courante dans la région est le Rubané Récent du Bassin parisien, ou RRB (Bailloud 1974). Caractérisé par une céramique aux décors à peigne pivotant et au thème

décoratif en T d'influence méridionale communs au RSO, le RRBP voit en revanche une absence d'armatures lithiques triangulaires par rapport aux groupes plus à l'est. Les bovidés, suivis des caprinés puis des suidés caractérisent l'élevage, alors que la chasse est minoritaire (Sidéra 2012). Les pratiques funéraires suivent la tradition I proposée par C. Jeunesse (Jeunesse 1995a), bien que les individus ne soient pas toujours déposés *stricto sensu* en décubitus latéral (Thevenet 2010). Contrairement aux grandes nécropoles d'Europe centrale, les sépultures se situent dans des contextes domestiques, sans que pour autant la relation soit toujours évidente (Thevenet 2010). Une certaine structuration plus complexe semble néanmoins se mettre en place à l'étape finale de la période notamment avec des tombes en alcôve, dans la Vallée de l'Aisne (Thevenet 2004, 2010).

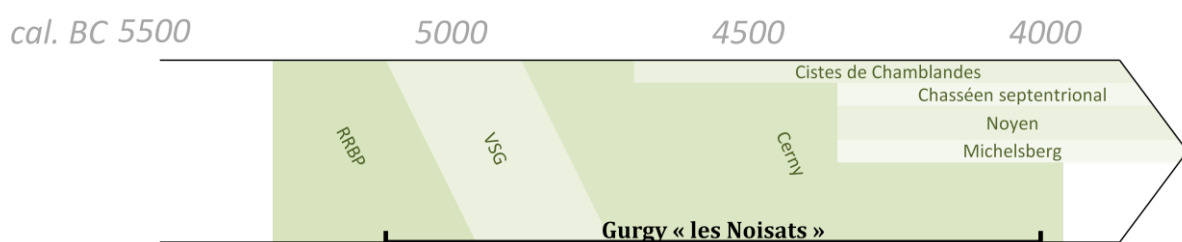


Figure 12. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques du sud du Bassin parisien et positionnement chronologique du site de Gurgy "Les Noisats"

Le Villeneuve-Saint-Germain (VSG) apparaît de façon contemporaine à la phase finale du RRBP, aux alentours de 4 900 cal. BC, dans le Bassin parisien et au nord de celui-ci (Thevenet 2010 ; Figure 12). Cette culture est à rapprocher de la culture Blicquy en Moyenne Belgique et les deux sont souvent regroupées par une seule et même appellation Blicquy-Villeneuve-Saint-Germain. Nous ne parlerons que du VSG dans la mesure où c'est la culture qui occupe le Bassin parisien. Le VSG se rapproche du Rubané sur de nombreux points, notamment l'habitat à plan rectangulaire ainsi qu'une partie du répertoire céramique (Cauwe *et al.* 2007). En revanche, la présence de bracelets en schiste, de céramique dégraissée à l'os, de certains types de vases ou de décors céramiques en arêtes de poisson sont typiques (Augereau 2004). De nombreux éléments VSG sont aussi présents dans le RRBP, comme par exemple les décors en guirlande, en damier et en T, qui permettent d'imaginer une relation étroite entre les deux cultures. Certains éléments, parfois également communs au RRBP (décors en T, au peigne, technique pivotante) sont assimilés à des influences méridionales (Lichardus-Itten 1986). Les contacts entre les sphères méditerranéenne et danubienne sont par ailleurs déjà attestés avec les groupes mésolithiques céramisés de La Hoguette et du Limbourg (van Berg 1990). Le VSG apparaît donc comme une culture métissée à composantes danubienne, méditerranéenne et mésolithique. Du point de vue des pratiques funéraires, il se situe dans la continuité du Rubané, avec une absence de nécropoles et des sépultures regroupées dans les habitats, bien que le corpus soit faible. Là encore la structuration des fosses est marquée et la

diversité des morphologies sépulcrales est un caractère significatif de cette culture (Thevenet 2010).

L'arrivée du Cerny marque le passage du Néolithique ancien au Néolithique moyen. C'est ce qui correspond pour A. Gallay à la phase de "stabilisation" dans le processus de Néolithisation, moment où l'ensemble des terres est occupé par les agriculteurs, avec la mise en place de compétitions territoriales (Gallay 2007). Défini par G. Bailloud en 1964, le Cerny est la culture contemporaine de la principale phase d'utilisation de la nécropole de Gurgy, puisqu'elle couvre une période de 4 700 à 4 000 cal. BC environ (Duhamel et Presteau 1997 ; Figure 12). Sa répartition va du Bassin parisien à l'est à la Normandie au nord et jusqu'au Morbihan à l'ouest (Constantin *et al.* 1997). Du point de vue céramique, le Cerny est dans la continuité du VSG (Constantin 1997a). Cependant, certains aspects des décors et des types céramiques sont dans la tradition Roessen ou méridionale (Augereau 2004). Les stratégies de subsistance se modifient avec le bœuf qui prend une place prépondérante au détriment des caprinés et un faible apport de viande issue de la chasse par rapport au VSG (Tresset 1997). L'outillage se réorganise avec des matières premières locales et des types différents (Augereau 2004) et les réseaux d'échange de façon générale se modifient. L'apparition de fossés interrompus et de palissades autour des habitats est tout à fait nouvelle. Ces premières enceintes font écho au domaine funéraire, où les premières structures monumentales font leur apparition. Il s'agit des structures de type Passy (STP ; Duhamel et Presteau 1997). Monuments allongés pouvant atteindre jusqu'à 300 mètres de long pour les cas les plus remarquables, ils contiennent souvent une seule sépulture, parfois plusieurs. Organisés de façon très codifiée (un seul sexe par monument, complémentarité des monuments...), ils ne sont présents que pendant un court intervalle de 200 ans environ (Chambon 2003). Ils sont surtout visibles dans l'est du Bassin parisien, mais aussi en Normandie, et des parallèles sont fréquemment faits avec le courant mégalithique atlantique, bien que les relations chronologiques et géographiques soient toujours discutées (Chambon 2003 ; Cauwe *et al.* 2007 ; Figure 13). Le Cerny est également marqué par un autre type de structures funéraires monumentales, les sépultures de type Malesherbes, plutôt réparties à l'ouest du Bassin parisien. Constituées d'une grande dalle au-dessus d'une sépulture individuelle, elles ne concernent qu'un seul individu et sont beaucoup moins nombreuses (Simonin *et al.* 1997 ; Verjux *et al.* 1998). Enfin, une troisième organisation sépulcrale apparaît dans la région : la nécropole sans monument en surface (Thomas 2011), jusque là absente malgré les influences rubanées évidentes. Celle-ci est sans doute majoritaire en effectif pendant le Cerny. De même que les cultures contemporaines dans la vallée du Rhin (cf. I.1-2.1), certains éléments marquent une résurgence de traditions mésolithiques, telles que l'abandon du débitage laminaire, de l'architecture danubienne (Mordant et Simonin 1997) et de l'élevage des caprinés (Tresset 1997). L'importance que prennent certains traits funéraires comme les pointes de flèches ou la faune sauvage est également reliée aux relations complexes des chasseurs-cueilleurs avec les groupes néolithiques issus du Rubané (Sidéra 2000). Certains auteurs voient une double acculturation à la fois des colons danubiens et des autochtones pas

encore néolithisés (Bailloud 1971) ayant participé aux particularités régionales, notamment funéraires (Jeunesse 1997). D'autres voient également dans la culture Cerny une assimilation des traits culturels méridionaux (Guilaine 1997). Cette complexité de caractérisation de la culture Cerny est expliquée par A. Augereau (2004, p. 66) ainsi : "à cette période il n'est plus possible d'envisager la formation des cultures en termes d'influences réciproques directes mais plutôt comme le résultat d'assimilations dont le degré d'intégration est encore difficilement mesuré. Ainsi, il devient de plus en plus difficile d'identifier, dans les cultures matérielles, une influence rhénane ou méridionale, celles-ci apparaissant comme intégrées, voire diluées, dans l'identité culturelle des groupes humains."

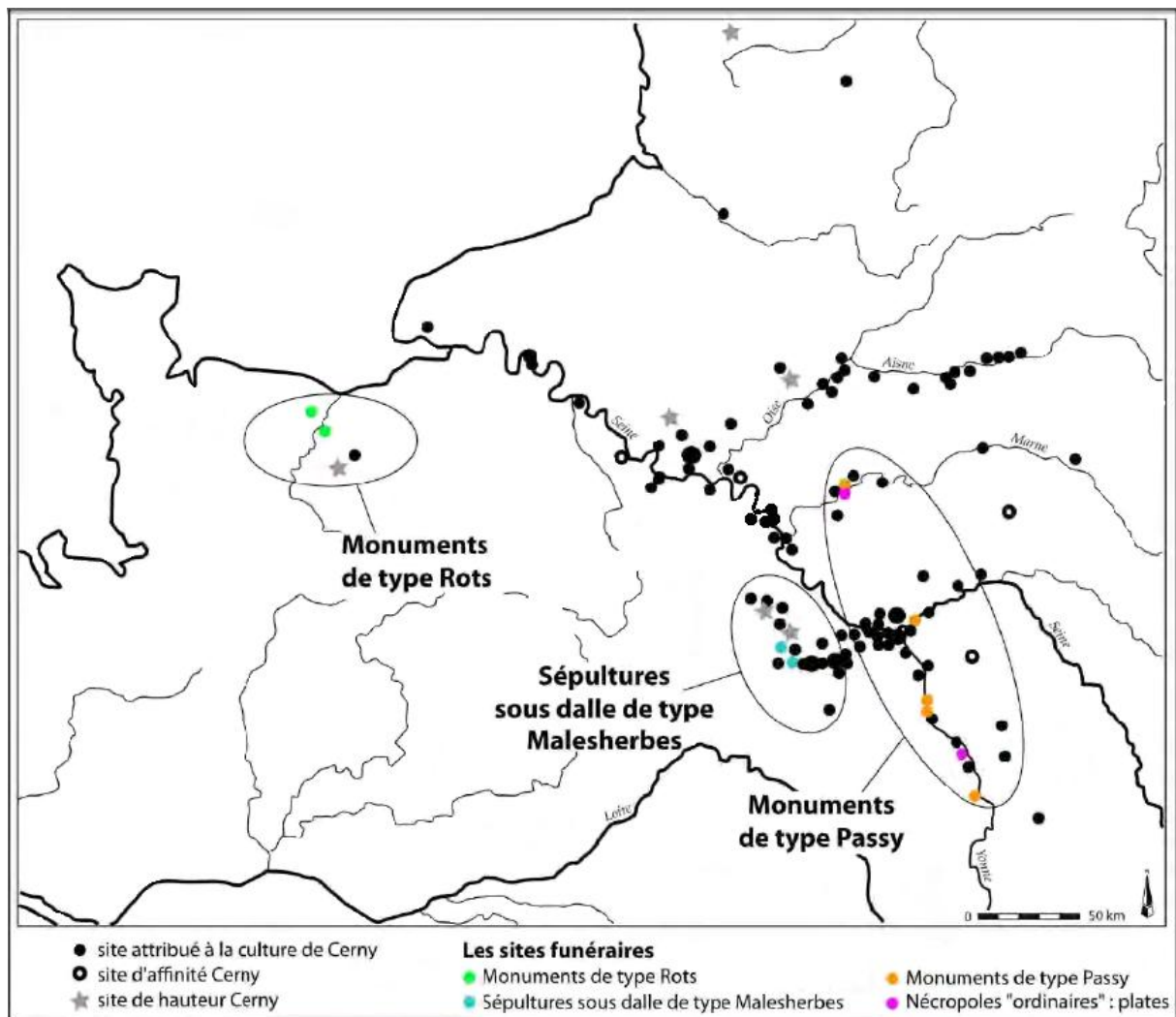


Figure 13. Sites de la culture de Cerny : niveaux d'occupation divers, sites de hauteur et sites funéraires, identification des trois principaux ensembles actuellement reconnus : type Rots (cf. I.1-2.3), type Passy et type Malesherbes.

Thomas (2011) d'après Constantin (1997b), p. 727 et Mordant et Simonin (1997), p. 322.

A la toute fin du V^e et pendant le IV^e millénaire, se mettent en place deux nouveaux courants culturels principaux, le Michelsberg dans le nord-est du Bassin parisien, la vallée de l'Aisne, les Ardennes, l'Alsace et la Lorraine, et le Chasséen qui recouvre une grande partie du territoire français, de la Méditerranée à la Picardie. Le Michelsberg et le Chasséen se distinguent notamment par le style céramique et l'emplacement des sites, alors que le type

d'habitat est plutôt semblable (Augereau 2004). Les relations entre ces deux cultures partageant parfois le même territoire ne sont pas encore résolues. La solution proposée par D. Mordant pour le sud-est du Bassin parisien est la création d'un troisième groupe culturel, le groupe de Noyen (Mordant 1982), considéré comme l'amalgame d'éléments chasséens et Michelsberg sur le fond Cerny (Augereau 1996 ; Figure 12). Cette période se caractérise par un changement important des pratiques funéraires : dans le secteur Seine-Yonne, les structures monumentales disparaissent et les pratiques funéraires sont difficilement observables (Augereau 2004).

Un autre élément concernant spécifiquement les pratiques funéraires du V^e millénaire vient encore complexifier les influences observées, ce sont les cistes de Chamblandes, connues entre 4 700 et 3 900 cal. BC (Figure 12). Apparues en Suisse occidentale, il s'agit de coffres en dalles de pierre ou en bois, contenant un ou plusieurs individus selon les régions, où la position des défunts est quasi exclusivement repliée sur le côté gauche (Baudais *et al.* 2007 ; Beeching 2007 ; Chambon 2007 ; Gatto et Gisclon 2007 ; Desideri et Besse 2009). Les tombes contenant rarement du matériel culturellement significatif, elles sont difficilement rattachables à une culture précise (Cortailod, Pré-Cortailod...) et l'appellation Chamblandes s'est imposée d'elle-même (Chambon 2007). La définition de P. Chambon (2007) retient quatre critères : ce sont des tombes en coffres de petites dimensions, globalement enterrés, avec des sujets en position fléchie sur le côté gauche. Toutes les tombes suivent la même orientation, bien que celle-ci ne soit pas systématique, et forment des nécropoles de dimensions variées. Avec ces critères, des sépultures de type Chamblandes ont été identifiées en dehors de la Suisse, dans le Massif central à Pontcharaud (Loison 1998) ou Vertaizon (Thomson 2015), et de façon intéressante dans le Bassin parisien avec la nécropole de Monéteau, située à quelques kilomètres du site de Gurgy "les Noisats", et caractérisée par du mobilier chasséen (Chambon 2007 ; Augereau et Chambon 2011).

La séquence chrono-culturelle du Bassin parisien pendant la période concernée par l'occupation de Gurgy "les Noisats" est très complexe et les successions et/ou superpositions des cultures ne font pas encore l'objet de consensus. Les influences sont nombreuses, et les datations radiocarbone sont difficilement corrélables aux séquences proposées (Augereau 2004). L'environnement chrono-culturel rend donc la lecture du site de Gurgy assez complexe.

2.4. La Normandie

Le site de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" se situe en Basse-Normandie, dans le Calvados. Les traces néolithiques les plus anciennes détectées à ce jour en Normandie se situent justement dans le Calvados, à Colombelles, habitat attribué au RRB final ou au VSG initial, daté aux environs de 5 200 - 5 000 cal. BC (Ghesquière *et al.* 2000 ; Ghesquière *et al.* 2007 ; Figure 14), alors que le substrat mésolithique est peu connu (Ghesquière *et al.* 2007). Cet habitat est construit selon les traditions danubiennes, confirmant la continuité culturelle.

Les sépultures individuelles placées autour des maisons présentent une grande variabilité. Le mobilier confirme le parallèle avec la sphère rubanée, même si on y trouve des parures qui évoquent des contacts avec l'Espagne (Ghesquière *et al.* 2007). Il faut également noter la présence de céramique type La Hoguette dans plusieurs sites qui ancre plus fortement la région dans les questions de Néolithisation évoquées plus haut (Manen et Mazurie De Keroualin 2003 ; Ghesquière *et al.* 2007 ; cf. I.1-1.6).



Figure 14. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques en Normandie et positionnement chronologique du site de Fleury-sur-Orne

Un VSG semblable à celui du Bassin parisien occupe le territoire, s'étendant jusqu'à la Basse-Normandie, mais aussi au Maine et à l'Anjou, entre 5 000 et 4 500 cal. BC environ (Chancerel *et al.* 1995 ; Ghesquière *et al.* 2007 ; Figure 14). Les structures d'habitat et leur implantation en fond de vallées sont toujours dans la tradition rubanée, avec quelques exceptions qui s'en éloignent tant dans leur plan que dans leur implantation. Le domaine funéraire n'est connu que d'une sépulture individuelle, et l'absence des sépultures autour des habitats comme c'est le cas dans le BSG du Bassin parisien est à noter. La céramique est classique par rapport au Bassin parisien. L'élément notable à cette période est l'apparition de parure en schiste, dont la fabrication est attestée sur place en habitat (Ghesquière *et al.* 2007).

Le Cerny est en revanche mieux connu (Figure 14). Des séries venues de paléosols et rattachables à différentes périodes du Cerny sont identifiées, parfois avec des caractéristiques anciennes (bracelets de schiste, outils sur lames), parfois avec des faciès plus classiques (céramique à bouton au repoussé). Des influences méridionales sont également remarquables dans des séries archéobotaniques ou dans les décors céramiques, les influences multiples sont donc à noter pour le Cerny normand (Chancerel *et al.* 1992). La phase ancienne du Cerny, de 4 700 à 4 600 cal. BC, présente peu de structures (surtout des fours et des silos), et pas de sépultures (Ghesquière *et al.* 2007). Au Néolithique Moyen I, le Cerny semble se multiplier en de nombreuses variantes locales, qui en Normandie se traduisent par un Cerny influencé par la culture Chambon dans le Val de Loire et par le Castelluc dans le Morbihan. La plaine de Caen est dans ce que E. Ghesquière et collègues (2007) appellent le bloc Est (Figure 15). C'est là que l'on trouve les sites funéraires semblables aux structures de type Passy du Bassin parisien (Chancerel *et al.* 1992 ; Desloges 1997). En effet les grands monuments bien connus ont été mis en évidence soit en position isolée, soit regroupés dans deux nécropoles bas-normandes, Les Rots et Fleury-sur-Orne qui fait l'objet de ce travail, étendant le phénomène

bien au-delà des limites précédemment observées du sud-est du Bassin parisien (Figure 13). Cependant, de légères différences sont à noter quant à la forme des monuments (trapézoïdale le long de l'Yonne ou de la Seine), la variabilité des positions des corps et la présence de coffres en pierre à architecture complexe (Chancerel *et al.* 1992 ; Desloges 1997), qui poussent J. Desloges (1997) à proposer un "type normand" pour ces monuments Cerny "sensu lato". A. Chancerel et J. Desloges (1998, p. 94) voient également dans la région le lien entre l'Atlantique et le Bassin parisien : "en Normandie, la succession des monuments pré-mégalithiques, plus proches de ceux du Bassin parisien que ceux de l'Armorique, se fait avec les grands cairns en pierres sèches qui, eux, sont indiscutablement atlantiques."

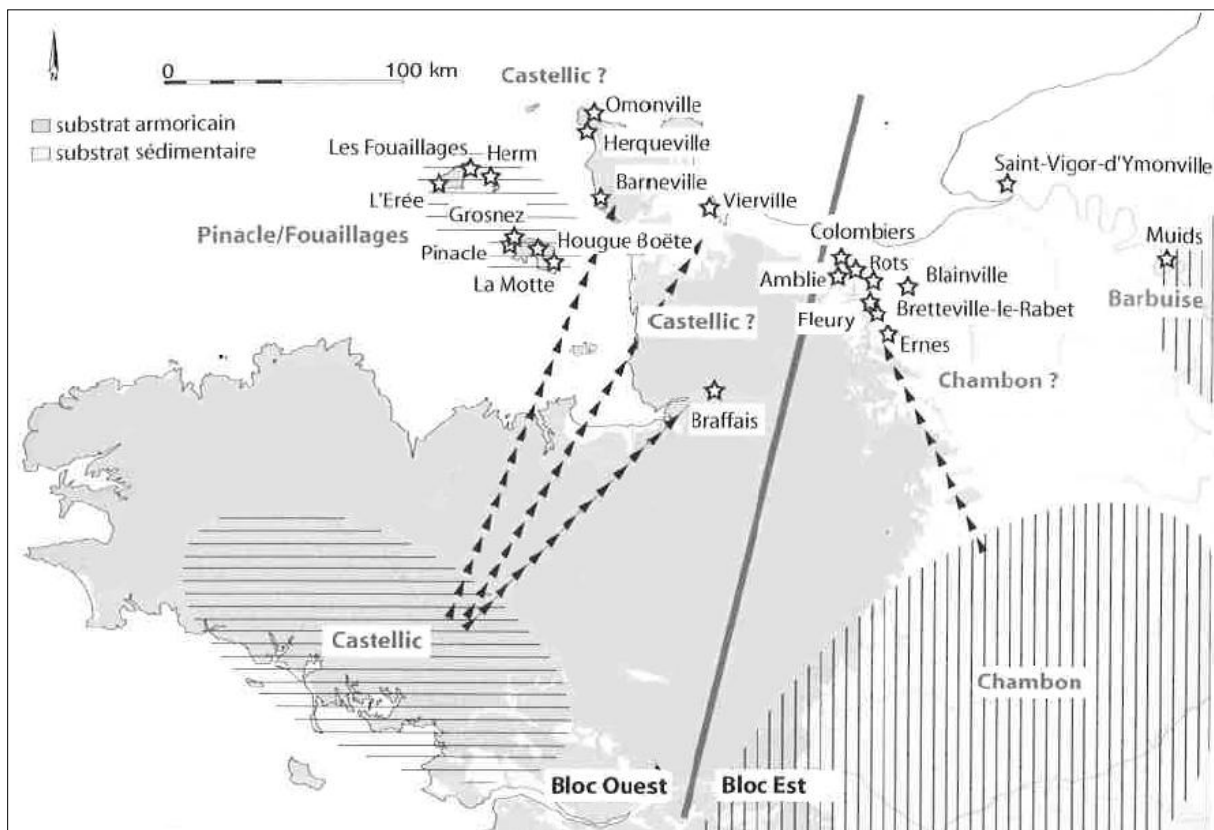


Figure 15. Répartition des sites de la deuxième moitié du Néolithique moyen I en Normandie. En hachuré, extension hypothétique du groupe Cerny Barbuise dans le Bassin parisien, du groupe Chambon dans le Val de Loire et du groupe Castellig dans le Morbihan.
(Ghesquière *et al.* 2007)

La deuxième partie du Néolithique moyen se traduit pour la Basse-Normandie en un mélange d'influences (Figure 14). Zone de contact entre le Bassin parisien et le Massif armoricain, les cultures des deux régions s'y rencontrent (Chancerel et Billard 1991). D'une part le Chasséen septentrional arrive du Bassin parisien avec des traces dans différents types de sites (Chancerel *et al.* 1996 ; Ghesquière et Marcigny 2001), d'autre part des interactions avec la façade atlantique et le Massif armoricain semblent avoir lieu (Chancerel et Billard 1991 ; Marchand 2014). E. Ghesquière et collègues (2007 ; p. 158) observent à partir de 4 400 cal. BC que "les bouleversements amorcés dans la structure sociale des groupes néolithiques prennent une plus grande ampleur : plus forte régionalisation, tombes monumentales

réservées à une "élite", utilisation des minières de silex, enceintes... Ces spécificités exacerbées sont les stigmates d'une complexification sociale grandissante." Cette société passe des structures funéraires de type Cerny à des structures collectives et ostentatoires, type cairns ou dolmens, densément répartis dans la région, révélant un profond changement d'ordre social. Il semble qu'une phase de stabilité culturelle soit observable jusque vers 3 800 cal. BC environ, même si la fin de la période est mal connue (Ghesquière en préparation).

La Normandie, en particulier la Basse-Normandie, se trouve être un peu en marge septentrionale et occidentale par rapport au foisonnement des cultures néolithiques présentes dans le Bassin parisien et dans les régions alentour. Elle se situe de fait dans une position intermédiaire par rapport aux cultures venues de la côte atlantique et celles du Bassin parisien et de l'est. La présence des STP est notamment une marque forte de l'influence Cerny.

2.5. Le Centre Ouest

La dernière région sur laquelle nous nous penchons est le Centre Ouest de la France, où se situe le site de Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime). C'est une région complexe par rapport à la présence de groupes mésolithiques sédentaires et céramisés et à l'établissement des groupes néolithiques originaires de la Méditerranée ou des Pyrénées (Marchand et Manen 2006 ; Marchand 2014). Les chronologies sont difficiles à établir et les influences le sont d'autant plus.

Le Mésolithique final du Centre Ouest présente de nombreux traits d'influence néolithique (lithique, céramique, habitat), ce qui indique pour G. Marchand "une stabilisation des zones de contact et donc des équilibres économiques aussi bien chez les groupes de prédateurs que de producteurs" (2006, p. 219). L'ensemble typologique identifié dans la région est le Retzien et les industries lithiques présentent des affinités évidentes avec le sud de la France (Cassen 1993 ; Marchand et Manen 2006). De même, plus à l'est, jusqu'au Massif central, le groupe Roucadourien présente des affinités néolithiques, avec notamment une céramique grossière et irrégulièrement cuite, mélangée à de l'industrie lithique de type mésolithique (Roussot-Larroque 1990a ; Cauwe *et al.* 2007). Les premiers sites néolithiques sont dans l'ensemble plus tardifs. Ce retard peut être expliqué par une péjoration climatique de 5400 à 5200 cal. BC, ou par une occupation mésolithique importante, "susceptible d'avoir été une alternative à l'économie agropastorale, avec l'établissement de zones de contacts pérennes" (Marchand 2014, p. 248).

Dans ce paysage fortement marqué par les échanges, le Néolithique le plus ancien est difficile à établir et a soulevé de nombreuses discussions. Les premières traces se situeraient autour de 5300 cal. BC (Marchand et Manen 2006 ; Figures 16 et 17). La première appellation proposée par R. Joussaume a été le Néolithique ancien centre atlantique (NACA; Joussaume 1981). Il concerne des sites ayant livré de l'habitat, mais souvent mélangés avec des habitats mésolithiques, de la céramique et du lithique à profil lacunaire (Marchand et Manen 2006). Néanmoins, un certain nombre d'éléments, comme par exemple des impressions à la coquille,

renvoie à la culture cardiale de Méditerranée (Cassen 1993). Certains ont donc baptisé ce Néolithique "Cardial atlantique" (Roussot-Larroque 1990b), mais cette appellation pose problème dans la mesure où "ce passage conceptuel d'un Néolithique ancien centre atlantique au Cardial vrai soulève [...] plusieurs difficultés d'ordre typologique et chronologique, alors même que les ascendances méridionales ne sauraient être remises en cause" (Cassen 1993, p. 121). Quoi qu'il en soit, l'influence méditerranéenne ne fait pas de doute, par voie de pénétration terrestre le long de la Garonne, et cette Néolithisation prend un nouveau visage dans le Centre Ouest et continue sa route plus au nord vers l'Armorique (Marchand et Manen 2006). Aucun indice de déplacement de populations venant du sud n'est cependant mis en évidence et ces influences peuvent n'être que le résultat de réseaux d'échange bien établis entre la façade atlantique et l'aire méditerranéenne. D'autre part, des influences venant du nord-est se font sentir, notamment dans l'unique sépulture connue dans la région pour cette période ancienne, à Germignac, datée entre 5 200 et 4 800 cal. BC (Gaillard *et al.* 1984 ; Laporte et Gomez de Soto 2001). La présence de plus de 3 300 perles en coquillage et de deux anneaux-disques trouve un écho dans le RRBP et dans le VSG, bien que les perles puissent être aussi associées aux sites mésolithiques armoricains (Marchand et Manen 2006). D'autres éléments VSG sont également perceptibles dans la péninsule armoricaine avec les matières premières, les traces d'habitat ou encore l'outillage lithique. Cette fois il semble évident à G. Marchand que cet état de fait soit l'œuvre de déplacement de populations venue de l'est (Marchand 2014).

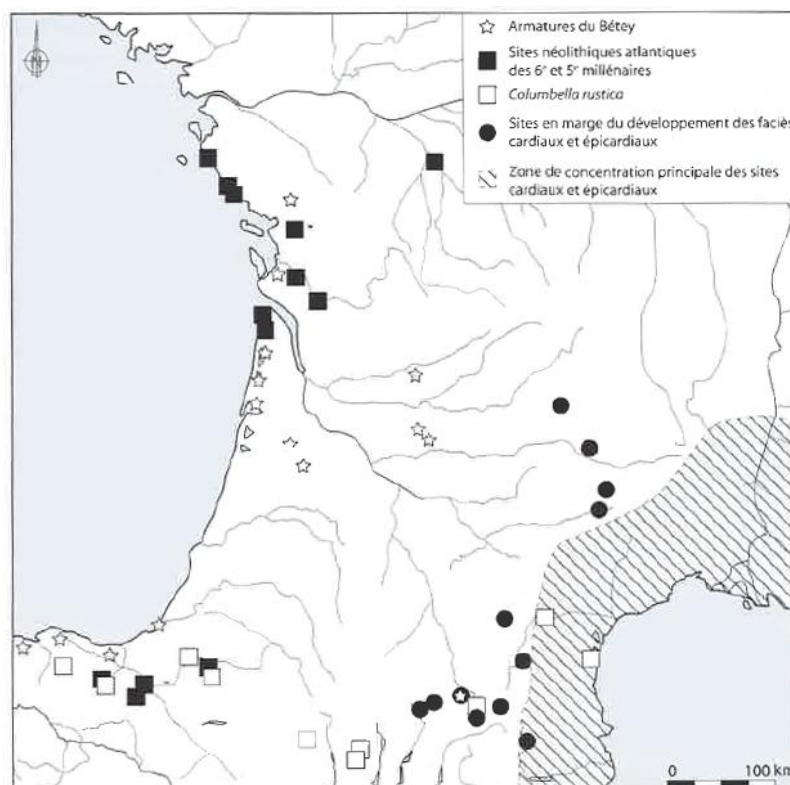


Figure 16. Carte de répartition des sites du Néolithique atlantique, des sites "péricardiaux", des armatures du Bétay (Néolithique ancien évolué) et des découvertes de *Columbella rustica* (Marchand 2014)

Le Néolithique moyen atlantique est marqué par l'émergence du mégalithisme, à partir de 4 500 cal. BC environ (Figure 17). Certains y voient la résurgence des gestes funéraires mésolithiques (Cauwe 1998), même si le traitement des morts est quelque peu différent. Là où les Mésolithiques placent leur morts dans une sépulture qui, une fois condamnée, est figée dans le temps et l'espace, les mégalithes sont au contraire réutilisés comme sépultures collectives, avec un remaniement des restes constants (Cauwe 1998). La monumentalité des structures est un point commun à une large part du territoire de l'ouest de la France, mais le Centre Ouest présente des spécificités culturelles propres. La céramique présente des analogies avec le Chasséen méditerranéen, mais la typologie et les décors s'en démarquent sur certains aspects avec des influences VSG et Cerny (Cassen *et al.* 1999). Il se détache également du Néolithique moyen de cette région une grande unité marquée par le mégalithisme (Joussaume *et al.* 1998 ; Joussaume 2003).

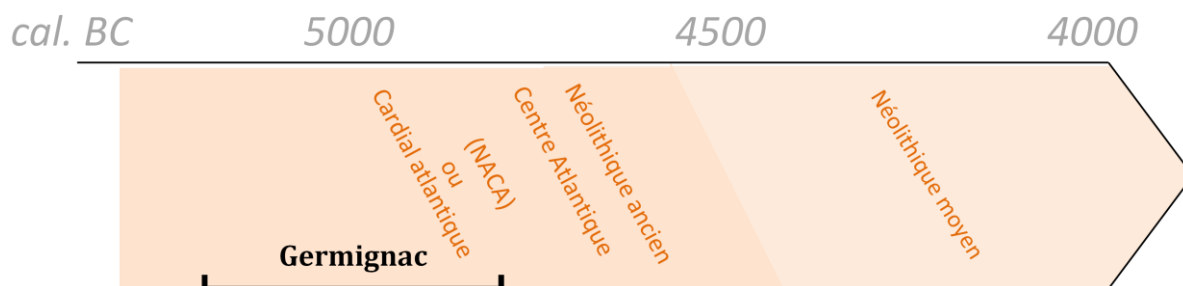


Figure 17. Frise chronologique récapitulative des cultures néolithiques du Centre Ouest et positionnement chronologique du site de Germignac

QUELQUES REPÈRES - CONTEXTE ARCHÉOLOGIQUE DES RÉGIONS FRANÇAISES ÉTUDIÉES

- Basse-Alsace :
 - Vers 5 300 cal. BC : arrivée de groupes de culture Rubanée
 - 5 000 - 4 500 cal. BC : développement de la culture Grossgartach, suivie localement par la culture Planig-Friedberg. Hypothèse de résurgences chasseurs-cueilleurs
 - Vers 4 750 cal. BC : apparition de la culture Roessen
- Moyenne vallée du Rhône :
 - Vers 4 500 cal. BC : installation des groupes du Chasséen ancien (groupes néolithiques anciens restant localisés sur le littoral à l'*Impressa* et au Cardial)
- Bassin parisien :
 - A partir de 5 200 cal. BC : diffusion des groupes de culture rubanée → RRB (Rubané Récent du Bassin Parisien)
 - Vers 4 900 cal. BC : développement de la culture VSG, contemporaine de la phase finale du RRB
 - 4 700 à 4 000 cal. BC : passage au Néolithique moyen avec la culture Cerny, caractérisée par monuments STP et sépultures sous dalle de type Malesherbe
- Normandie :
 - Vers 5 000 cal. BC : installation de groupes liés au RRB final ou VSG initial
 - 4 700 cal. BC : développement de la culture Cerny
 - Néolithique Moyen II (4 000 - 3 500 cal. BC) : influences de l'ouest, apparition des structures funéraires monumentales collectives
- Centre Ouest :
 - Vers 5 300 cal. BC : Apparition du Néolithique ancien centre atlantique (NACA) ou Cardial atlantique. Identification d'influences VSG à la même période. Échanges avec groupes mésolithiques
 - Dès 4 500 cal. BC : Néolithique moyen marqué par le développement du mégalithisme

KEY ASPECTS - ARCHAEOLOGICAL CONTEXT OF THE FRENCH STUDY REGIONS

- Basse-Alsace:
 - Around 5 300 cal. BC: arrival of LBK groups
 - 5 000 - 4 500 cal. BC: development of the *Grossgartach* culture, followed locally by the emergence of the *Planig-Friedberg* culture. Proposed resurgence of hunter-gatherer groups
 - Around 4 750 cal. BC: appearance of the *Roessen* culture
- Middle Rhône Valley:
 - Around 4500 cal. BC: Settlement of Early *Chasséen* groups, who remained essentially in coastal areas during the Impressed Ware and Cardial period
- Paris Basin:
 - From 5 200 cal. BC: settlement of LBK groups → RRB (*Rubané Récent du Bassin Parisien*)
 - Around 4 900 cal. BC: emergence of the VSG (Villeneuve-Saint-Germain) contemporary with the final phase of RRB
 - 4 700 to 4 000 cal. BC: transition to Middle Neolithic and emergence of the *Cerny* culture characterized by Passy-type structures and Malesherbe burials
- Normandy:
 - Around 5 000 cal. BC: settlement of final RRB or initial VSG groups
 - 4 700 cal. BC: development of the *Cerny* culture
 - Middle Neolithic II (4 000 - 3 500 cal. BC): influences from the west and the first appearance of collective funerary monuments
- West-central France:
 - Around 5 300 cal. BC: appearance of the *Néolithique ancien centre atlantique* (NACA) or *Cardial atlantique*. VSG influences present. Exchanges with local Mesolithic groups
 - From 4 500 cal. BC: Middle Neolithic characterized by the emergence of megalithism

Chapitre 2. Ce que les données paléogénétiques et paléogénomiques apportent à la reconstitution des processus de Néolithisation

1. Les données de la génétique

Les avancées de l'archéologie ont très tôt suscité de nombreuses questions quant aux modalités de peuplement de l'Europe au Néolithique. L'impact des premiers fermiers dans la constitution génétique des Européens actuels a été étudié dès que la science a rendu cette approche possible. En effet, les biologistes ont proposé de nouveaux éléments de discussion grâce à l'étude des marqueurs génétiques dès le début du vingtième siècle. Les premiers à avoir montré leur potentiel au niveau populationnel ont été les groupes sanguins A, B et O (Landsteiner 1900 ; Hirschfeld et Hirschfeld 1919 ; Mourant 1954), ouvrant la voie à de nouvelles possibilités. La description de l'acide désoxyribonucléique (ADN) en 1953 (Watson et Crick) a permis par la suite un accès direct à l'information génétique. Des marqueurs classiques puis uni-parentaux ont ainsi permis d'apporter un autre regard, parfois discuté, sur les processus de Néolithisation et sur la constitution génétique des Européens actuels.

1.1. Les marqueurs classiques ou l'hypothèse de diffusion démique

Les marqueurs classiques (groupes sanguins, antigènes des leucocytes humains (ou HLA), isozymes...) et dans une moindre mesure les marqueurs autosomaux (marqueurs sur les chromosomes non sexuels) ont les premiers fait l'objet de l'attention des scientifiques.

Les premiers travaux sur les marqueurs classiques ont mis en évidence une structuration géographique des fréquences alléliques (par exemple pour les groupes sanguins : Mourant *et al.* 1976 ; ou pour les marqueurs HLA : Ryder *et al.* 1981). Ce sont les premières pierres d'un travail visant à corréliser ces données génétiques et spatiales, menant un groupe d'auteurs (Ammerman et Cavalli-Sforza 1971 ; Menozzi *et al.* 1978 ; Sokal et Menozzi 1982) à proposer une diffusion démique des premiers fermiers européens. Cette diffusion, formant un gradient sud-est / nord-ouest, reste cohérente avec les dates archéologiques de diffusion du Néolithique. La diffusion démique implique une population croissante qui se déplace sans échange avec d'autres populations. Le mot "dème" désignait une circonscription administrative dans la Grèce antique, repris ici comme un système géographique de maillage de dèmes, dans lequel se déplacent les populations par pression démographique. Ce modèle est également qualifié de *wave of advance* – vague d'avancée (Ammerman et Cavalli-Sforza 1971).

Suite à ces approches basées sur un seul marqueur, L. Cavalli-Sforza et ses collègues ont publié en 1994 un ouvrage majeur et innovant proposant une reconstitution à l'échelle mondiale de l'histoire des gènes humains, basé sur l'analyse de l'ensemble des marqueurs génétiques disponibles à l'époque (groupes sanguins, HLA, isozymes), compilés aux données disponibles dans les domaines linguistiques, géographiques, écologiques, anthropologiques ou encore archéologiques. C'est la première approche intégrée croisant autant d'informations de type différent dans l'objectif de proposer des scénarios évolutifs sur différentes questions, dont la diffusion néolithique en Europe. Les auteurs ont analysé les fréquences de 95 gènes à partir desquelles ils ont créé une Analyse en Composantes Principales (ACP). Ils ont ensuite projeté sur une carte les principales composantes de cette ACP. La figure 18 montre la première composante, représentant seulement 28,1 % de la diversité caractérisée. Le même gradient sud-est / nord-ouest se dessine. Ce gradient est là encore interprété comme résultant de la diffusion des gènes néolithiques et donc comme un déplacement de populations. Plusieurs problèmes se posent néanmoins. D'une part le gradient n'est pas datable en tant que tel : il pourrait être le résultat de l'expansion paléolithique de l'homme anatomiquement moderne en Europe (Richards *et al.* 1996 ; Currat et Excoffier 2005). D'autre part, des simulations ont montré que ce même gradient peut être obtenu même sous un modèle d'acculturation pure (Currat et Excoffier 2005).

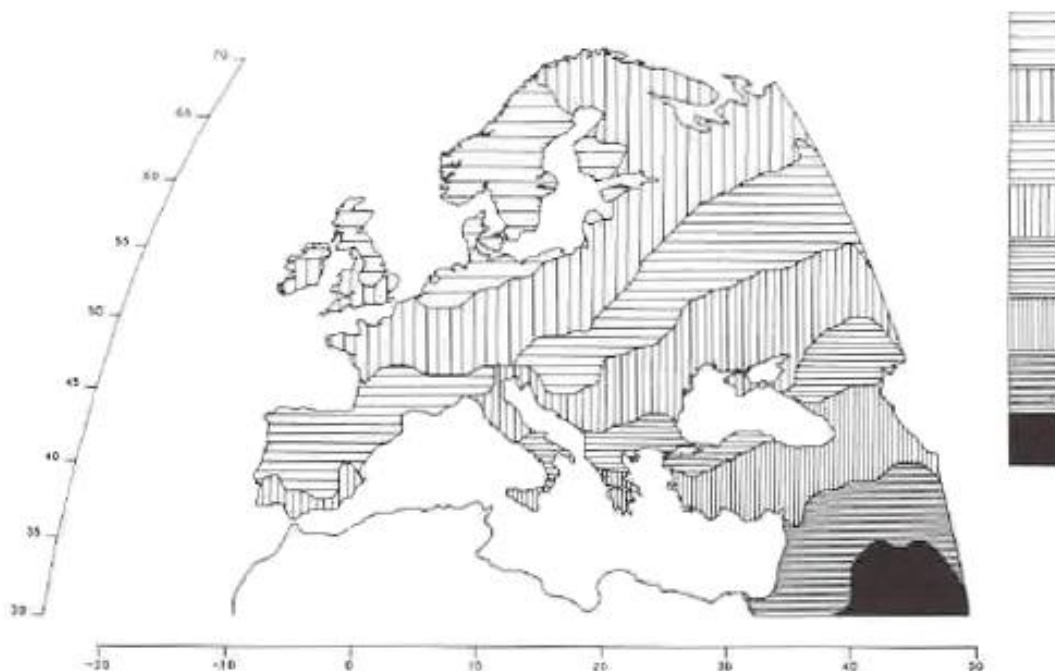


Figure 18. Carte basée sur la première composante de l'ACP construite à partir des fréquences de 95 gènes sur les populations européennes.
(Cavalli-Sforza *et al.* 1994)

1.2. Les marqueurs uni-parentaux ou l'hypothèse intégrationniste

Deux autres marqueurs ont été très souvent utilisés pour les questions ayant trait à l'histoire des populations humaines, il s'agit de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y. L'ADN mitochondrial est transmis par la mère à ses enfants, et permet ainsi de retracer l'histoire génétique des femmes (cf. II.2-1.1 pour la description biologique de ce marqueur). Le chromosome Y quant à lui, n'étant porté que par les individus de sexe masculin, permet de retracer l'histoire génétique des hommes (cf. II.2-1.2 pour la description biologique de ce marqueur). Ces deux marqueurs ne subissent pas de recombinaison (contrairement au génome nucléaire) et donnent ainsi accès à une précision importante quant à l'établissement de la phylogénie des lignées. L'évolution des techniques, passant d'un séquençage partiel avec la *Polymerase Chain Reaction* (PCR) à l'obtention de génomes complets avec le *Next-Generation Sequencing* (NGS), a participé à la multiplication des données disponibles. De plus, l'approche phylogéographique permet de dater l'apparition de chaque lignée génétique, grâce à l'hypothèse de l'horloge moléculaire (Zuckermandl et Pauling 1965). Elle peut ainsi proposer l'association de ces lignées à différents événements de migration.

Ayant très vite montré leur intérêt à des fins de reconstruction phylogéographique, de nombreuses études visant à reconstituer l'histoire du peuplement de l'Europe à partir de la variabilité des marqueurs mitochondriaux au sein des populations actuelles ont été développées dès les années 1990 (Torroni *et al.* 1996 ; Sykes 1999 ; Ingman *et al.* 2000 ; Richards *et al.* 2000 ; Soares *et al.* 2010). Différentes hypothèses ont été proposées quant à l'impact des différentes vagues de migrations (Paléolithique supérieur, expansion après le Dernier Maximum Glaciaire, Néolithique). Ces études ont permis de proposer que les apports majeurs de lignées mitochondriales se sont faits pendant le Paléolithique supérieur, avec un remodelage important dû au Dernier Maximum Glaciaire (DMG) duquel dérive une grande partie du pool génétique européen actuel (80 % - \approx 92 %), et que la composante héritée d'une migration néolithique est plutôt faible (\approx 8 % - 20 %) (Sykes 1999 ; Richards *et al.* 2000). Les données du chromosome Y sont interprétées de la même façon avec un apport estimé à 80 % lors du Paléolithique supérieur, et seulement 20 % pendant le Néolithique (Semino *et al.* 2000). L'école intégrationniste s'appuie notamment sur ces données où le poids de chaque élément associé aux différentes périodes est variable.

1.3. Limites de ces données génétiques

La comparaison entre les différents marqueurs utilisés devient difficile dans la mesure où celles combinant plusieurs marqueurs sont rares (e.g. Jorde *et al.* 2000) et surtout qu'elles ont utilisé des méthodes différentes (basées sur des fréquences (marqueurs classiques et autosomaux) ou sur les généalogies (de l'ADN mitochondrial ou du chromosome Y)). Cela peut expliquer les différentes interprétations proposées, notamment l'histoire parfois très contradictoire concernant l'impact néolithique sur les populations européennes (Chikhi *et al.*

1998 ; Sykes 1999 ; Richards *et al.* 2000 ; Semino *et al.* 2000 ; Belle *et al.* 2006). Il faut cependant noter qu'une partie de cette contradiction peut être résolue si l'on considère que les 28,1 % de la variabilité observée dans la première composante principale de L. Cavalli-Sforza (1994) pourrait correspondre aux données mitochondriales et du chromosome Y en termes de participation des fermiers néolithiques au pool génétique européen.

L'ensemble de ces études, basées sur l'analyse de la diversité génétique des populations actuelles, se heurte à un autre problème, de taille : les événements démographiques (migrations, *bottleneck*...) et évolutifs (sélection, dérive...) qui ont eu lieu pendant des millénaires ont constamment remodelé les pools génétiques, et les signaux correspondant aux événements évolutifs anciens s'en sont trouvés de fait affaiblis et remodelés, voire ont disparu. C'est à partir de ces considérations qu'a été régulièrement mise en évidence la discontinuité génétique entre les groupes anciens et modernes européens (Deguilloux *et al.* 2012). Les premières études paléogénétiques ont alors proposé d'accéder directement à l'information génétique des groupes anciens avant que celle-ci ne soit remodelée par les millénaires d'histoire humaine du continent européen.

2. ADN ancien, nouvelles données, nouvelles hypothèses : un état des lieux

Le développement extrêmement rapide des techniques ces trois dernières décennies a permis l'accès à des séquences anciennes et l'essor de la paléogénétique. La PCR qui duplique par milliers les séquences d'ADN ciblées a révolutionné les moyens d'analyse de l'ADN, et de l'ADN ancien en particulier, en permettant d'accéder à des fragments de séquences dégradés par les processus post-mortem et donc systématiquement très courts et rares. Encore plus récemment, dans les dix dernières années, le développement des techniques de NGS a permis un nouveau bond dans l'accessibilité aux données anciennes, permettant l'obtention de génomes anciens complets grâce au séquençage haut-débit (Schuster 2007).

De plus, les techniques d'extraction ont également évolué, permettant d'extraire directement à partir de l'os ou des dents, rendant ainsi le matériel archéologique propice à ces nouvelles investigations (Adler *et al.* 2011). Des innovations continuent à se faire également dans ce domaine, puisque très récemment une publication de C. Gamba et collègues (2014) a mis en évidence la très bonne conservation de l'ADN dans l'os pétreux.

Nous allons présenter les données disponibles pour le Néolithique, accumulées depuis une dizaine d'années. Suite à notre présentation du contexte archéologique du Néolithique, il faut préciser ici qu'il est impossible d'avoir la même précision géographique et chronologique, étant donné le faible nombre de séquences disponibles à l'échelle de l'Europe. Nous sommes donc dans l'obligation de nous adapter aux données disponibles et de garder une vision globale de la caractérisation génétique de l'Europe pour la transition Mésolithique - Néolithique et pour les périodes postérieures. Il faut ajouter également que l'approche paléogénétique a d'abord permis d'obtenir un grand nombre de données, particulièrement sur les marqueurs uni-parentaux, dont nous nous sommes servis dans ce travail. Nous allons donc

dans un premier temps présenter ces données dans l'ordre chronologique. Dans un second temps nous reviendrons sur les données paléogénomiques récemment publiées (2015) qui apportent un éclairage plus précis sur les processus impliqués dans la transition néolithique.

2.1. Approche paléogénétique : marqueurs uni-parentaux

L'approche paléogénétique a permis de cibler des fragments d'ADN assez courts, et la sensibilité des techniques a surtout permis d'accéder à l'ADN mitochondrial (cf. II) et dans une moindre mesure à l'ADN nucléaire (chromosome Y).

2.1.1. Paléolithique et Mésolithique: les chasseurs-cueilleurs européens

A partir d'environ 40 000 ans, l'homme anatomiquement moderne est arrivé en Europe (Benazzi *et al.* 2011 ; Higham *et al.* 2011 ; Benazzi *et al.* 2015) et s'est répandu jusqu'à l'ouest du continent. La plus ancienne séquence mitochondriale publiée, un génome mitochondrial complet, provient du site de Kostenki (Russie) et est datée de plus de 37 000 ans (Krause *et al.* 2010a ; Fu *et al.* 2013). Les autres données disponibles pour les chasseurs-cueilleurs paléolithiques s'échelonnent jusqu'à environ 10 000 cal. BC et proviennent de la République tchèque (Fu *et al.* 2013), d'Allemagne (Bramanti *et al.* 2009 ; Fu *et al.* 2013), de Suisse (Jones *et al.* 2015), d'Italie (Di Benedetto *et al.* 2000 ; Caramelli *et al.* 2003 ; Caramelli *et al.* 2008) et d'Espagne (Hervella *et al.* 2012 ; de la Rúa *et al.* 2015). Un total de seize séquences mitochondriales HVR-I est disponible pour le Paléolithique supérieur européen.

La période mésolithique est plus documentée, avec un total de 67 séquences étalées d'environ 9 000 cal. BC jusqu'à environ 2 000 cal. BC. La période se sépare en deux phases bien distinctes, avant et après l'arrivée des populations néolithiques (cette date charnière variant d'une région à l'autre). L'Allemagne a livré les plus anciennes séquences mésolithiques (Bramanti *et al.* 2009 ; Bollongino *et al.* 2013). Les pays du nord de l'Europe présentent de façon générale une meilleure conservation des restes humains et de l'ADN : la Russie (Bramanti *et al.* 2009 ; Der Sarkissian *et al.* 2013), la Lituanie (Burger *et al.* 2007 ; Bramanti *et al.* 2009), la Suède (Lazaridis *et al.* 2014) ou encore le Luxembourg (Delsate *et al.* 2009 ; Fu *et al.* 2013) ont livré des séquences. Plus au sud, on trouve deux séquences en Géorgie (Jones *et al.* 2015), une séquence en Croatie (Szécsényi-Nagy *et al.* 2015) et trois séquences en Espagne (Hervella *et al.* 2012 ; Sánchez-Quinto *et al.* 2012). Des séquences sont aussi disponibles au Portugal et en Espagne dans les travaux de H. Chandler (2005), mais ces derniers ne proposent aucun élément permettant de discuter de l'authenticité des séquences proposées (ces données n'ont pas été publiées dans une revue à comité de lecture), et sont donc sujettes à caution.

Les groupes de chasseurs-cueilleurs coexistant avec les premiers fermiers ont également été génétiquement analysés, notamment en Scandinavie où cette cohabitation est avérée sur plus de 2 000 ans. Ainsi de nombreuses séquences ont également pu être obtenues

pour des périodes plus récentes en Suède (Malmström *et al.* 2009 ; Skoglund *et al.* 2012 ; Skoglund *et al.* 2014a), en Pologne (Burger *et al.* 2007 ; Bramanti *et al.* 2009) et en Allemagne (Bramanti *et al.* 2009). Nous en reparlerons dans la section suivante pour conserver une progression chronologique (cf. I.2-2.1.2).

Une très grande homogénéité mitochondriale se dégage des chasseurs-cueilleurs, groupe aussi dispersé dans le temps que dans l'espace, au moins jusqu'à la rencontre avec les premiers fermiers (Figure 19).

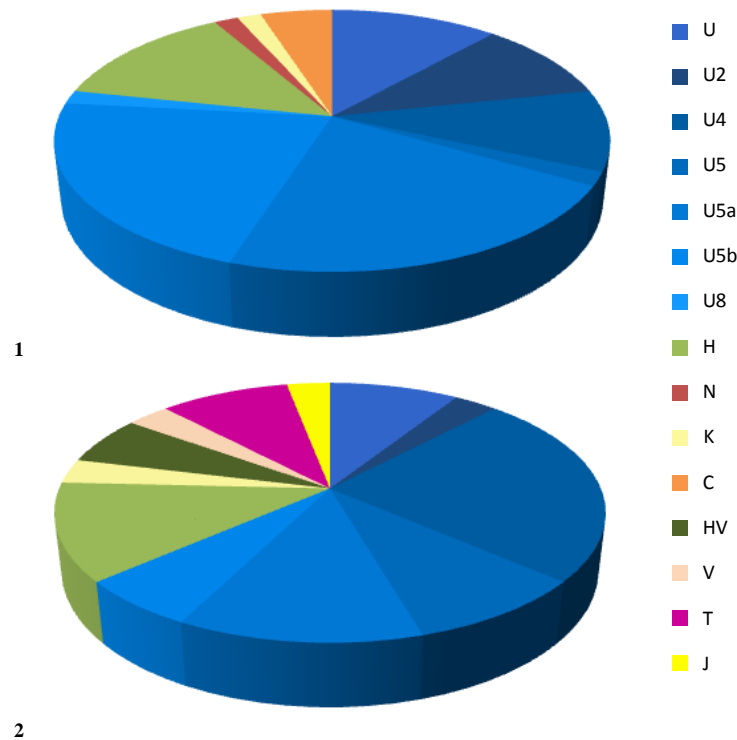


Figure 19. Répartition des haplogroupes mitochondriaux de chasseurs-cueilleurs 1) avant l'arrivée des premiers fermiers (N=58), 2) après l'arrivée des premiers fermiers (N=33)

En effet, l'haplogroupe U prédomine, représenté en particulier par les sous-haplogroupes U2, U4, U5a, U5b et U8. On le trouve de la Péninsule ibérique jusqu'à la Russie, et même au-delà puisqu'un individu d'haplogroupe U d'environ 20 000 ans a été découvert à Mal'ta près du lac Baïkal (Raghavan *et al.* 2014). Ces données parlent en faveur de groupes de petites tailles, génétiquement connectés et s'étendant sur un très vaste espace, en parfaite adéquation avec certains traits culturels indiquant une affinité culturelle transeuropéenne, comme par exemple la présence de "Vénus", figurines féminines aux traits communs des Pyrénées à la Russie (Gamble 1982). La présence des haplogroupes H, N*, K et C dans les marges du continent est néanmoins notable (Figure 19.1), en Russie, en Géorgie et en Espagne. Les études sur l'ADN mitochondrial des populations actuelles avaient également établi une ancienneté importante de l'haplogroupe U dans la phylogénie eurasiennne et le proposaient comme lignée liée à l'expansion des premiers hommes anatomiquement modernes

en Europe (Richards *et al.* 1996 ; Richards *et al.* 2000). Cependant, malgré l'apparente uniformité mitochondriale, G. Brandt et collègues (2014b) soulignent une structuration géographique de l'haplogroupe U, à partir d'études basées sur de l'ADN ancien et moderne, avec l'hypothèse de l'apparition de sous-haplogroupes dans certaines régions spécifiques d'Europe (U5a plutôt dans le nord-est, U5b venant plutôt du sud-ouest après l'expansion succédant au DMG). La présence des autres haplogroupes H, N*, K et C participe à cette structuration géographique, avec une concentration de H dans le sud, la présence de N* en Italie et les C, le K et deux autres H en Russie et en Géorgie. Une absence des ces haplogroupes en Europe centrale est notable.

Les données du chromosome Y sont malheureusement moins nombreuses, en raison d'une conservation moins bonne du génome nucléaire, bien que les récentes approches aient permis une augmentation importante du corpus. Trois profils Y sont disponibles pour le Paléolithique supérieur, en Russie, en Géorgie et en Suisse (Seguin-Orlando *et al.* 2014 ; Jones *et al.* 2015). Le Mésolithique en compte douze, dispersés de la Russie à l'Espagne en passant par la Suède (Lazaridis *et al.* 2014 ; Olalde *et al.* 2014 ; Skoglund *et al.* 2014a ; Haak *et al.* 2015 ; Jones *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015). Les haplogroupes C, J et I sont les plus anciens, le J n'étant présent qu'en Géorgie, aux marges caucasiennes de l'Europe, puis on observe une présence massive de I en Scandinavie et au Luxembourg, alors que l'individu La Braña 1 en Espagne est C. Les sites russes présentent quant à eux du J et du R, R qui deviendra massivement présent par la suite. Il est difficile d'aller au-delà d'une approche descriptive avec le faible nombre d'échantillons disponibles et l'immense territoire qu'ils couvrent.

2.1.2. Les premiers fermiers

Les premières données mitochondriales des plus anciens Néolithiques ont été très récemment publiées. Les unes proviennent du Proche-Orient, de sites PPNB datés de 8 700 à 6 600 cal. BC (Fernández *et al.* 2014), les autres d'Anatolie, provenant de deux cultures, le Néolithique ancien d'Anatolie et la culture Fikirtepe, datées entre 6 500 et 5 600 cal. BC (Mathieson *et al.* 2015). L'ADN dans ces régions chaudes et sèches est assez mal conservé, ce qui explique pourquoi il existe si peu de données à l'heure actuelle. De plus, les quinze séquences fournies par E. Fernández et collègues (2014) montrent plusieurs haplotypes partagés par plusieurs individus, sans doute liés à des parentés maternelles, ce qui limite d'autant plus les observations que l'on peut en déduire à l'échelle du groupe. Ce pool génétique se caractérise néanmoins par une grande diversité d'haplogroupes (Figure 20) contrairement à ce que l'on observe chez les chasseurs-cueilleurs européens antérieurs.

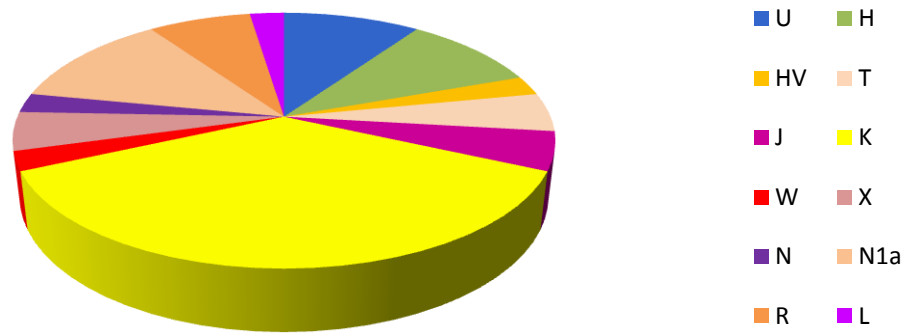


Figure 20. Répartition des haplogroupes mitochondriaux au Proche-Orient et en Anatolie (N=41)

Ces haplogroupes se retrouvent ensuite dans l'ensemble du pool génétique des premiers fermiers européens. Le nombre de données disponibles s'est largement accru au fil des années, et les régions étudiées sont de plus en plus diversifiées : la Roumanie (Hervella *et al.* 2015), la Hongrie (Haak *et al.* 2005 ; Gamba *et al.* 2014 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015), la Croatie (Szécsényi-Nagy *et al.* 2015), l'Autriche (Haak *et al.* 2005), la République tchèque (Bramanti 2008), l'Allemagne (Haak *et al.* 2005 ; Haak *et al.* 2010 ; Brandt *et al.* 2013 ; Brotherton *et al.* 2013 ; Lee *et al.* 2013 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015), la Pologne (Lorkiewicz *et al.* 2015), la France (Deguilloux *et al.* 2010), l'Italie (Di Benedetto *et al.* 2000) et l'Espagne (Lacan *et al.* 2011a ; Gamba *et al.* 2012 ; Hervella *et al.* 2012 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015 ; cf. II.2-3.2.1 et Annexe 1.D).

On observe une cohérence des pools génétiques quelles que soient les régions considérées (Transdanubie, Europe centrale, Europe du sud) avec le partage des mêmes haplogroupes (U, H, HV, V, T, J, K, W, X et N1a). Cela mène à qualifier cet ensemble d'haplogroupes de "package mitochondrial néolithique" (Brandt *et al.* 2014b ; Figure 21). De plus, la proximité notable avec les données d'Anatolie et du Proche-Orient (Fernández *et al.* 2014 ; Mathieson *et al.* 2015) renforce la proposition d'une diffusion du Néolithique par migration depuis ces régions en Europe, conforme aux données archéologiques. Les preuves d'une arrivée de ce set d'haplogroupes, en parallèle sur l'ensemble du continent Européen, va à l'encontre des théories proposées par les études sur les pools génétiques actuels, à savoir des haplogroupes distincts associés à différentes vagues de migration (Richards *et al.* 2000). Par ailleurs, de nombreux haplogroupes ont été proposés comme apparus en Europe durant le DMG dans les analyses sur l'ADN actuel et ne sont directement visibles que chez les groupes néolithiques, mettant en évidence un problème de datation de l'arrivée des lignées lorsqu'on s'appuie sur les données actuelles (par exemple Achilli *et al.* 2004).

Les profils mitochondriaux sont néanmoins différents entre les régions d'Europe, avec des fréquences d'haplogroupes clairement différentes. D'après le test du χ^2 d'homogénéité (à un seuil de 0,05), les groupes de Transdanubie sont similaires aux groupes d'Europe centrale (p -value = 0,22), alors que les groupes d'Europe du sud sont différents de ceux de Transdanubie (p -value = 0,003) et d'Europe centrale (p -value = 0,0001 ; Figure 21). L'ensemble des groupes de fermiers LBK d'Europe centrale présente une uniformité génétique

surprenante, que ce soit en considérant les haplogroupes ou les haplotypes (Brandt *et al.* 2014a). Un élément notoire est la présence en fréquence très importante de l'haplogroupe N1a en Europe continentale et quasi inexistante en Europe du sud (Haak *et al.* 2005 ; Haak *et al.* 2010). En effet, alors qu'aujourd'hui cet haplogroupe est présent à moins de 1 % dans les populations eurasiennes, on en trouve jusqu'à 11,9 % dans les populations d'Europe centrale pour l'ensemble du Néolithique. Cet haplogroupe a été décrit comme spécifique du courant danubien au Néolithique ancien (7,2 % ; Haak *et al.* 2005 ; 2010) et a été largement décrit en Transdanubie (5,8 % ; Gamba *et al.* 2014 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015), mais récemment une exception a été publiée en Espagne pour le Néolithique ancien (1,4 % ; Haak *et al.* 2015) et vient nuancer un peu la situation. La continuité mitochondriale observée entre la Transdanubie et l'Europe centrale est tout à fait cohérente avec les éléments archéologiques proposant l'émergence de la culture LBK en Transdanubie (Gronenborn 1999 ; Bánffy 2000) et son expansion rapide sur l'ensemble de l'Europe centrale. Ces populations sont dans la continuité biologique l'une de l'autre. Ce schéma en Europe centrale correspond selon G. Brandt et collègues (2014b) à un remplacement de la quasi-totalité de la variabilité connue des chasseurs-cueilleurs en posant une signature mitochondriale homogène et cohérente.

Le LBK évolue en une multitude de cultures distinctes pendant le Néolithique moyen, tant en France (cf. I.1-2) que dans le reste de l'Europe centrale (Whittle et Cummings 2007). Cet éclatement culturel n'est pas perceptible à l'échelle génétique, où une homogénéité du package mitochondrial néolithique est généralement toujours observée (Brandt *et al.* 2014b) sur l'ensemble du territoire concerné (Brandt *et al.* 2013 ; Keller *et al.* 2015 ; Lorkiewicz *et al.* 2015). Malgré la division de l'aire majeure occupée par le LBK en de nombreux territoires, les données mitochondriales vont, dans l'ensemble, dans le sens d'un maintien de la diversité LBK pendant le Néolithique ancien et moyen, avec une faible résurgence des lignées caractéristiques des chasseurs-cueilleurs (0-5,9 % ; Brandt *et al.* 2014b). Néanmoins, une étude approfondie de la phylogénie de l'haplogroupe H a montré une discontinuité génétique entre Néolithique ancien et Néolithique moyen-récent, supposant une introduction de nouvelles lignées avec la mise en place du Néolithique moyen. Ces lignées sont par ailleurs celles que l'on retrouve aujourd'hui dans les populations européennes (Brotherton *et al.* 2013).

Un plus faible nombre de séquences mitochondriales est actuellement disponible pour le sud de l'Europe, mais s'avèrent suffisantes pour détecter un scénario un peu différent. Certains sites sont datés du Cardial entre 5 500 et 5 000 cal. BC (Gamba *et al.* 2012 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015), d'autres de l'Épicardial (Lacan *et al.* 2011a ; Gamba *et al.* 2012 ; Hervella *et al.* 2012) et tous se situent sur la frange pyrénéenne espagnole, de l'océan Atlantique à la mer Méditerranée. Les haplogroupes du package mitochondrial néolithique sont tous présents, mais avec des proportions un peu différentes, notamment une présence d'haplogroupes H beaucoup plus importante. On trouve aussi en Espagne une proportion relativement plus importante d'haplogroupes hérités des chasseurs-cueilleurs locaux (U5b et H ; Brandt *et al.* 2014b ; Figure 21.4). Cela fait écho aux données archéologiques qui montrent une colonisation de l'Europe méditerranéenne par de petits groupes le long des

côtes, de fait plus sensibles aux effets de fondation avec des remodelages dus aux fréquences des chasseurs-cueilleurs, contrairement à une diffusion plus homogène en Europe continentale (Binder 2000 ; Guilaine 2003).

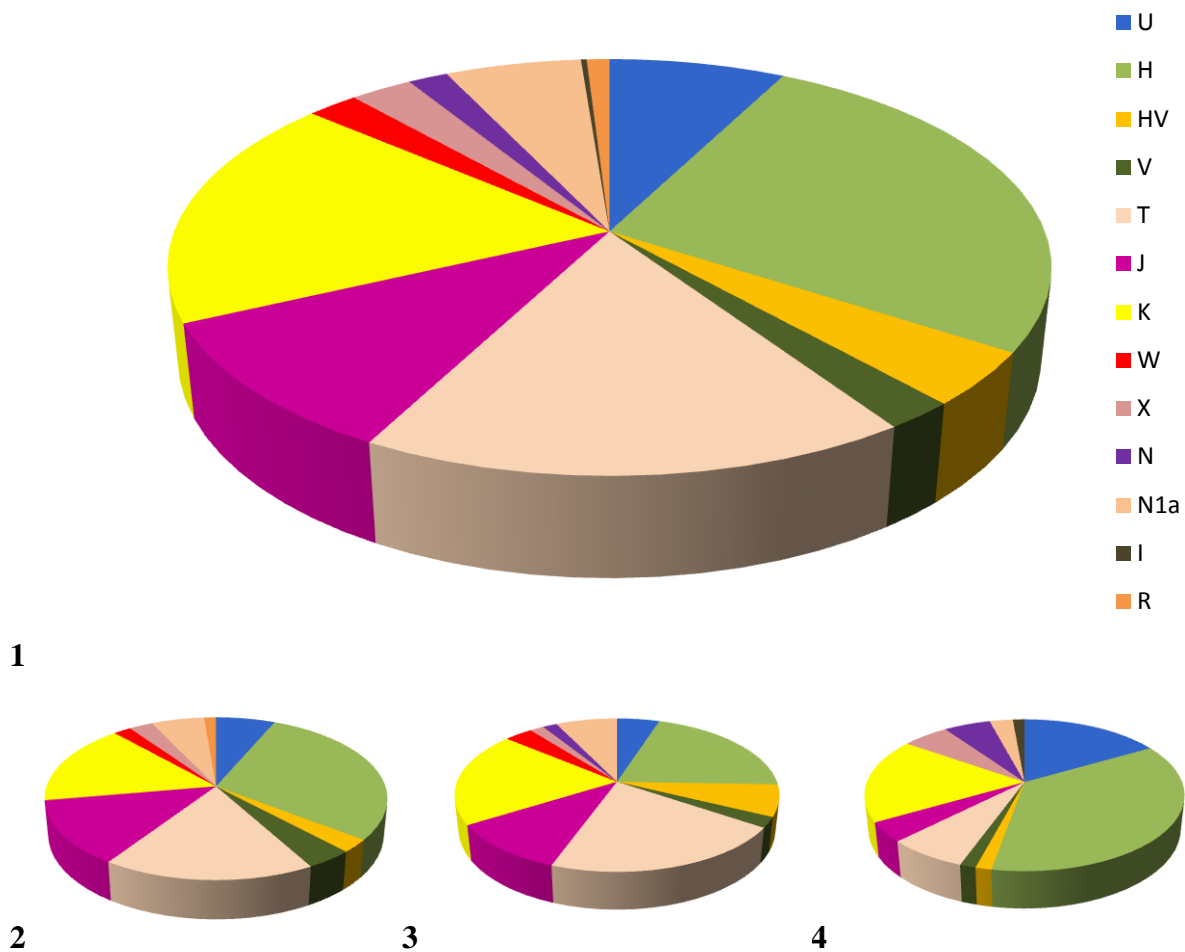


Figure 21. Répartition des haplogroupes mitochondriaux des premiers fermiers (>4000 cal. BC) : 1) dans l'ensemble de l'Europe (N=407), 2) en Transdanubie (N=155), 3) en Europe centrale (N=180), 4) en Europe du sud (N=72).

Ce nouveau pool mitochondrial néolithique est en discontinuité presque totale avec le pool des chasseurs-cueilleurs précédemment établis en Europe (Bramanti *et al.* 2009 ; Haak *et al.* 2010 ; Hervella *et al.* 2012 ; Brandt *et al.* 2013 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015), comme cela a été également montré avec des *tests for population continuity* (Brandt *et al.* 2013) et des simulations par coalescence (Bramanti *et al.* 2009 ; Haak *et al.* 2010). Une très faible proportion de ces haplogroupes U est retrouvée dans les groupes du Néolithique ancien (1,8 % selon Brandt *et al.* 2014b) et il y a également très peu de partage d'haplotypes. Cela implique donc que, du moins dans un premier temps, les nouvelles populations néolithiques ne se sont pas mélangées de façon significative aux chasseurs-cueilleurs installés sur place (Bramanti *et al.* 2009). Par la suite, dès le Néolithique moyen, une introgression progressive des haplogroupes chasseurs-cueilleurs dans le pool néolithique est observable (Brandt *et al.* 2013 ; Brandt *et al.* 2014b). Dans la partie sud de l'Europe comme nous venons de le mentionner, la

situation est un peu différente avec des haplogroupes hérités des chasseurs-cueilleurs un peu plus présents dès le Néolithique ancien.

Dans l'ensemble, le mode de vie chasseur-cueilleur a disparu à l'arrivée des fermiers néolithiques, à l'exception du nord de l'Europe. En effet par endroit l'avancée néolithique a été lente, probablement à cause d'un environnement plus hostile (conditions climatiques plus difficiles, sols moins fertiles), l'aire de contact s'est étendue et a pu durer près de 1 500 ans (Whittle et Cummings 2007). Certains groupes de chasseurs-cueilleurs ont des profils mitochondriaux exclusivement paléolithiques ou mésolithiques (U5a et U5b ; Lazaridis *et al.* 2014), mais d'autres, de la culture *Funnel Baker* (ou *TRB*), présentent des haplogroupes néolithiques (T2, J, K ; Bramanti *et al.* 2009 ; Malmström *et al.* 2009). Il faut également noter le cas très particulier du site de Blatterhöhle, en Allemagne, où deux sociétés partagent les mêmes niches écologiques (Bollongino *et al.* 2013). L'une présente un profil génétique néolithique avec une alimentation constituée d'herbivores domestiques, l'autre un profil chasseur-cueilleur, avec des haplogroupes typiques et un mode de subsistance de chasseurs-cueilleurs-pêcheurs. Ces deux groupes, 2 000 ans après l'arrivée des Néolithiques, sont toujours différenciés génétiquement et ne partagent pas le même mode de vie, bien qu'ils partagent la même cavité sépulcrale. Toutefois, des haplogroupes typiques des chasseurs-cueilleurs sont trouvés dans le groupe de Néolithiques, alors que l'inverse n'est pas vrai. Des flux de gènes féminins ont donc eu lieu des groupes de chasseurs-cueilleurs vers les fermiers, mais pas dans la direction inverse. On peut également constater dans la Figure 19.2 la répartition des haplogroupes mitochondriaux beaucoup plus hétérogène dans les populations de chasseurs-cueilleurs postérieures à l'arrivée des Néolithiques, par rapport à leur répartition antérieure, dénotant un métissage entre les deux populations (Figure 19.1).

Les données du chromosome Y sont plus étoffées pour le début du Néolithique que pour la période précédente. De récentes études ont largement élargi le corpus, portant à 60 le nombre de lignées paternelles caractérisées (Haak *et al.* 2010 ; Lacan *et al.* 2011a ; Gamba *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015). Une très forte fréquence de l'haplogroupe G2a est mise en évidence (48,3 %), alors qu'il était absent dans les quelques données disponibles pour les périodes précédentes. Il est déjà tout à fait courant dans le corpus anatolien et semble être l'un des marqueurs du chromosome Y dans le package génétique néolithique, confirmant ainsi les hypothèses établies sur le pool européen actuel (Semino *et al.* 2000). L'haplogroupe I est également très présent dans ces premiers groupes de fermiers (23,3 %), tant en Europe qu'en Anatolie, mais il est également observé en Suisse sur l'individu paléolithique de la Grotte du Bichon (11 819 - 11 612 cal. BC ; Jones *et al.* 2015). Il est de fait difficile d'en tirer des conclusions. Le C est présent à 5 % : il est également connu chez les chasseurs-cueilleurs (Seguin-Orlando *et al.* 2014), et on le trouve en Anatolie et dans les Balkans. Le H (6,77 %), le F (11,7 %), le R (3,3 %), le T (3,3 %) et le E1b (1,7 %) sont les haplogroupes que l'on ne trouve que dans les groupes néolithiques, sans trace dans les populations de chasseurs-cueilleurs. L'hypothèse qu'ils font partie eux aussi du package néolithique peut être envisagée, mais avec le faible nombre de données disponibles

pour les périodes antérieures, une grande prudence est de mise. Enfin le dernier haplogroupe présent uniquement dans le pool anatolien est le J (1,7 %), faisant écho aux deux individus chasseurs-cueilleurs typés en Géorgie et laissant peut-être entrevoir des processus démographiques plus complexes dans la région du Caucase (Jones *et al.* 2015).

2.1.3. Le Néolithique récent et l'Âge du Bronze

Le Néolithique récent en Europe centrale se manifeste par l'apparition des cultures de la Céramique cordée (*Corded Ware* en anglais) à l'est et le Campaniforme (*Bell Beaker* en anglais) à l'ouest, qui sont remplacées ensuite à l'Âge du Bronze par la culture Unetice (Prieto Martínez et Salanova 2015 ; Stockhammer *et al.* 2015). Des données mitochondriales sont disponibles pour ces cultures (Haak *et al.* 2008 ; Melchior *et al.* 2010 ; Lee *et al.* 2012a ; Lee *et al.* 2012b ; Bollongino *et al.* 2013 ; Brandt *et al.* 2013 ; Brotherton *et al.* 2013 ; Haak *et al.* 2015) et montrent une différenciation en termes de fréquences d'haplogroupes avec une homogénéité pour les cordés et les Unetice d'un côté, et des différences notamment pour les H chez les campaniformes de l'autre (Brotherton *et al.* 2013 ; Brandt *et al.* 2014b). Une différenciation génétique et géographique semble donc révélée. Les premiers sont par ailleurs plus proches des Européens actuels, alors que les seconds présentent des affinités avec l'Europe du sud-ouest et les chasseurs-cueilleurs. Il semble donc que des événements migratoires se soient produits à la fin du Néolithique, avec des apports différents, que les données uni-parentales ne peuvent préciser (Brandt *et al.* 2014b ; Figure 22).

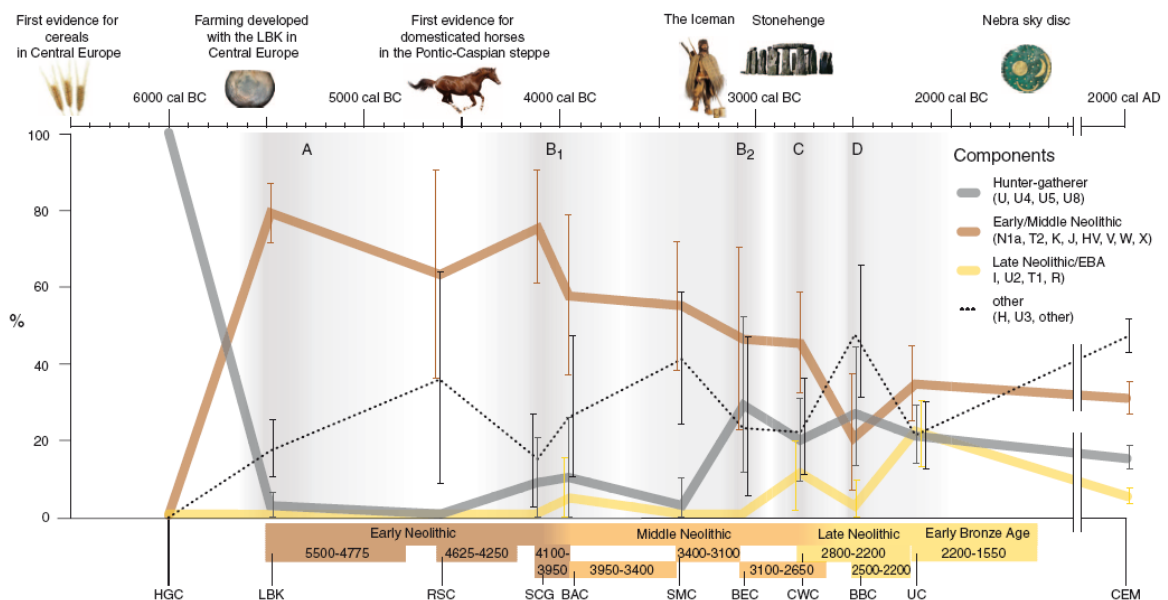


Figure 22. Développement des composantes mitochondriales en Europe centrale de la fin du Mésolithique à aujourd'hui. HGC = Chasseurs-cueilleurs d'Europe centrale ; LBK = Rubané ; RSC = Roessen ; SCG = Schöningen ; BAC = Baalberge ; SMC = Salzmünde ; BEC = Bernburg ; CWC = Corded Ware ; BBC = Bell Beaker ; UC = Unetice ; CEM = Métapopulations actuelles d'Europe centrale. (Brandt *et al.* 2013)

Le sud de l'Europe fournit là encore un corpus moins important de données mitochondriales. Elles se concentrent toutes dans la large région pyrénéenne espagnole et dans le sud de la France du Néolithique récent à l'Âge du Bronze (Sampietro *et al.* 2007 ; Lacan *et al.* 2011b ; Hervella *et al.* 2012 ; Gómez-Sánchez *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015). Leur composition reste similaire de façon générale aux groupes cardiaux et épicaux précédents, mais des affinités avec les groupes du Néolithique ancien et moyen d'Europe centrale sont notables, notamment pour Les Treilles, site du Néolithique récent en Aveyron (Lacan *et al.* 2011b), alors que ce n'est pas le cas avec le site chalcolithique El Mirador à Atapuerca (Gómez-Sánchez *et al.* 2014). L'ensemble de ces données semble peindre un tableau complexe des mouvements de population, sur l'ensemble du continent, durant les périodes récentes du Néolithique (Brandt *et al.* 2014b).

Une fois encore, les données du chromosome Y sont moindres. 76 profils sont disponibles pour l'Europe du Néolithique récent à la fin de l'Âge du Bronze (Haak *et al.* 2008 ; Lacan *et al.* 2011b ; Keller *et al.* 2012 ; Lee *et al.* 2012a ; Gamba *et al.* 2014 ; Allentoft *et al.* 2015 ; Günther *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015). Une grande majorité de G2a est présente dans le site des Treilles, en France, et fait écho aux périodes précédentes du Néolithique, mais ensuite, on observe une quasi disparition de cet haplogroupe du paysage génétique européen pendant les périodes postérieures (2,8 % au Néolithique récent et à l'Âge du Bronze), et une fréquence faible aujourd'hui (de 0 à 4,7 %, excepté pour l'Italie et les îles méditerranéennes où les fréquences atteignent 19,7 % ; Rootsi *et al.* 2012). Corrélée à cette raréfaction du G2a, marqueur du Néolithique ancien, une augmentation très importante de la fréquence des R1a et R1b est observée (Brandt *et al.* 2014b), haplogroupes très présents en Europe actuellement (jusqu'à 80 % dans certaines régions d'Espagne ; Semino *et al.* 2000 ; Myres *et al.* 2011). Les études récentes sur les populations d'Asie centrale de l'Âge du Bronze montrent une fréquence très importante (37,8 % de R1a et 48,6 % de R1b) de ces haplogroupes (Allentoft *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015), laissant penser à des flux migratoires de ces régions vers l'Europe, ce que la paléogénomique a récemment éclairci (cf. I.2-2.2). L'haplogroupe I est toujours présent à ces périodes plus récentes en des proportions importantes (25%), en Espagne, en Italie, en Allemagne et en Suède. Le H et le J sont encore faiblement représentés (1,2 % chacun), et on observe l'apparition des haplogroupes P et K (respectivement 2,4 % et 1,8 %). Ces données donnent un premier aperçu de l'histoire migratoire masculine, mais nécessitent de nouveaux apports pour en avoir une vision précise et claire.

2.2. Approche paléogénomique : nouvelles données

Le développement des nouvelles techniques de séquençage (NGS) a révolutionné l'accessibilité aux données de l'ADN ancien durant ces toutes dernières années. Des génomes anciens complets, ainsi que des données basées sur des centaines de milliers de *Single Nucleotide Polymorphisms* (SNPs), ou positions d'intérêt, sur des groupes à grande échelle,

ont permis une approche beaucoup plus globale (et précise) de l'histoire des populations. Nous n'allons discuter ici que des données concernant la transition Mésolithique - Néolithique, car les données antérieures nous emmèneraient trop loin sur les questions évolutives de la lignée humaine.

Ces quatre dernières années, quatorze publications, certaines massives, sont donc parues, spécifiquement sur la transition Néolithique - Mésolithique (Keller *et al.* 2012 ; Sánchez-Quinto *et al.* 2012 ; Skoglund *et al.* 2012 ; Gamba *et al.* 2014 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Olalde *et al.* 2014 ; Raghavan *et al.* 2014 ; Skoglund *et al.* 2014a ; Allentoft *et al.* 2015 ; Günther *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Jones *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015). Elles ont permis de mettre en place des scénarios démographiques plus précis sur l'Holocène européen, de l'Espagne à l'Asie centrale.

Tout d'abord les données paléogénomiques, obtenues sur des individus chasseurs-cueilleurs espagnol, luxembourgeois, suisse, hongrois, suédois et russes, confirment un pool génétique très homogène pour ce groupe, pourtant réparti sur l'ensemble de l'Europe (Gamba *et al.* 2014 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Olalde *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Jones *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015). Cependant une structuration interne à ce groupe paneuropéen est perceptible, pointant trois entités génétiquement différenciables : les chasseurs-cueilleurs de l'ouest, ceux de Scandinavie et ceux de l'est du continent (Haak *et al.* 2005 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Jones *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015 ; Figure 23), faisant écho aux données mitochondriales (cf. I.2-2.1.1).

I. Mathieson et collègues (2015) ont fourni les premières données génomiques concernant les groupes néolithiques anciens d'Anatolie (6 500 et 5 600 cal. BC), qui sont très proches génétiquement des Néolithiques anciens d'Europe (Figure 23). Cette proximité est également confirmée par les marqueurs uni-parentaux (cf. I.2-2.1.2) et supporte l'hypothèse d'une population ancestrale commune pour les Néolithiques d'Anatolie et les Néolithiques européens (Günther *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015). Les données génomiques acquises sur l'ensemble des individus du Néolithique ancien confirment également leur grande homogénéité au niveau génomique (Gamba *et al.* 2014 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015). Leur position sur l'ACP de I. Mathieson et collègues (2015 ; Figure 23) est légèrement plus proche des chasseurs-cueilleurs de l'ouest, ce que les auteurs confirment statistiquement par un métissage supérieur entre chasseurs-cueilleurs et Néolithiques anciens qu'entre chasseurs-cueilleurs et Néolithiques d'Anatolie. Malgré ce point, la discontinuité entre les chasseurs-cueilleurs présents en Europe et les premiers Néolithiques, repérée avec le marqueur mitochondrial, est nettement illustrée, confirmant l'apport d'un pool génétique clairement différencié à cette période en Europe. Des contacts entre les deux groupes chasseurs-cueilleurs - fermiers génétiquement distincts sont cependant détectables au niveau individuel, comme l'individu KO1 découvert en Hongrie dans un contexte Körös (soit Néolithique ancien) présentant un profil génétique clairement typique du groupe chasseur-cueilleur (Gamba *et al.* 2014). De façon générale on observe une augmentation progressive de l'héritage chasseurs-cueilleurs de

l'ouest dans l'ensemble des populations néolithiques (de l'Espagne à la Suède), surtout pendant le Néolithique moyen (Skoglund *et al.* 2012 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Skoglund *et al.* 2014a ; Haak *et al.* 2015). Dans la péninsule ibérique, la situation semble un peu plus confuse. I. Olalde et collègues (2015) observent dans plusieurs sites du Néolithique ancien une part d'héritage significatif chasseur-cueilleur, mais différent du profil génétique de La Braña situé sur le même territoire (Sánchez-Quinto *et al.* 2012), et se rapprochant plutôt de l'individu hongrois de C. Gamba et collègues (2014). De leur côté, T. Günther et collègues (2015) observent sur le site chalcolithique d'Atapuerca (3 000 - 2 000 cal. BC) une ancestralité chasseur-cueilleur commune avec La Braña et Loschbourg au Luxembourg. Toutes les questions d'affinités génétiques et géographiques des chasseurs-cueilleurs et les influences sur les groupes néolithiques ne sont donc pas encore résolues.

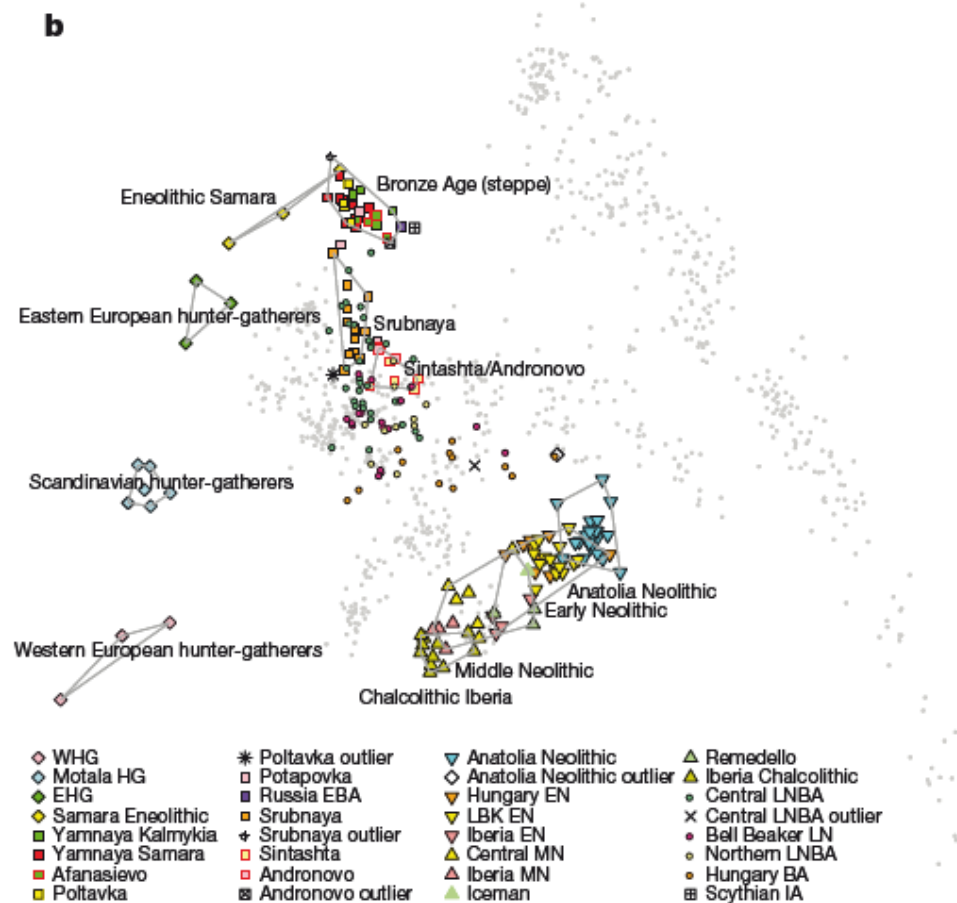


Figure 23. Analyse en Composante Principale (ACP) de 777 échantillons modernes de l'Eurasie de l'ouest (gris), avec 221 échantillons anciens, nommés par cultures (E/M/LN, Néolithique ancien/moyen/récent ; LBK, Linearbandkeramik ; E/WHG, chasseurs-cueilleurs de l'est/de l'ouest; EBA, Âge du Bronze ancien ; IA, Âge du Fer ; LNBA, Néolithique récent et Âge du Bronze).
(Mathieson *et al.* 2015)

Après le Néolithique ancien et moyen, on observe une rupture génétique majeure dans le pool génétique européen, au Néolithique récent et à l'Âge du Bronze (Gamba *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015). Pour l'expliquer, les auteurs se sont intéressés à l'Asie et aux populations des steppes (Allentoft *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Jones *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.*

2015), qui, à la fin du Néolithique sont issues d'un métissage entre populations présentant une ancestralité du Proche-Orient et des chasseurs-cueilleurs de l'est de l'Europe (Mathieson *et al.* 2015). À l'Âge du Bronze ancien, ces groupes des steppes présentent un pool homogène sans trace de Néolithique d'Anatolie ou d'Europe. En revanche, à l'Âge du Bronze récent, on trouve des influences de ces deux pools néolithiques, peut-être liées à des vagues de migration venues de l'est à des périodes plus tardives (Mathieson *et al.* 2015). La culture Yamnaya de l'Âge du Bronze a particulièrement attiré l'attention, puisque des migrations vers l'Europe ont été mises en évidence d'après les données archéologiques (Shishlina 2008). Ces groupes sont présentés comme issus d'un métissage entre les chasseurs-cueilleurs de l'est de l'Europe et les chasseurs-cueilleurs du Caucase, décrits par E. Jones et collègues (2015). Les caractéristiques génétiques typiques des Yamnaya sont absentes des fermiers européens du Néolithique ancien et moyen, mais sont retrouvées au Néolithique récent et à l'Âge du Bronze, pour la première fois vers 2 500 cal BC (Haak *et al.* 2015), ce que l'on retrouve également avec les données du chromosome Y (cf. I.2-2.1.3). Cela correspond à une migration soudaine et rapide, qui pourrait également expliquer l'arrivée des langues indo-européennes en Europe (Allentoft *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015), contrairement à l'hypothèse anatolienne de leur origine (Renfrew 1999). Les groupes européens du Néolithique récent et de l'Âge du Bronze sont donc issus d'un métissage entre les groupes européens du Néolithique moyen et les migrants des steppes, et un gradient de l'influence Yamnaya est observé vers l'ouest malgré l'homogénéité de ces groupes (Allentoft *et al.* 2015). Au niveau de la Péninsule ibérique, les groupes chalcolithiques sont semblables aux groupes Néolithique moyen, avec une part équivalente d'ancestralité chasseur-cueilleur (par ailleurs plus importante qu'au Néolithique ancien) et ne montrent pas de traces de ces influences des steppes. Or dans les populations actuelles ibériques, cette influence est visible, supposant une arrivée plus tardive dans le sud-ouest de l'Europe de cette vague steppique (Mathieson *et al.* 2015). Les données uniparentales permettent également d'observer une rupture au Néolithique récent, avec notamment la quasi disparition de l'haplogroupe mitochondrial N1a et de l'haplogroupe du chromosome Y G2a, mais ne permettent pas de confirmer le lien avec les populations steppiques (Haak *et al.* 2015).

W. Haak et collègues (2015) résument donc les événements démographiques pendant l'Holocène en Europe en deux vagues de migration majeures, l'une au Néolithique ancien avec le renouvellement génétique massif par les populations venues au moins d'Anatolie, puis l'autre au Néolithique récent avec l'arrivée des groupes steppiques. Les deux voient, après un temps de latence, une résurgence des profils génétiques issus des groupes antérieurs, c'est-à-dire des chasseurs-cueilleurs pendant le Néolithique moyen et des premiers fermiers néolithique et des chasseurs-cueilleurs après le Néolithique récent.

Les populations actuelles seraient donc le résultat du métissage de trois populations majeures, les chasseurs-cueilleurs de l'ouest, les premiers fermiers européens et les groupes des steppes de l'Âge du Bronze (Lazaridis *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015 ; Figure 24).

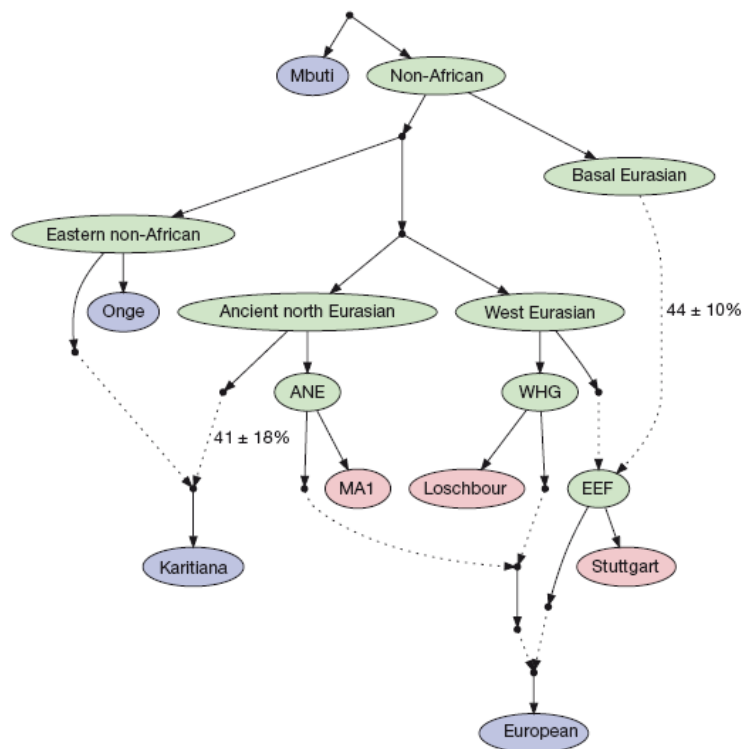


Figure 24. Modélisation de la relation entre populations européennes et non-européennes. En bleu, populations actuelles ; en rouge, populations anciennes ; en vert, populations ancestrales reconstruites. ANE = chasseurs-cueilleurs de l'est de l'Europe, WHG = chasseurs-cueilleurs de l'ouest, EEF = premiers fermiers européens, MA1 = individu Mal'ta 1 publié par Raghavan et al. 2014 (Lazaridis et al. 2014)

La paléogénomique permet également d'aborder d'autres questions, par exemple l'évolution du gène de la persistance de l'activité lactase (LCT), qui permet de digérer le lactose du lait à l'âge adulte. Ce trait est particulièrement observé en Europe, et ailleurs en Afrique et au Proche-Orient, la fréquence étant plus élevée dans les populations pastorales (Swallow et Hollox 2000 ; Mulcare *et al.* 2004). La théorie selon laquelle ce trait a été sélectionné en lien direct avec le développement de l'élevage par les agro-pasteurs néolithiques a été avancée (Beja-Pereira *et al.* 2003). J. Burger et collègues (2007) ont lancé la première étude sur des individus anciens pour chercher la mutation diagnostique de la persistance à la lactase, mais l'allèle ancestral (soit l'absence de la persistance de la lactase) était présent sur tous leurs individus mésolithique et néolithiques analysés (N=9). Des études ponctuelles ont confirmé la présence de l'allèle ancestral dans ces deux populations, notamment chez l'individu mésolithique La Braña 1 et chez Ötzi, l'homme des glaces néolithique (Keller *et al.* 2012 ; Olalde *et al.* 2014), et ce n'est que l'approche paléogénomique populationnelle qui a permis de reconstituer finement l'évolution du gène. Ainsi les études récentes proposent une apparition de l'allèle dérivé sur le gène LCT pendant le Campaniforme, soit environ 2 500 ans cal. BC (Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015). W. Haak et collègues (2015) observent même plutôt une plus haute fréquence dans les

groupes steppiques de l'Âge du Bronze, les conduisant à proposer l'hypothèse d'une origine steppique de la tolérance au lactose.

Enfin l'approche paléogénomique permet d'étudier l'évolution des traits phénotypiques et sont de fait également régulièrement abordés à l'échelle individuelle ou populationnelle. À titre d'exemple, les allèles impliqués dans la pigmentation claire de la peau semblent avoir été apportés lors des migrations originaires d'Anatolie et voient leur fréquence augmenter rapidement. Un autre exemple concerne l'allèle impliqué dans la couleur bleue des yeux qui est présent à l'état dérivé à 100 % chez les individus chasseurs-cueilleurs, à environ 50 % à l'Âge du Bronze et à l'état ancestral dans les populations steppiques, impliquant qu'ils avaient sans doute les yeux marron (Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015).

2.3. Apport de l'ADN ancien à une meilleure compréhension du fonctionnement funéraire et social des groupes néolithiques

Le dernier point, non négligeable, est l'apport des données de l'ADN ancien à la compréhension des fonctionnements sociaux et/ou funéraires à l'échelle des groupes locaux. Ainsi, comme nous l'avons présenté plus haut, R. Bollongino et collègues (2013) mettent en évidence à Blätterhöhle en Allemagne deux sociétés parallèles mais différentes par leurs caractéristiques mitochondriales et leur mode de subsistance cohabitant dans le même environnement au Néolithique récent (4 000 - 3 000 cal. BC environ ; cf I.1-2.1.2). Ce scénario ne peut pas être généralisé, puisque d'une part d'autres populations de chasseurs-cueilleurs présentent des haplogroupes typiquement néolithiques rapidement suivant l'arrivée des fermiers Néolithiques, suggérant que des femmes de groupes fermiers intègrent des groupes de chasseurs-cueilleurs (Bramanti *et al.* 2009 ; Malmström *et al.* 2009), et d'autre part que des groupes néolithiques présentent des lignées de chasseurs-cueilleurs, évoquant le scénario inverse (par exemple Haak *et al.* 2010 ; Brandt *et al.* 2013). L'hypothèse d'hommes chasseurs-cueilleurs intégrés dans des groupes fermiers a également été proposée pour la Transdanubie (Gamba *et al.* 2014).

Les systèmes matrimoniaux peuvent être encore mieux appréhendés lorsque les données du chromosome Y sont disponibles. L'étude de M. Lacan et collègues (2011b) sur le site des Treilles du Néolithique récent en constitue un bon exemple. En effet, sur 22 hommes, la diversité masculine est très faible, avec seulement deux haplogroupes présents, dont le G2a en très forte fréquence (90,1 %). Au contraire, la diversité mitochondriale est très importante : sur 29 individus, on dénombre huit haplogroupes et quinze haplotypes différents. Les auteurs proposent un groupe fortement structuré par les lignées paternelles, avec peut-être un lieu d'inhumation réservé à une famille paternellement reliée. Ils font également un parallèle avec un système patrilocal qui peut parfaitement expliquer les diversités génétiques observées.

Les relations de parenté peuvent également être questionnées pour comprendre l'organisation spatiale des sites funéraires. Plusieurs structures collectives ont ainsi fait l'objet de ce type d'analyses, mettant parfois en évidence des liens familiaux pouvant expliquer

l'organisation des sépultures et le regroupement des individus (Haak *et al.* 2008 ; Lee *et al.* 2012b ; Hervella *et al.* 2014 ; Keller *et al.* 2015 ; Alt *et al.* 2016). Ainsi W. Haak et collègues (2008) ont démontré l'existence de sépultures multiples avec des familles nucléaires enterrées ensemble à Eulau en Allemagne, site associé à la culture Cordée du Néolithique récent.

Au-delà des analyses, qui permettent d'inférer les événements démographiques principaux menant aux pools génétiques observés à l'échelle européenne, les analyses de l'ADN ancien permettent également d'accéder à une lecture locale du fonctionnement des groupes, que cela concerne les systèmes matrimoniaux ou l'implication des relations de parenté entre défunts dans la structuration de l'espace funéraire. Malheureusement, ce type d'étude reste rare en raison de l'absence de données suffisamment conséquentes à l'échelle des groupes (excepté le cas exceptionnel des Treilles). On observe également un manque total de données génomiques qui pourraient permettre ce type de discussion sur la diversité des origines au sein d'un même groupe.

QUELQUES REPÈRES - (PALÉO)GÉNÉTIQUE ET NÉOLITHISATION DE L'EUROPE

- Pool génétique européen actuel : apports contradictoires des marqueurs classiques et autosomaux confortant le modèle de diffusion démique / marqueurs uniparentaux confortant le modèle de diffusion culturelle
- Discontinuité génétique entre groupes européens anciens et actuels : seul l'ADN ancien permet de caractériser l'ensemble des événements ayant modelé le profil génétique européen actuel
- Apport des données paléogénétiques à l'échelle du continent :
 - Homogénéité génétique des chasseurs-cueilleurs européens
 - Discontinuité génétique entre chasseurs-cueilleurs et fermiers → Migration majeure de fermiers originaires du Proche-Orient
 - Néolithique moyen : résurgence de lignées typiques des chasseurs-cueilleurs → intégration, acculturation
 - Néolithique récent : différenciation génétique des groupes européens, nouvelles migrations continentales
- Apports supplémentaires des récentes données paléogénomiques :
 - Structuration génétique des chasseurs-cueilleurs européens
 - Néolithique récent : arrivée massive de groupes originaires des steppes asiatiques modifiant en profondeur le pool génétique européen
- Apport des données paléogénétiques à l'échelle des groupes anciens : rapports familiaux et sociaux, systèmes matrimoniaux, lien diversité biologique - diversité des pratiques funéraires

KEY ASPECTS - (PALEO)GENETICS AND EUROPE NEOLITHISATION

- Current European gene pool: contradictory contributions from classical and autosomal markers support the demic diffusion model / uniparental markers support the cultural diffusion model
- Genetic discontinuity between ancient and modern European groups: only ancient DNA can characterize all successive events that shaped the current European gene pool
- Contribution of paleogenetic studies at the continental scale:
 - Genetic homogeneity of European hunter-gatherers
 - Genetic discontinuity between hunter-gatherers and farmers → important migration of farmers originating from the Near East
 - Middle Neolithic: resurgence of typical hunter-gatherer lineages → integration, acculturation
 - Late Neolithic: genetic differentiation of European groups, new continental migrations
- Supplementary contributions from recent paleogenomic studies:
 - Genetic differentiation of European hunter-gatherers
 - Late Neolithic: mass migration of groups from Asian steppes profoundly modifies the European gene pool
- Contribution of paleogenetic data for Neolithic social composition: family and social relationships, matrimonial system, link between biological diversity and variability in funerary practices

Chapitre 3. Objectifs et problématiques

Le Néolithique, ainsi que nous venons de l'exposer, est une période majeure dans l'histoire de l'homme, permettant, grâce à un changement global de système de subsistance et de mode de vie, de poser les fondements des sociétés humaines modernes (cf. I.1). L'évolution culturelle des populations européennes néolithiques est complexe et très variable selon les régions et les périodes. Les deux courants de diffusion néolithique identifiés s'individualisent à l'est de la mer Méditerranée. Après avoir traversé l'Europe l'un par le sud, l'autre par le centre, et après avoir subi de multiples transformations d'ordre culturel, ils viennent vraisemblablement se rejoindre au niveau du territoire français. Dans cette zone, pendant les premières phases du Néolithique, émergent des cultures relativement homogènes et en directe continuité avec les cultures associées aux deux courants de Néolithisation. Au Néolithique moyen, sur l'ensemble du continent Européen on assiste à une fragmentation et une diversification des cultures. L'ouest de l'Europe ne fait pas exception à cette situation, et après l'installation des premiers fermiers l'éclatement des cultures caractérise le territoire français. La perception d'autant d'influences, venant du sud et de l'est, laisse supposer des interactions culturelles multiples entre groupes fermiers, voire avec des groupes autochtones. Nous l'avons vu, la question du lien éventuel entre interactions culturelles et biologiques de ces groupes (flux de gènes ? échanges matrimoniaux ?) reste aujourd'hui totalement ouverte au vu des données archéologiques.

L'approche paléogénétique (cf. I.2) peut apporter un point de vue nouveau sur la question des interactions biologiques liant ces populations néolithiques : elle permet de documenter directement leurs mouvements, leurs origines et de fait, leurs métissages, mais aussi dans certains cas l'organisation du groupe et son fonctionnement social. Elle peut également apporter des informations inédites sur les relations biologiques des fermiers avec les chasseurs-cueilleurs précédemment établis sur les territoires qu'ils viennent occuper. Elle représente donc un outil puissant à développer pour couvrir l'ensemble du territoire européen et affiner l'établissement de scénarios précisant l'ensemble des événements démographiques et migratoires humains ayant eu lieu durant la période Néolithique. À partir de ces remarques, force est de constater que le territoire de la France actuelle est très pauvrement représenté dans les données paléogénétiques disponibles. Comme nous l'avons présenté précédemment (cf. I.2), seul l'article de M.-F. Deguilloux et collègues (2010) sur le Centre Ouest de la France a proposé trois séquences mitochondriales HVR-I pour le Néolithique moyen. Si ces très faibles données ont permis d'esquisser des hypothèses de travail sur le lien potentiel entre groupes dérivés du courant danubien et les individus retrouvés dans le tumulus de Prissé-la-Charrière, elles ne permettent en aucun cas une analyse approfondie des relations entre les groupes néolithiques concernés. Cet article est suivi par la publication de M. Lacan et

collègues (2011b) sur le site Néolithique final des Treilles dans le sud (Aveyron, 3 000 BC), proposant l'accès à 29 séquences mitochondriales HVR-I et à 22 haplogroupes du chromosome Y. Malgré la taille intéressante du pool génétique caractérisé, la date très récente de ce site par rapport à l'histoire de la Néolithisation (plus de 2 000 ans après l'implantation des premiers fermiers dans la région) ne permet pas de discuter des processus directement liés à l'arrivée des fermiers sur ces territoires. Ces données caractérisant le territoire français sont donc bien peu nombreuses et peu représentatives vis-à-vis de l'ensemble des processus de migrations néolithiques ayant concerné un territoire aussi vaste, par des groupes issus de différents courants de Néolithisation, et potentiellement combinées à des phénomènes de métissage avec les populations de chasseurs-cueilleurs autochtones. Si ce travail ne peut prétendre à cette exhaustivité, il vise à apporter les premières données paléogénétiques concernant les groupes néolithiques du territoire français, susceptibles de documenter une partie des processus impliqués dans la Néolithisation des diverses régions. La confrontation de ces données avec les données paléogénétiques déjà disponibles pour les groupes néolithiques d'autres régions européennes (cf. I.2), mais également avec les contextes archéologiques locaux et régionaux concernés vise à documenter les événements impliqués dans ce changement biologique et culturel majeur qu'a constitué la révolution néolithique : (i) à l'échelle régionale, notre étude vise à préciser l'origine ou les origines des groupes de fermiers s'implantant dans différentes régions du territoire français et à questionner leur éventuel métissage avec les groupes chasseurs-cueilleurs autochtones ; (ii) à l'échelle locale, elle vise à documenter d'éventuelles (dis)continuités génétiques entre groupes se succédant chronologiquement, discuter d'éventuels modes matrimoniaux particuliers, mais aussi à tester un éventuel lien entre proximité biologique des défunts et pratiques funéraires mises en place par la communauté. Lorsque nous avons initié ce travail en 2012, l'approche paléogénétique "classique" était la seule méthode disponible permettant d'acquérir des données à l'échelle de groupes humains, alors que l'approche paléogénomique dont nous avons parlé précédemment (cf. I.2.2) ne permettait l'acquisition d'informations qu'à l'échelle de l'individu.

Notre objectif réside donc avant tout dans l'étude des pools génétiques de ces groupes anciens, avec une visée clairement phylogéographique. La constitution des premières cultures néolithiques en France est, comme nous venons de le rappeler, directement issue des courants de Néolithisation venus d'Europe centrale et d'Europe du sud. Les profils génétiques des groupes associés à chacun de ces courants sont différents, notamment au niveau mitochondrial, et l'implication de ces différents groupes sur la constitution des groupes de fermiers du territoire français est à ce jour inconnu. En effet, comment les groupes issus de ces deux courants se sont-ils diffusés et jusqu'où ? Où se sont-ils rencontrés et qu'a-t-il résulté de cette/ces rencontre(s) ? Ces diffusions biologiques sont-elles totalement cohérentes avec la diffusion culturelle bien connue grâce aux données archéologiques ? Pouvons-nous déceler des traces de métissage avec les populations de chasseurs-cueilleurs ? Autant de questions que nous nous sommes posées et auxquelles nous allons essayer de répondre dans ce travail.

Le second objectif est de répondre à des questions à une échelle plus locale. Chaque groupe présente des particularités culturelles mais aussi génétiques issues de son histoire. La constitution génétique d'un groupe est généralement originale et peut révéler de nombreuses informations concernant son histoire et son fonctionnement. Dans une région donnée, la constitution génétique de différents groupes successifs peut documenter, à l'appui des données archéologiques, la continuité/discontinuité entre ces groupes, et ainsi la dynamique des groupes d'un point de vue diachronique. Les pratiques funéraires peuvent elles aussi être comparées aux caractéristiques génétiques, la diversité de ces pratiques n'étant plus à prouver au Néolithique ancien et moyen (par exemple Chambon et Leclerc 2003 ; Beyneix 2007 ; Moinat et Chambon 2007). En effet, quels sont les fonctionnements des grandes nécropoles de l'est de la France héritées du Rubané, des sépultures monumentales du Bassin parisien au Cerny, des sépultures collectives des régions méridionales, parmi d'autres ? Ce fonctionnement peut être lié aux relations de parenté existant entre les défunts ou peut être lié à l'origine des individus, par exemple, ce que les données génétiques peuvent permettre de révéler. La question des modes matrimoniaux peut également être abordée. La diversité des données maternelles ou paternelles peut en effet être indicative d'un fonctionnement patrilocal ou matrilocal d'un groupe, donnant accès au système social du groupe.

Pour apporter les premiers éléments de discussion à ces questions, nous avons choisi les sites en fonction de différents paramètres considérés comme particulièrement adaptés pour ce travail. Leur localisation géographique a tout d'abord été prise en compte, puisque nous voulions aborder l'éventuelle diversité des processus de Néolithisation dans différents territoires. Nous avons ainsi ciblé des sites localisés en Alsace, dans le sud du bassin Parisien, en Normandie, ainsi que quelques individus découvertes en Centre Ouest et dans la vallée du Rhône. Cela nous a amenés à la fois à considérer (i) différentes cultures, plus ou moins anciennes dans le processus de Néolithisation (Grossgartach, Planig-Friedberg et Roessen en Alsace, RRBP, VSG et Cerny dans le Bassin parisien et en Normandie, Chasséen ancien dans le sud de la France, Cardial atlantique ou NACA dans l'ouest), et de fait (ii) différentes pratiques funéraires associées à ces cultures et les fonctionnements qui leur correspondent (grandes nécropoles ou petites groupes funéraires sans monument, structures de type Passy, sépultures associées à l'habitat, isolées...). Le choix des sites est bien sûr aussi issu de collaborations avec les archéologues et les anthropologues en charge des sites, qui ont pu progressivement se mettre en place au cours de l'étude. Au-delà de l'intérêt évident de ces collaborations, permettant une confrontation fiable et fructueuse des données génétiques, archéologiques et anthropologiques, cela a également permis de considérer différents aspects méthodologiques, inévitables en paléogénétique. Nous avons ainsi ciblé, dans la mesure du possible, des sites pour lesquels le prélèvement propre des échantillons a pu être réalisé, grâce à la mise en place des projets interdisciplinaires, en amont des fouilles.

- ↪ Ainsi nous avons sélectionné la nécropole d'Obernai en Alsace (N=29) dont les prélèvements ont été anticipés par rapport à la fouille grâce à une collaboration majeure avec H. Réveillas, alors anthropologue à l'Inrap. Le site, situé dans la zone d'influence rubanée, pose d'intéressantes questions de continuité (i) avec les groupes d'Europe Centrale, mais aussi (ii) entre différents groupes successifs au sein de la même nécropole, ainsi que (iii) la question d'intégration d'individus autochtones (cf. III.1).
- ↪ Nous avons également ciblé le site de Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (N=3) en moyenne vallée du Rhône, axe nord-sud majeur, regroupant les plus anciennes sépultures du Chasséen dans la région, par l'intermédiaire d'Y. Gleize. L'étude paléogénétique des individus du site peut donc à priori documenter les éventuels échanges génétiques entre groupes du sud et du nord de la France, et pose la question d'un regroupement familial (cf. III.2).
- ↪ Le site de Gurgy "Les Noisats" (N=128), dans le sud du Bassin parisien, a quant à lui été sélectionné pour sa situation géographique (à la croisée des influences dérivées des deux courants de Néolithisation) et sa situation chronologique correspondant à la transition entre Néolithique ancien et Néolithique moyen. La position centrale du site questionne la continuité de ce groupe avec (i) les groupes issus du courant continental, (ii) les groupes issus du courant méditerranéen et (iii) les groupes de chasseurs-cueilleurs. Il a également été sélectionné pour le grand nombre de sépultures présentes et pour les questions d'organisation qu'elles posent et qui ne sont actuellement pas résolues par les données archéologiques. L'étude pluridisciplinaire du site, incluant l'analyse paléogénétique du groupe, a été élaborée dès le départ par S. Rottier, archéo-anthropologue responsable de la fouille et de l'étude du site, ce qui a permis de mettre en place les procédures optimales de prélèvements des échantillons, et ensuite, l'étude croisée des différentes informations recueillies sur ce gisement (cf. III.3).
- ↪ Nous avons également visé l'analyse des vestiges du site de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados, N=16) présentant de très intéressants monuments de type Passy et, de fait, de nombreux questionnements associés à leur fonctionnement et à l'origine des individus déposés au sein de ces structures extraordinaires. Là encore, l'étude nous a été rendue possible par la mise en place d'une collaboration anticipée et fructueuse avec E. Ghesquière et P. Chambon, respectivement anthropologue et archéologue du site (cf. III.4).
- ↪ Enfin, nous avons eu accès aux vestiges du site de Germignac (grâce à l'aide de B. Boulestin; N=2), représentant la plus ancienne sépulture néolithique du Centre Ouest de la France et posant de nombreuses questions d'affiliation culturelle et biologique (cf. III.5).

Après avoir exploré les potentialités de chaque site, une dernière partie reprendra tous ces éléments et les discutera en les mettant en perspective les uns avec les autres d'une part et à l'échelle des données européennes d'autre part (cf. IV).

OBJECTIFS

- Documenter les processus de néolithisation du territoire français :
 - Modalités de diffusion de groupes issus des deux courants de Néolithisation
 - Modalités de rencontre / interaction entre ces communautés de fermiers
 - Corrélation entre diversité biologique et culturelle des groupes de fermiers
 - Modalités d'interaction, métissage avec les groupes de chasseurs-cueilleurs
- Documenter les particularités génétiques et culturelles à l'échelle locale :
 - Évolution locale des groupes
 - Corrélation entre lignées maternelles/paternelles et pratiques funéraires → éclairage sur le fonctionnement des sites funéraires
 - Fonctionnement social des groupes, relations de parenté, systèmes matrimoniaux
- Sélection de 5 sites permettant d'apporter des éléments de réponses à ces différents niveaux : Obernai (Bas-Rhin ; Grossgartach, Planig-Friedberg, Roessen), Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme ; Chasséen ancien), Gurgy "Les Noisats" (Yonne ; attribution culturelle problématique), Fleury-sur-Orne (Calvados ; Cerny), Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime ; attribution culturelle problématique)

OBJECTIVES

- Trace the Neolithisation processes in France:
 - Characterize the diffusion of farmer groups from both Neolithisation expansion waves
 - Unravel interactions between different agricultural communities
 - Test correlations between biological and cultural diversity
 - Investigate interaction and admixture between hunter-gatherer and farmer groups
- Document genetic and cultural particularities at the local scale:
 - Identify potential local group-scale evolution
 - Test correlations between maternal/paternal lineages and funerary practices to shed light on the function of funerary sites
 - Unravel social organization of groups, kinships, matrimonial system
- Selection of 5 funerary sites for achieving research goals: Obernai (Bas-Rhin; *Grossgartach, Planig-Friedberg, Roessen*), Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme; Early Chasséen), Gurgy "Les Noisats" (Yonne; no cultural attribution), Fleury-sur-Orne (Clavados; Cerny), Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime; no cultural attribution)

Partie II. Matériel et Méthodes

Le choix formel de ce manuscrit, basé sur nos articles publiés ou en cours, a déterminé l'organisation et le contenu du chapitre suivant. En effet, la majorité des informations concernant les sites étudiés sont approfondies dans les articles correspondants (Obernai, Fleury-sur-Orne, Germignac et Loriol-sur-Drôme) et parfois répétées, notamment dans le cas du site de Gurgy "les Noisats" qui a fait l'objet de plusieurs publications. Pour ce qui est des méthodes, elles sont également décrites dans ces articles et ne seront donc pas détaillées ici. Il s'agit donc plutôt ici de présenter l'intérêt de celles qui ont été sélectionnées, les raisons de nos choix et quand cela est nécessaire, le détail des protocoles.

Chapitre 1. Matériel : des échantillons anciens issus de sites archéologiques répartis dans une large partie de la France

Ainsi que nous l'avons rapidement expliqué précédemment (cf. I.3), cinq sites largement répartis sur le territoire français ont été étudiés (Figure 7). Leurs chronologies les placent entre le Néolithique ancien et moyen (5 800 - 4 000 avant notre ère), mêlant un nombre important de cultures et d'influences, ce qui permet d'aborder de nombreuses questions sur les mouvements de populations et les interactions entre groupes culturels. Le Tableau 1 synthétise les principales informations disponibles pour chacun des sites. De plus, les aspects importants des problématiques spécifiques à chacun seront repris de façon plus approfondie dans les chapitres suivants ainsi que dans les articles correspondants.

Le type de prélèvement a varié selon les sites en fonction des possibilités (Tableau 1). Dans la mesure du possible, la majorité des échantillons a été prélevée proprement au moment de la fouille de façon à éviter toute potentielle contamination. Quand cela n'a pas été possible, un traitement particulier de décontamination a été appliqué (cf. II.2-2.3.1).

Le matériel qui a fait l'objet de nos prélèvements est principalement constitué de dents. Dans de rares cas et seulement pour certains individus, nous avons dû utiliser des fragments d'os (Gurgy "les Noisats", Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne", Obernai).

Ci-dessous se trouve le tableau 1, récapitulatif du nombre d'individus traités pour chaque site, ainsi que du nombre d'extractions effectuées. Un total de 145 individus a été analysé. La disparité quant à la quantité d'individus disponibles pour chaque site ne permet pas d'appliquer le même type d'analyses et de fait d'aborder les mêmes questions. Un site pour lequel un nombre suffisant d'individus est disponible peut être traité à une échelle phylogéographique, ce qui n'est pas le cas pour de faibles effectifs.

Sites	Archéologue - Anthropologue	Dates fouilles	Type de prélèvement	Nombre d'individus total	Nombre d'individus analysés	Nombre d'extractions
Obernai (Alsace)	Clément Féliu - Hélène Réveillas	2013	Propre	27	23	78
Gurgy "les Noisats" (Yonne)	Stéphane Rottier	2004 à 2007	Majoritairement propre	128	102	230
Fleury-sur- Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados)	Emmanuel Guesquière - Philippe Chambon	2014	Propre	20	16	38
Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente- Maritime)	Jacques Gaillard - Raymond Riquet/André Gilbert	1980	Non propre	2	1	4
Loriol-sur- Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme)	Frédéric Cordier - Yves Gleize	2010	Non propre	3	3	5
Total					145	355

Tableau 1. Nombre d'individus ayant fait l'objet d'une analyse paléogénétique et nombre d'extractions effectuées pour chaque site

MATÉRIEL CIBLÉ PAR NOTRE ÉTUDE

- Cinq sites funéraires ciblés : Obernai (Bas-Rhin), Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme), Gurgy "Les Noisats" (Yonne), Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados), Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime)
- Diversité géographique → diversité des groupes et des cultures issues des deux courants de Néolithisation
- Fourchette chronologique du Néolithique ancien au Néolithique moyen → groupes (directement issus des) fermiers néolithiques pionniers
- Diversité culturelle → diversité des pratiques funéraires
- 145 individus analysés (suivi des critères d'authentification)

MATERIALS

- Five funerary sites: Obernai (Bas-Rhin), Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme), Gurgy "Les Noisats" (Yonne), Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados), Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime)
- Geographic diversity → diversity of groups and cultures connected to both Neolithic expansion waves
- Chronological range from the Early to Middle Neolithic → direct descendants of pioneer Neolithic groups
- Cultural diversity → variability in funerary practices
- 145 analyzed individuals (based on authentication criteria)

Chapitre 2. Méthodes

1. Principes et objet d'étude

Comme cela a été mentionné plus haut (cf. I.3), nous avons utilisé l'approche paléogénétique "classique" pour analyser les sites de notre étude. L'aspect le plus important de notre démarche a été d'accéder à des données d'ordre populationnel dans leur ensemble, afin de caractériser la composition génétique des groupes et de définir leur différent héritage, mais aussi de préciser leurs relations phylogénétiques avec les groupes antérieurs, contemporains ou postérieurs, pour accéder ainsi à une vision globale des sites. L'approche paléogénomique est certes plus fine en ce qu'elle donne accès à l'ensemble des informations génétiques d'un individu mais, étant plus coûteuse et plus chronophage, elle limite le nombre d'individus pouvant être analysés. De plus, en 2012, au début du présent travail, elle ne permettait pas non plus la comparaison avec un grand nombre de données, dans la mesure où ce nouveau type d'analyse est en plein développement et les bases de données de comparaison en cours de construction. Aujourd'hui seulement, l'approche paléogénomique s'est suffisamment développée pour obtenir des données génomiques populationnelles (Allentoft *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015). En revanche, les bases de données pour les marqueurs mitochondriaux (en particulier la séquence HVR-I) et NRY continuent de s'étoffer pour la période néolithique sur un territoire européen de mieux en mieux couvert, et sont déjà très importantes pour les données actuelles à l'échelle mondiale.

Cette étude a donc été abordée exclusivement du point de vue des marqueurs à transmission uni-parentale. Nous le verrons plus loin, des analyses sur la conservation de l'ADN nucléaire ont été effectuées afin de voir si les relations de parenté entre individus pouvaient être précisées, et en l'absence de conservation suffisante, l'analyse des marqueurs à transmission biparentale (STRs) a été évacuée. Notre étude se focalise donc sur les relations de parentés, d'une part à l'échelle d'un site pour établir de potentielles relations familiales et tester leur corrélation éventuelle avec les données archéologiques, et d'autre part à une échelle régionale ou continentale et sur un temps plus long pour mieux comprendre les processus migratoires liés aux populations des sites étudiés à travers l'histoire des hommes ou des femmes. L'intérêt d'aborder à la fois les lignées maternelles et paternelles porte sur la complémentarité des deux marqueurs qui peuvent documenter une histoire différente des mouvements de populations. Les femmes et les hommes peuvent en effet avoir différentes histoires migratoires (par ex. Lacan *et al.* 2011a) et des différences au niveau des ces marqueurs uniparentaux peuvent préciser le mode de fonctionnement matrimonial du groupe. Dans le génome humain, l'ADN mitochondrial et le chromosome Y sont les marqueurs qui répondent à ces questionnements.

1.1. L'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial se situe dans les mitochondries, organites présents dans la cellule et nécessaires à la transformation de l'énergie des molécules organiques en énergie utilisable par la cellule (dernières étapes du cycle respiratoire). Il est transmis directement de la mère à ses enfants sans recombinaison.

La molécule d'ADN mitochondrial est circulaire et constituée de 16 569 paires de bases (Anderson *et al.* 1981). Elle est composée chez l'homme d'une région codante et d'une région non-codante (ou D-loop ; Figure 25). Cette dernière comprend deux régions hypervariables, I et II (HVR-I et HVR-II), hautement polymorphes. La région HVR-I est particulièrement intéressante (plus polymorphe) et diagnostique en termes de caractérisation des lignées maternelles (haplogroupes/ haplotypes). De ce fait, cette séquence a d'abord été privilégiée lors des analyses de l'ADN ancien, d'où l'existence de bases de données conséquentes pour les groupes anciens (cf. II.2-3.2.1). D'autres mutations diagnostiques des différentes lignées sont également situées sur la région codante (cf. II.2-2.4.1). Toutes les mutations de l'ADN mitochondrial sont définies par comparaison avec la séquence de référence de Cambridge révisée (rCRS ; Anderson *et al.* 1981 ; Andrews *et al.* 1999).

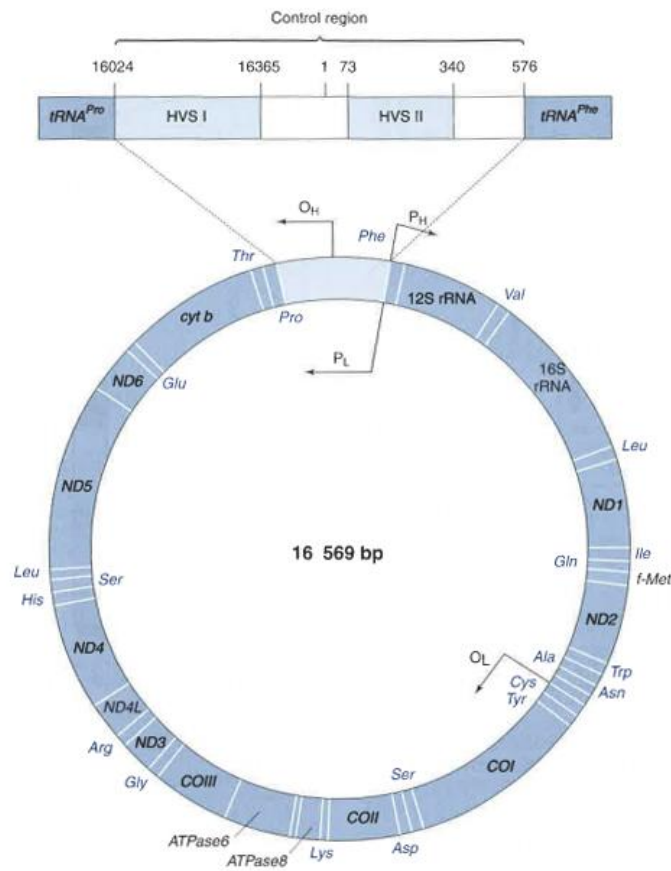


Figure 25. Structure de l'ADN mitochondrial (Jobling *et al.* 2004)

La présence d'un grand nombre de copies du génome mitochondrial (plusieurs centaines à plusieurs milliers) dans chaque cellule multiplie de fait la probabilité de conservation de fragments de ce génome au sein des vestiges anciens. Chaque combinaison particulière de mutations porte le nom d'haplotype. Une analyse classique de la région HVR-I suffit souvent pour les caractériser (cf. II.2-2.4.2). Ces haplotypes sont rassemblés en grands groupes, appelés haplogroupes et déterminés à partir de mutations caractéristiques sur l'ensemble du génome mitochondrial. Ces polymorphismes ponctuels sont également appelés SNPs de façon générique pour tout le génome. Des méthodes d'analyse très sensibles et rapides qui ciblent l'ensemble du génome mitochondrial ont été développées pour accéder à cette source d'information (cf. II.2-2.4.1).

1.2. Le chromosome Y

Le génome nucléaire est composé des chromosomes autosomiaux (22 paires) et des chromosomes sexuels X et Y. Le chromosome Y présent chez les individus de sexe masculin se transmet de père en fils. Deux régions sont homologues avec le chromosome X et donc soumises à recombinaison (Figure 26). En revanche, la région mâle-spécifique NRY (*Non-recombining Region of the Y chromosome*) ne subit pas de recombinaison pendant la méiose (division cellulaire des gamètes), il s'agit d'une transmission clonale de père à fils. L'étude des variations au niveau d'un peu plus de 50 millions de paires de bases de cette région NRY ($\approx 95\%$ du chromosome) permettent donc l'établissement d'haplotypes spécifiques à l'histoire génétique et migratoire masculine (Underhill *et al.* 2000).

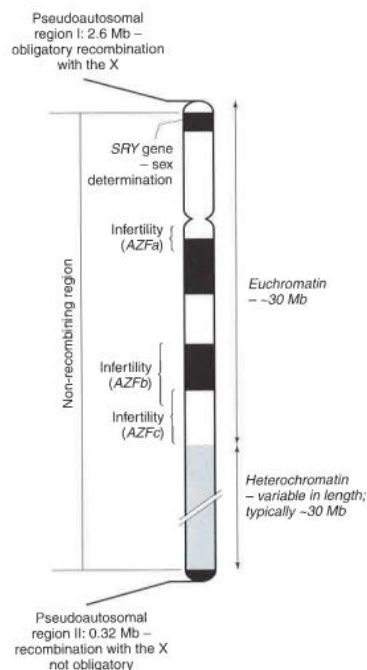


Figure 26. Le chromosome Y
(Jobling *et al.* 2004)

1.3. Apports des marqueurs uniparentaux à l'étude de l'histoire de l'homme

Chacun de ces marqueurs uni-parentaux présente l'intérêt de pouvoir retracer à l'échelle mondiale les lignées féminines pour l'un et masculines pour l'autre, en raison d'un nombre de publications très important tant au niveau international que régional. En effet, depuis la sortie d'Afrique de l'homme anatomiquement moderne (Cavalli-Sforza *et al.* 1994 ; Ingman *et al.* 2000 ; Underhill *et al.* 2000), les populations humaines ont colonisé l'ensemble de la planète et se sont structurées génétiquement. Les marqueurs uni-parentaux permettent de caractériser ces différences à l'échelle populationnelle (Soares *et al.* 2010). Les études comparant les migrations des hommes et des femmes sur le temps long ont pu parfois mettre en évidence des histoires différentes d'ordre populationnel (Kayser 2010) ou matrimonial (Oota *et al.* 2001), par exemple.

Ainsi, l'accumulation des données sur l'un et l'autre des marqueurs a permis peu à peu de mieux caractériser les arbres phylogénétiques et leur structuration géographique. La phylogénie des lignées mitochondriales humaines la plus actualisée rassemble 20 666 haplotypes² (Phylotree ; van Oven et Kayser 2009) et leur répartition géographique est bien documentée (Figure 27). Une forte structuration géographique est également connue pour le chromosome Y (Underhill *et al.* 2000 ; Figure 28). De même que pour l'ADN mitochondrial, la phylogénie du chromosome Y est très bien connue, et mise à jour très régulièrement sur <http://www.isogg.org/> (Jobling 2003).

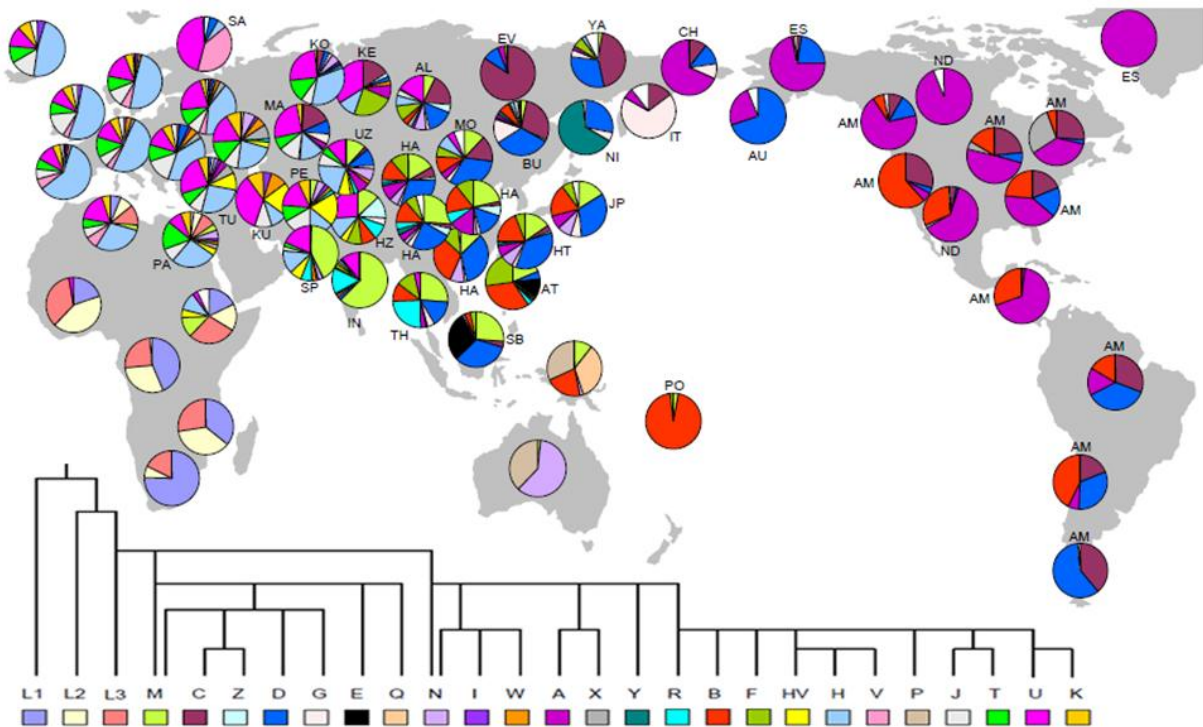


Figure 27. Carte de répartition des haplogroupes mitochondriaux dans le monde (McDonald 2005)

² d'après la dernière mise à jour du 19 février 2014 de la base de donnée en ligne (<http://www.phylotree.org/>).

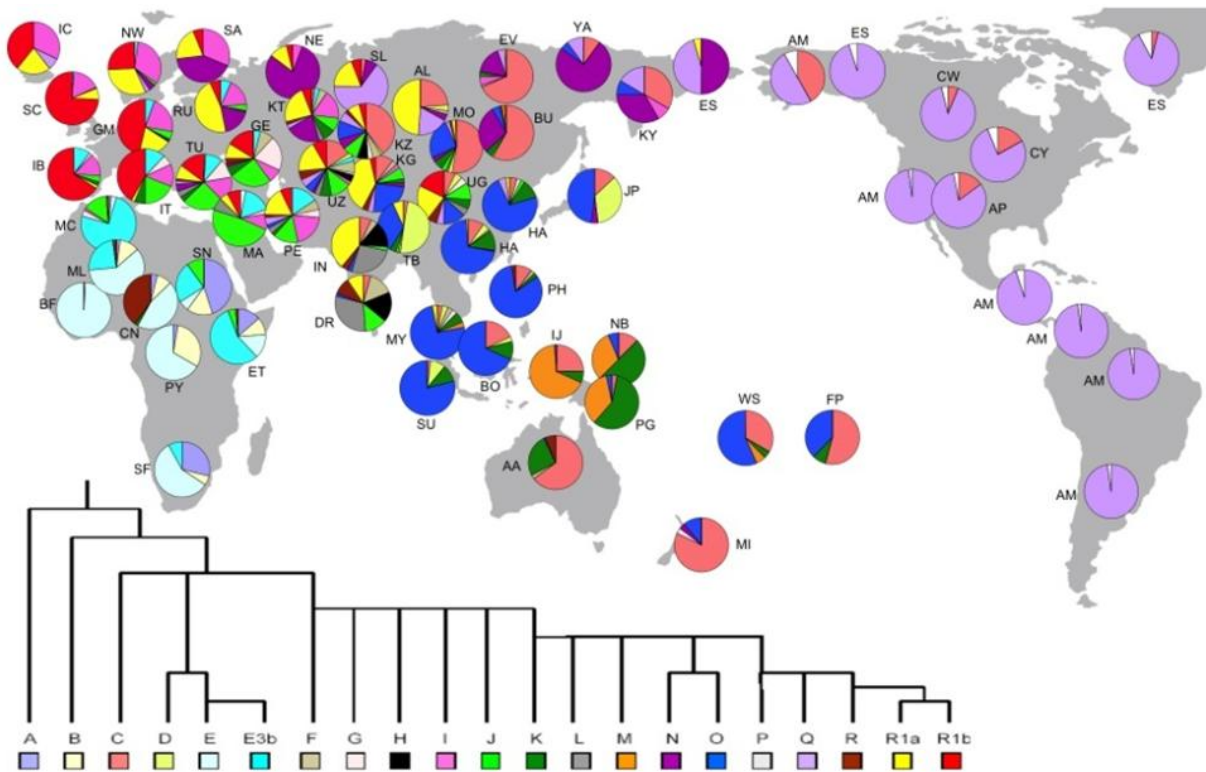


Figure 28. Carte de répartition des haplogroupes du chromosome Y dans le monde (McDonald 2005)

L'accès à l'ADN ancien depuis plusieurs années permet désormais d'accéder à une lecture plus fine de ces arbres phylogénétiques et de préciser les relations phylogénétiques entre les populations actuelles et passées. Nous avons pour cela compilé une grande partie des séquences actuelles disponibles pour l'Europe et le Proche-Orient et rassemblé toutes les séquences anciennes disponibles pour la période néolithique (cf. II.2-3.2.1) afin d'optimiser l'analyse phylogéographique de nos groupes anciens néolithiques français (via la caractérisation de leurs affinités génétiques avec les groupes européens anciens et actuels).

1.4. Limites de l'ADN ancien

L'ensemble de l'étude de l'ADN ancien est complexifiée par deux limites majeures : la conservation et la contamination.

1.4.1. La conservation

L'ADN des organismes peut exceptionnellement être préservé dans les restes fossiles. Les processus chimiques et environnementaux agissent sur les cellules une fois que celles-ci sont mortes et modifient leur intégrité biologique. Les mécanismes de réparation actifs au sein de la cellule vivante ne fonctionnent alors plus et les lésions s'accumulent graduellement.

Différents facteurs, tels que l'autolyse par les enzymes de l'organisme ou l'hydrolyse et l'oxydation causées par des agents extérieurs agissent directement sur l'intégrité des molécules d'ADN (Lindahl 1993 ; Gilbert *et al.* 2003 ; Pääbo *et al.* 2004 ; Briggs *et al.* 2010 ; Krause 2010). Le résultat principal de ces effets est que, lorsque que l'ADN est exceptionnellement préservé au sein des vestiges, il est forcément fragmenté, en faibles quantités et chimiquement modifié. Au début des travaux sur l'ADN ancien, la mise en place de la PCR (*Polymerase Chain Reaction*, cf. II.2-2.4.2), méthode d'amplification, a permis de faciliter l'accès à ces molécules d'ADN ancien présent en de rares copies et d'accéder aux régions d'intérêt (Mullis *et al.* 1986). Mais la PCR ne peut amplifier que des fragments d'une longueur minimale et les différentes lésions de l'ADN ancien peuvent empêcher le processus normal d'amplification ou corrompre la lecture de la séquence (déamination de la cytosine par exemple) (Gilbert *et al.* 2003 ; Briggs *et al.* 2010 ; Brown et Brown 2011). Plus récemment, le séquençage nouvelle génération (ou NGS), permettant d'accéder à des millions de fragments de plus petite taille (jusque 30 paires de bases (pb)), a donné un nouveau souffle à la discipline (Krause 2010 ; Goldstein *et al.* 2013).

L'âge n'a pas d'impact direct sur la conservation de l'ADN, en revanche les paramètres environnementaux (Bollongino *et al.* 2008) et de stockage après exhumation (Pruvost *et al.* 2007) ont une influence majeure. Par exemple un individu conservé dans le permafrost présente un bien meilleur taux de conservation de son ADN, tel le cas exceptionnel d'Ötzi, l'homme des glaces (Rollo *et al.* 2006 ; Ermini *et al.* 2008 ; Keller *et al.* 2012). De façon générale, les échantillons les plus anciens qui ont été séquencés avec succès proviennent des régions froides, telle une espèce disparue du genre *Equus* datée entre 560 et 780 000 ans (Orlando *et al.* 2013) ou de grotte, tel l'homme de Denisova dans le sud de l'Altai (Krause *et al.* 2010b ; Reich *et al.* 2010).

1.4.2. La contamination

La contamination est le second problème majeur rencontré lors d'une analyse d'ADN ancien. De multiples sources de contamination existent et nécessitent une adaptation des processus d'analyse afin de les éviter, de la fouille archéologique jusqu'au laboratoire. L'ADN ancien étant très fragmenté et présent en de très faibles quantités, la moindre molécule d'ADN moderne contaminant, de très bonne qualité, entrant dans le processus d'analyse sera préférentiellement amplifiée par la *Taq* polymérase lors de la PCR (méthode très sensible). De fait, un grand nombre de précautions sont nécessaires pour éviter toute source de contamination (Cooper et Poinar 2000 ; Brown et Brown 2011), ou du moins les minimiser. Il est tout d'abord préférable d'utiliser des échantillons prélevés proprement dès la fouille plutôt que du matériel archéologique longtemps entreposé dans des lieux (musées...) propices aux contacts avec de l'ADN moderne (Pruvost *et al.* 2007). Ensuite différents procédés de décontamination (si besoin) ainsi que de protection, en termes de vêtements de manipulation et de localisation des salles d'analyses, sont essentiels pour établir l'authenticité des séquences

anciennes obtenues. Ceci est d'autant plus important pour l'analyse de vestiges humains où une contamination sera détectable moins aisément (Malmström *et al.* 2005 ; Bouwman *et al.* 2006 ; Sampietro *et al.* 2006). Le génotypage des personnes ayant manipulé les échantillons, sur le terrain ou lors des analyses, est également nécessaire afin de pister toute éventuelle contamination.

Il existe également un problème de contamination de l'ensemble des réactifs et produits utilisés (amorces, colonnes, tubes, buffers, dNTPs... ; Schmidt *et al.* 1995 ; Eshleman et Smith 2001 ; Leonard *et al.* 2007 ; Deguilloux *et al.* 2011) qui demande une attention importante pendant les analyses et une méfiance envers certaines répétitions de mutations suspectes dans les séquences obtenues pour différents vestiges.

Les précautions prises tout au long de ce travail et les critères d'authentification des séquences obtenues sont expliqués au fur et à mesure des paragraphes suivants.

2. Analyses de l'ADN ancien

Nous présentons ici les différentes étapes dans l'ordre pour procéder à l'extraction puis à l'amplification des régions d'intérêt des différents échantillons étudiés. Afin d'éviter répétitions et lourdeurs, de nombreux renvois sont faits aux annexes où se trouvent les *Supplemental Information* des articles présents dans ce manuscrit et où tous les renseignements sont déjà disponibles.

Les méthodes appliquées ici n'ont pas fait l'objet de développement de protocoles spécifiques à nos échantillons, excepté la mise en place de design spécifiques pour l'analyse des SNPs (cf. II.2-2.4.1). Ces multiplex ont été développés par la plateforme de paléogénétique de PACEA et ont été appliqués à nos échantillons.

2.1. Prélèvements

Afin d'optimiser les conditions de prélèvement et de limiter les risques de contamination, un certain nombre de points ont été respectés lors de l'acquisition des échantillons. De façon générale les dents en place sur la mandibule ont été privilégiées. Selon leur disponibilité, ont été prélevés dans l'ordre de préférence les dents en place sur l'os maxillaire, puis les dents isolées ou les petits os entiers. Les os sont généralement évités dans la mesure du possible en raison de la porosité du tissu qui limite la conservation de l'ADN, favorise la contamination et limite la qualité de l'étape de décontamination. Les fragments d'os sont d'autant plus déconseillés qu'ils présentent plus de faces poreuses. Au contraire, les différents tissus dentaires, beaucoup plus denses que l'os permettent une meilleure conservation de l'ADN et protègent mieux de la contamination (Pilli *et al.* 2013).

Le prélèvement propre a ensuite consisté en plusieurs points : un nombre minimal de personne a procédé au prélèvement, une seule si possible. L'échantillon à prélever devait

rester le moins de temps possible à l'air libre. La personne en charge du prélèvement a au minimum porté un masque et des gants, ainsi qu'une charlotte et une blouse si possible. Les gants ont été changés entre chaque prélèvement. Un matériel de prélèvement à usage unique a également été utilisé, ou des outils décontaminés à l'eau de javel. L'échantillon ainsi prélevé a enfin été placé dans un sachet Minigrip® stérile, puis stocké au réfrigérateur ou au congélateur. Toutes les analyses ultérieures à l'exception du séquençage et du typage des SNPs ont été réalisées au sein de la Plateforme de paléogénétique l'UMR PACEA.

2.2. Fonctionnement de la Plateforme de paléogénétique

La salle blanche de la Plateforme de paléogénétique du laboratoire PACEA est un lieu exclusivement dédié à l'analyse de l'ADN ancien. Elle possède un système de surpression permanente et d'UV décontaminants lorsqu'elle n'est pas occupée. Tout ce qui y entre est systématiquement soumis à un double nettoyage à l'eau de javel (Kemp et Smith 2005) dans un sas transitoire. Ce sas permet de s'équiper des vêtements protecteurs : combinaison, masque et charlotte jetables, gants stériles. Il distribue trois pièces, chacune dédiée à une activité précise : l'une est réservée au broyage et aux extractions, dans la deuxième sont préparés les mix pour les différentes réactions et la troisième sert au mélange entre mix réactionnels et extrait d'ADN. L'ensemble des salles est nettoyé à l'eau de javel entre chaque utilisation.

Dans l'aile opposée du bâtiment se trouve la salle post-PCR et d'analyse du matériel génétique moderne. Les précautions nécessaires sont observées pour qu'il n'y ait pas de contacts de la salle post-PCR vers la salle blanche, afin d'éviter les risques de contamination par de l'ADN amplifié.

2.3. Préparation et extraction

2.3.1. Préparation des échantillons

Sous une hotte préalablement décontaminée aux rayons ultraviolets (UV), un processus d'élimination du sédiment sur la surface externe des échantillons qui ont fait l'objet d'un prélèvement propre a été effectué à l'aide d'un scalpel stérile à usage unique afin d'éliminer toutes les impuretés organiques (sédiment). Ils ont ensuite été exposés 20 minutes sur chaque face aux UV dans un crosslinker pour supprimer les dernières traces d'ADN exogène potentiel en surface.

Pour les échantillons non prélevés proprement, ils ont tout d'abord été grattés au scalpel comme précédemment. Les dents hermétiques ont ensuite été passées à l'eau de javel, puis rincées à l'eau stérile (5prime). Dans le cas de dents fissurées, cassées ou cariées, ou d'ossements, plus poreux, il est impossible d'utiliser l'eau de javel en raison du risque

d'imprégner l'intérieur du tissu. Tous les échantillons ont également été exposés aux UV 20 minutes sur chaque face pour terminer la décontamination. Ils ont ensuite été placés dans un sachet Minigrip® stérile double et stockés au réfrigérateur avant la phase d'extraction.

2.3.2. Extraction de l'ADN

2.3.2.1. *ADN ancien*

Dans une salle consacrée au broyage et aux extractions dans la salle blanche, chaque échantillon a été indépendamment broyé puis 150 à 250 mg de poudre ont été prélevés.

Le processus d'extraction a ensuite été appliqué : il consiste à suspendre les molécules d'ADN dans un tampon de lyse composé d'EDTA (0,5M), d'hydroxyde de sodium (pH=8), de N-Lauryl Sarcosyl (10%) et de Protéinase K (1mL dans 25mg). L'ensemble est incubé sous agitation à 55°C pendant une nuit.

Dans un troisième temps, le kit "NucleoSpin® Gel and PCR Clean Up" a été utilisé pour l'extraction de l'ADN pour la grande majorité des échantillons (cf. Annexe 1A). Quelques échantillons analysés avant la mise en place de ce travail de thèse ont été extraits selon le protocole "Phénol-Chloroforme" (cf. Annexe 1B). La phase finale de la manipulation, après concentration (centricon 30 Kda), fournit une solution d'environ 80 µL d'ADN en moyenne. C'est à partir de cette solution que les amplifications sont ensuite effectuées.

Tous les individus ont été extraits entre deux et cinq fois, la plupart du temps sur deux ou trois échantillons différents. Un nombre de 355 extractions a été effectué au total.

2.3.2.2. *ADN moderne*

Que ce soit dans le cadre d'un prélèvement propre ou rétrospectivement sur une ancienne fouille, toute personne ayant participé à la fouille et/ou au prélèvement des échantillons, puis à leur manipulation, a elle-même été typée dans la mesure du possible. Cette précaution est prise afin de tracer toute éventuelle contamination et de confirmer l'authenticité des séquences anciennes. Des kits de prélèvement ont été envoyés aux personnes concernées, et leur anonymat a été conservé. Les données sont disponibles pour les sites d'Obernai (cf. Annexe 2), de Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (cf. III.2-2), de Gurgy "les Noisats" (cf. Annexe 3) et de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (cf. III.4-2). Seul le site de Germignac "Le Bois du Bourg" n'a pas pu faire l'objet de cette analyse, la découverte étant trop ancienne et la traçabilité des manipulateurs impossible à mettre en place.

Toutes les personnes ayant participé aux analyses en laboratoire ont également été typées, tout au long des années d'étude des sites (2009-2015), même avant le début de ce travail de thèse.

L'analyse consiste en un prélèvement de salive à l'aide d'une brosse, puis d'une extraction selon le protocole *DNeasy® Blood and Tissue Kit* (Qiagen). La séquence HVR-I a été amplifiée puis séquencée (cf. Annexe 1C). Dans le cas d'une séquence HVR-I ambiguë, les SNPs mitochondriaux ont également été analysés. Tous les donneurs ont consenti à un prélèvement de façon éclairée, et leurs données sont uniquement utilisées à des fins de comparaisons avec les séquences anciennes.

2.4. Analyses appliquées aux extraits d'ADN

2.4.1. Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs)

Les polymorphismes ponctuels de séquence, ou SNPs, correspondent à des positions du génome où un polymorphisme a été détecté pour les populations humaines. En construisant un design adapté, appelé multiplex, il est possible de cibler en un seul séquençage un grand nombre de SNPs situés au niveau de différents locus dans le génome. Le typage des SNPs est ensuite réalisé grâce à la méthode iPLEX™ Gold de Sequenom par spectrométrie de masse MALDI-TOF. La méthode étant rapide et plus sensible que pour une analyse classique de la région HVR-I par PCR-clonage, elle permet également d'avoir un état des lieux clair de l'état de conservation de l'ADN dans les échantillons analysés. La fiabilité de cette méthode sur de l'ADN ancien a été mise en évidence par Mendisco et collègues en 2011.

2.4.1.1. Principes du design des SNPs

La première étape est le design des amorces permettant le ciblage des SNPs que l'on veut étudier au sein d'un multiplex. L'analyse des SNPs se fait par spectrométrie de masse, il s'agit donc de définir des primers qui permettront l'amplification d'allèles dont les masses ne se chevaucheront pas sur le spectre final. Une limite située à 28 ou 30 SNPs s'est mise en place naturellement. Le logiciel utilisé pour le design est MassARRAY® assay design software (version 4.0)³.

En fonction des différentes problématiques qui se sont posées au fil des ans à la Plateforme de paléogénétique, plusieurs multiplex ont été élaborés. Ils répondent à différentes questions notamment d'ordre phylogéographique, et ciblent ainsi soit les principaux haplogroupes mondiaux, soit européens. Ils contiennent des SNPs présents à la fois dans l'ADN mitochondrial et dans le chromosome Y, pour couvrir le maximum de marqueurs possibles et vérifier la conservation de l'ADN mitochondrial et de l'ADN nucléaire (chez les

³ la mise en place de ce design s'est faite sous la supervision de Fanny Mendisco, alors en contrat post-doctoral au laboratoire PACEA.

hommes). En cas de conservation de l'ADN nucléaire, l'analyse des STRs devient alors envisageable.

2.4.1.2. Les multiplex M24 et M28

Un premier multiplex, mis en place par F. Mendisco avant le début de ce travail, cible 22 SNPs mitochondriaux et deux SNPs du chromosome Y. Il a été appelé M24 (Figure 29). Il regroupe les mutations caractéristiques des principaux haplogroupes mondiaux, permettant ainsi une vue générale des principaux haplogroupes mitochondriaux à l'échelle mondiale et un aperçu de la conservation de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y.

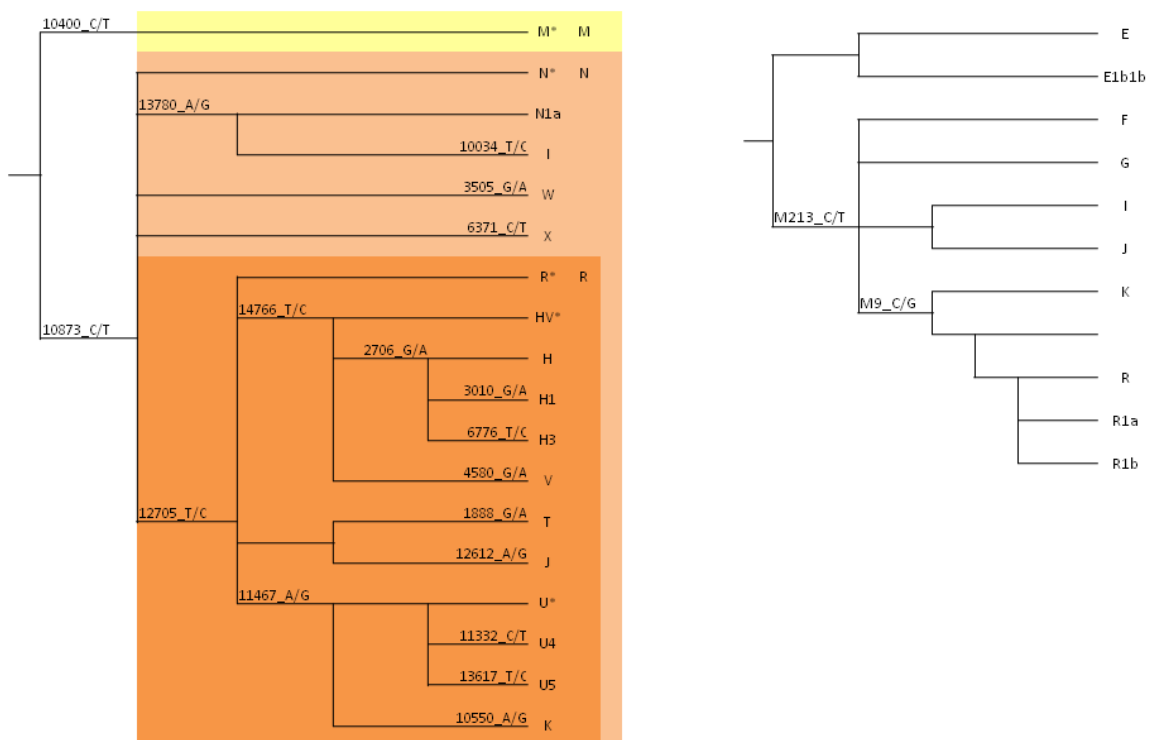


Figure 29. Schéma des SNPs utilisés dans le design M24 : 22 SNPs mitochondriaux (gauche) et deux SNPs du chromosome Y (droite)

Cependant, le multiplex M24 ne peut caractériser de façon très précise les (sous-)haplogroupes européens. De ce fait, d'après la littérature, nous avons souhaité cibler des SNPs permettant de caractériser des (sous-)haplogroupes plus spécifiquement européens et fréquemment retrouvés au Néolithique en Europe (H1, H3, N1a, U4, U5 et J1). Nous avons également intégré de nouveaux SNPs pour le chromosome Y permettant de préciser les haplogroupes paternels européens. Nous avons ainsi créé le multiplex M28 qui a été majoritairement utilisé pour nos données, dans la mesure où il répond mieux à nos questionnements (Figure 30).

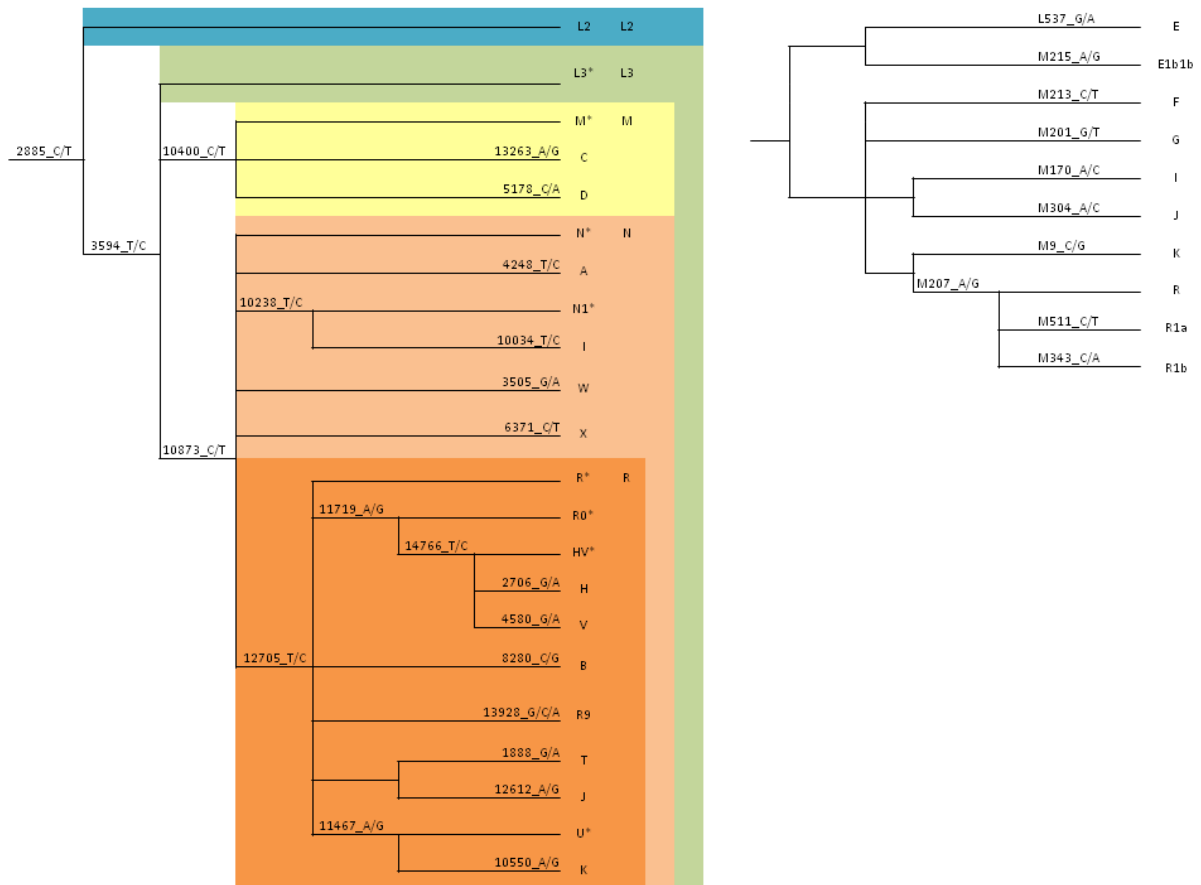


Figure 30. Schéma des SNPs utilisés dans le design M28 : 18 SNPs mitochondriaux (gauche) et dix SNPs du chromosome Y (droite)

L'ensemble des primers (d'amplification et de typage) utilisés pour les deux multiplex, M24 et M28, a été publié dans l'article présentant l'analyse phylogéographique du pool génétique de Gurgy "les Noisats" (cf. III.3 et Annexe 3).

2.4.1.3. Réaction *iPLEXTM Gold*

Les protocoles suivis sont ceux de *iPLEXTM Gold* technology (Sequenom Inc., San Diego, CA, USA). Le principe de la réaction est disponible dans la figure 31. Après une PCR et un traitement SAP pour neutraliser les nucléotides non incorporés, les sites sont étendus sur les primers sélectionnés lors du design. Le passage au spectromètre de masse permet ensuite la lecture des allèles en fonction de leur masse.

La première PCR a été effectuée en salle blanche au laboratoire PACEA. La suite de la réaction a ensuite été réalisée au sein de la Plateforme Génome Transcriptome du site de Pierroton (Centre de Génomique Fonctionnelle de Bordeaux), qui possède en effet le spectromètre de masse MALDI-TOF nécessaire à cette analyse.

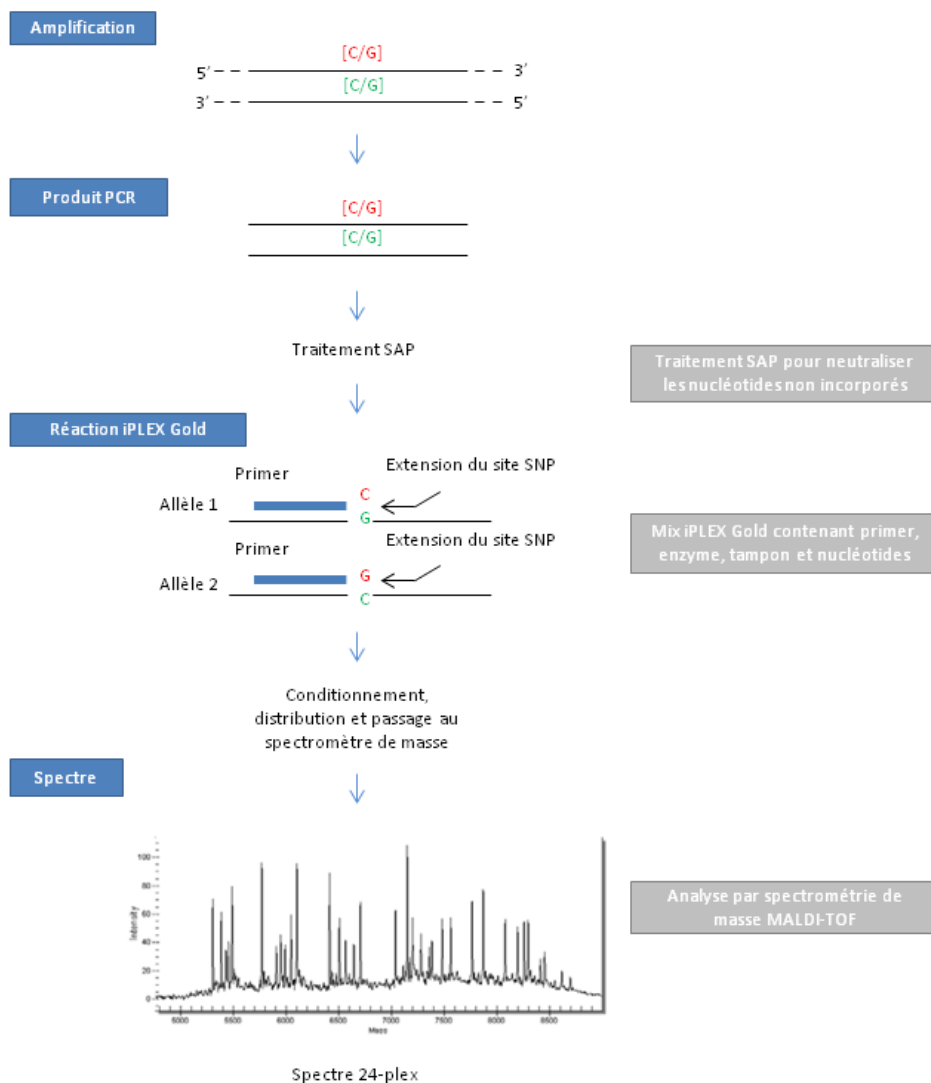


Figure 31. Réaction iPLEX Gold technology
(Sequenom Inc., San Diego, CA, USA)

2.4.2. Amplification de la région HVR-I par PCR

La PCR est une méthode d'amplification qui a permis de grandes avancées dans les années 1980 en biologie moléculaire (Mullis *et al.* 1986) et plus tard dans l'étude de l'ADN ancien (par ex. Haak *et al.* 2005). Elle peut amplifier et copier en plusieurs millions d'exemplaires une région ciblée du génome (en fonction des primers utilisés encadrant la région ciblée). Cette méthode a considérablement développé les possibilités d'analyse de l'ADN ancien et donc rare.

La région de contrôle HVR-I de l'ADN mitochondrial a été ciblée lors de nos amplifications par PCR car (i) elle présente un fort polymorphisme qui permet une bonne caractérisation des haplotypes et (ii) les bases de données la concernant sont complètes (<http://www.phylotree.org>). Il s'agit de la séquence présentant les bases de données les plus documentées pour les groupes anciens. Quatre fragments chevauchants ont été amplifiés,

HVR-Iaa : L15989 / H16158 (130 pb), HVR-Ibb : L16112 / H16258 (107 pb), HVR-Icc : L16190 / H16322 (93 pb), et HVR-Idd : L16268 / H16420 (113 pb) (Kalmár *et al.* 2000 ; Gabriel *et al.* 2001 ; Adachi *et al.* 2009). Ils permettent de reconstituer 392 bp de la région, entre les positions 16 009 et 16 400. 40 cycles ont été appliqués pour chaque PCR.

2.4.3. Séquençage

Chaque amplification PCR a été vérifiée par électrophorèse sur gel d'agarose. N'ayant pas de séquenceur à notre disposition au laboratoire PACEA, les produits PCR ont été envoyés à Grenoble à Beckman Coulter Genomics, où ils ont été séquencés avec les techniques Sanger.

2.5. Critères d'authentification

Les étapes décrites précédemment pour éviter ou repérer la contamination font partie des critères d'authentification de l'ADN ancien énoncés pour la première fois par A. Cooper et H. Poinar (2000). De nombreux auteurs ont proposé des protocoles visant à éviter la contamination des échantillons anciens (Cooper et Poinar 2000 ; Malmström *et al.* 2005 ; Yang et Watt 2005 ; Pilli *et al.* 2013). Au-delà d'un certain nombre de précautions de base (prélèvement propre, utilisation d'eau de javel et d'UV, salles d'analyses pré- et post-PCR séparées, génotypage des manipulateurs...), l'authenticité des résultats est laissée à l'appréciation des auteurs au regard des conditions dans lesquelles ont été effectuées les analyses (Gilbert *et al.* 2005).

En ce qui concerne nos analyses, l'authenticité des résultats se base sur plusieurs arguments. Les haplotypes obtenus par PCR et retenus sont toujours cohérents avec les haplogroupes définis par l'analyse de SNPs. Les différents fragments HVR-I ont été difficiles à obtenir, certains nécessitant un nombre très important de réplifications pour obtenir une séquence consensus, démontrant le caractère dégradé de l'ADN étudié. Ces réplifications ont permis de conforter chaque mutation enregistrée ensuite comme endogène (conservée au niveau de la séquence consensus). Des déaminations ont été régulièrement détectées et ont confirmé l'état dégradé de l'ADN ancien (Gilbert *et al.* 2003). Des témoins PCR ont été systématiquement intégrés pour repérer d'éventuelles sources de contamination, par exemple des primers (Deguilloux *et al.* 2011). La diversité génétique caractérisée pour les groupes anciens étudiés et la rareté des séquences, tels que les fameux N1a (Haak *et al.* 2005 ; Haak *et al.* 2010), vont également dans le sens de séquences authentiques et cohérentes avec les pools génétiques des groupes néolithiques connus à ce jour. Enfin, le typage systématique des fouilleurs et manipulateurs pour l'ensemble des sites (excepté pour Germignac) et la confrontation de ces séquences avec les séquences anciennes obtenues nous ont permis d'écarter toute possibilité de contamination exogène.

3. Analyse des données

3.1. Outils

Différents logiciels sont utilisés pour traiter les données depuis les fichiers reçus par Beckman Coulter Genomics jusqu'à l'exploitation à proprement parler des séquences.

3.1.1. Mise en forme des séquences ADN

Les séquences arrivent sous forme de fichiers FASTA, lisibles sous des logiciels spécialisés comme BioEdit (version 7.2.5 ; Hall 1999). Les séquences peuvent ainsi être alignées sur la séquence de référence rCRS afin de caractériser les mutations de chaque individu. Une fois que le nombre de réplifications est suffisant (à la fois sur différents extraits d'un même échantillon mais aussi entre extraits de différents échantillons) pour établir une séquence consensus avec certitude sur l'ensemble des fragments, les mutations sont recensées et haplotype et haplogroupe sont ainsi établis.

3.1.2. Etablissement des haplotypes et regroupements

Comme nous l'avons exposé précédemment (cf. II.2-1.3), en suivant les différentes ramifications des arbres phylogénétiques, les mutations retrouvées lors de l'étape précédente mènent à la définition de l'haplogroupe et de l'haplotype grâce à la base de donnée Phylotree pour l'ADN mitochondrial.

Les séquences obtenues nécessitent d'être traitées par groupes, définis préalablement par site, zone géographique, période chronologique... Le logiciel DnaSP (version 5.10.01) a été utilisé pour cela (Librado et Rozas 2009), ainsi que l'outil en ligne FABOX sur le site <http://users-birc.au.dk/biopv/php/fabox/> (Villesen 2007).

3.2. Matériel de comparaison

3.2.1. Base de donnée de comparaison : ADN ancien

Afin de pouvoir comparer les données paléogénétiques des sites étudiés, il a été nécessaire de rassembler l'ensemble des données disponibles et comparables, soit toutes les séquences antérieures et contemporaines au Néolithique. L'objectif est de pouvoir retracer les liens entre les groupes et ainsi de mieux comprendre la constitution des pools génétiques étudiés et leur histoire démographique.

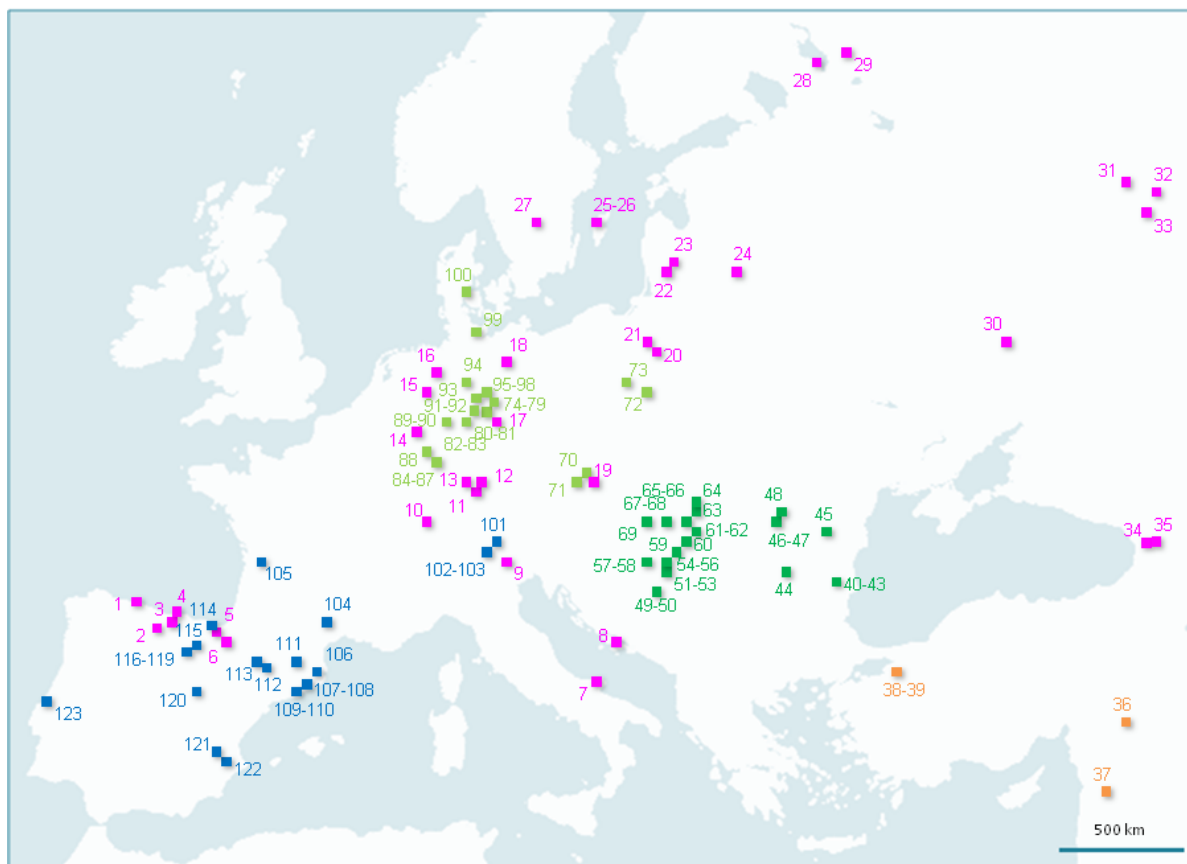


Figure 32. Sites ayant livré du matériel paléogénétique mitochondrial du Paléolithique au Néolithique final

Chasseurs-cueilleurs, N=94 (rose) : 1. La Braña (Esp.), 2. La Pasiega (Esp.), 3. La Chora (Esp.), 4. El Miron (Esp.), 5. Erralla (Esp.), 6. Aizpea (Esp.), 7. Paglicci (It.), 8. Vila Spila (Cro.), 9. Villabruna (It.), 10. Bichon (CH), 11. Hohler Fels (All.), 12. Hohlenstein (All.), 13. Falkensteiner (All.), 14. Reuland-Loeschbour (Lux.), 15. Oberkassel (All.), 16. Blätterhöhle (All.), 17. Bad Durrenberg (All.), 18. Ostorf (All.), 19. Dolni Vestonice (Rep. tch.), 20. Drestwo (Pol.), 21. Dudka (Pol.), 22. Spiginas (Lith.), 23. Donkalis (Lith.), 24. Kretuonas (Lith.), 25. Gotland (Suède), 26. Stora Forvär (Suède), 27. Motala (Suède), 28. Uznyi Oleni Ostrov (Rus.), 29. Popovo (Rus.), 30. Kostenki (Rus.), 31. Chekalino (Rus.), 32. Lebyazhinka (Rus.), 33. Samara (Rus.), 34. Satsurlia (Geor.), 35. Kotias (Geor.). **Anatolie / Proche-Orient, N=41** (orange) : 36. Tell Halula (Syr.), 37. Tell Ramad (Syr.), 38. Barcin (Tur.), 39. Menteşe (Tur.). **Transdanubie, N=155** (vert foncé) : 40. Varasti (Roum.), 41. Curatesti (Roum.), 42. Sultana-Valea (Roum.), 43. Sultana-Malu (Roum.), 44. Cârcea (Roum.), 45. Negrilesti (Roum.), 46. Gura Baciului (Roum.), 47. Decea Muresului (Roum.), 48. Iclod (Roum.), 49. Vinkovci (Cro.), 50. Vukovar (Cro.), 51. Alsónyék (Hong.), 52. Lánycsók (Hong.), 53. Szemely (Hong.), 54. Bölske (Hong.), 55. Harta (Hong.), 56. Tolna (Hong.), 57. Balatonszárszó (Hong.), 58. Balatonszemes (Hong.), 59. Szarvas (Hong.), 60. Ecsegfalva (Hong.), 61. Berettyóújfalu (Hong.), 62. Debrecen (Hong.), 63. Polgár (Hong.), 64. Garadna (Hong.), 65. Tiszaszölös (Hong.), 66. Kompolt (Hong.), 67. Kóny (Hong.), 68. Apc-Berekalja (Hong.), 69. Budakeszi (Hong.). **Europe centrale, N=394** (vert clair) : 70. Vedrovice (Rep. tch.), 71. Asparn Scheltz (Aut.), 72. Konary (Pol.), 73. Oslonki (Pol.), 74. Esperstedt (All.), 75. Seehausen (All.), 76. Salzmünde (All.), 77. Halle-Queis (All.), 78. Rothenschirmbach (All.), 79. Alberstedt (All.), 80. Karsdorf (All.), 81. Eulau (All.), 82. Naumburg (All.), 83. Kromsdorf (All.), 84. Schwetzingen (All.), 85. Vaihingen en der Enz (All.), 86. Stuttgart-Mülhausen (All.), 87. Bruschal Aue (All.), 88. Flomborn (All.), 89. Calden (All.), 90. Odagsen (All.), 91. Halberstadt (All.), 92. Quedlinburg (All.), 93. Derenburg (All.), 94. Wittmar (All.), 95. Oberwiederstedt (All.), 96. Eilsleben (All.), 97. Osterwieck (All.), 98. Benzigerode (All.), 99. Panker (All.), 100. Damsbo (Dan.). **Europe du sud, N=156** (bleu) : 101. Otzi (It.), 102. Mezzocorona (It.), 103. Borgo Nuovo (It.), 104. Les Treilles (Fr.), 105. Prissé (Fr.), 106. Avellaner (Esp.), 107. Sant Pau del Camp (Esp.), 108. Granollers (Esp.), 109. Can Sadurni (Esp.), 110. Cova Bonica (Esp.), 111. Segudet (And.), 112. Els Trocs (Esp.), 113. Chaves (Esp.), 114. Marizulo (Esp.), 115. Paternanbidea (Esp.), 116. Los Cascajos (Esp.), 117. Fuente Hoz (Esp.), 118. Atapuerca (Esp.), 119. El Mirador (Esp.), 120. La Mina (Esp.), 121. Cova del'Or (Esp.), 122. Cova de la Sarsa (Esp.), 123. Almonda Cave (Port.) (références disponibles dans l'Annexe 1D).

L'ADN mitochondrial est au cœur de notre travail, c'est donc sur les données mitochondriales anciennes que notre attention s'est portée en particulier. Il s'avère de plus que c'est la base de données la plus conséquente pour les séquences anciennes. Nous avons choisi d'utiliser toutes les séquences disponibles depuis l'arrivée de l'homme moderne en Europe jusqu'à la fin du Néolithique (Figure 32 et Annexe 1D). Un total de 755 séquences HVR-I (et de 840 haplogroupes) a pu être compilé, du Paléolithique supérieur à la fin du Néolithique et de la Syrie à l'Espagne. Dans cette base de données, des sélections ont ensuite été effectuées en fonction des questionnements, précisés pour chaque étude.

3.2.2. Base de donnée de comparaison : ADN moderne

Les séquences mitochondriales actuelles apportent également des informations sur les relations entre les groupes anciens et les groupes actuels. La comparaison entre pools génétiques anciens et modernes permet de discuter de la continuité génétique, là où des indices d'affinités avec des groupes modernes peuvent suggérer de potentielles origines.

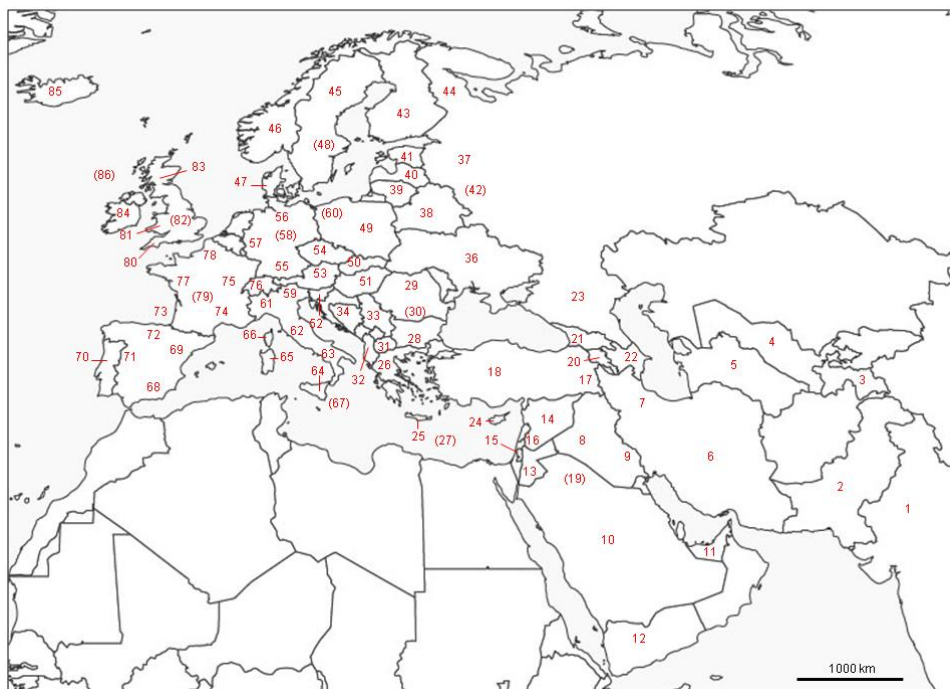


Figure 33. Populations modernes utilisées

1. Indiens, 2. Pakistanais, 3. Tadjiks, 4. Ouzbeks, 5. Turkmènes, 6. Iraniens, 7. Iraniens - Nord, 8. Irakiens, 9. Irakiens - Est, 10. Saoudiens, 11. Dubaïotes, 12. Yéménites, 13. Jordaniens, 14. Syriens, 15. Palestiniens, 16. Druzes, 17. Kurdes, 18. Turcs, (19). Moyen Orient, 20. Arméniens, 21. Géorgiens, 22. Azerbaïdjanais, 23. Russes caucasiens, 24. Chypriotes, 25. Crétois, 26. Grecs, (27). Méditerranée - Est, 28. Bulgares, 29. Roumains, (30). Europe - Sud-est, 31. Macédoniens, 32. Albanais, 33. Serbes, 34. Bosniaques, 35. Croates, 36. Russes, 37. Biélorusses, 38. Lithuaniens, 39. Lettons, 40. Estoniens, (42). Europe - Nord-est, 43. Finlandais, 44. Samis, 45. Suédois, 46. Norvégiens, 47. Danois, (48). Scandinavie, 49. Polonais, 50. Slovaques, 51. Hongrois, 52. Slovènes, 53. Autrichiens, 54. Tchèques, 55. Allemands - Sud, 56. Allemands - Nord, 57. Allemands - Ouest, (58). Allemands, 59. Tyroliens, (60). Europe - Centre Nord, 61. Italiens - Nord, 62. Italiens - Centre, 63. Italiens - Sud, 64. Siciliens, 65. Sardes, 66. Corses, (67). Méditerranée - Centre, 68. Espagnols - Sud, 69. Espagnols - Est, 70. Portugais, 71. Espagnols - Ouest, 72. Espagnols - Nord, 73. Basques, 74. Français - Sud, 75. Français - Est, 76. Suisses, 77. Français - Ouest, 78. Français - Nord, (79). Français, 80. Corniques, 81. Gallois, (82). Anglais, 83. Ecossois, 84. Irlandais, 85. Islandais, (86). Europe - Nord-ouest (références disponibles dans l'Annexe 3).

Nous avons choisi de travailler sur les zones géographiques de l'Europe et du Proche et Moyen-Orient. Nous avons également rassemblé des données situées plus en Asie centrale. Les zones géographiques concernées représentent les régions marquées par l'histoire de la Néolithisation en Europe, prenant naissance au Proche-Orient et se diffusant jusqu'à l'Ouest de l'Europe. Un total de 24 346 séquences a été réuni pour 84 populations ou sous-populations (Figure 33). La liste complète est disponible en annexe (Annexe 3).

La répartition des données n'est pas totalement homogène sur l'ensemble des régions étudiées. Certaines zones géographiques sont beaucoup mieux documentées que d'autres. Par exemple, l'Ukraine ne réunit en tout et pour tout que 18 séquences (Malyarchuk et Derenko 2001) alors que l'Ecosse en rassemble 1 339 (Helgason *et al.* 2001).

3.3. Analyses statistiques

De manière générale, nous avons considéré comme effectif minimal de quinze séquences pour permettre des analyses statistiques à l'échelle populationnelle. Ci-dessous sont listées les *summary statistics* utilisées dans notre travail (Tableau 2) et nous allons préciser plusieurs analyses que nous avons effectuées.

Code	Description	Référence
K	Nombre moyen d'allèles	
H	Diversité génétique de Nei	Nei, 1987
S	Nombre de sites polymorphes	
D	Distance génétique standard de Nei	Nei, 1987
π	Diversité nucléotidique	Tajima, 1983, 1993
Fst	Distance génétique	Wright, 1951
PI	Nombre moyen de différences entre paires de populations	

Tableau 2. *Summary statistics* mesurés par le logiciel Arlsumstat (version 3.5.1.3.)

3.3.1. Description génétique

Nous avons mesuré les fréquences d'haplogroupes pour une première description de la diversité génétique de nos populations et la réalisation d'ACP. Les deux mesures de diversité utilisées sont la diversité génétique de Nei (H), qui évalue la probabilité que deux allèles tirés au hasard dans une population soient différents l'un de l'autre, et la diversité nucléotidique (π), qui évalue la probabilité que deux nucléotides tirés au hasard à une même position dans un ensemble de séquences soient différents l'une de l'autre. Ces paramètres permettent d'analyser la diversité intra-populationnelle, ainsi que le nombre d'haplogroupes et d'haplotypes différents au sein de la population. Plusieurs logiciels ont été utilisés : d'une part Arlequin (version 3.5.1.3 ; Excoffier *et al.* 2005 ; Excoffier et Lischer 2010) et d'autre part une version

spécifique d'Arlequin, Arlsumstat, applicable sur un système d'exploitation Linux (version 3.5.1.3 ; Excoffier et Lischer 2010).

3.3.2. Mesures génétiques

Les distances génétiques permettent quant à elles de quantifier les relations génétiques entre populations ou entre molécules. Deux distances génétiques sont majoritairement utilisées, la distance génétique standard de Nei (D ; Nei 1987) et le *Fst* (Wright 1950). Tous deux varient de 0 (populations identiques) à 1 (populations qui ne partagent aucun allèle). Le *Fst* est celui que nous avons utilisé de façon générale pour l'ensemble de nos comparaisons et analyses. Nous avons également utilisé Arlequin (version 3.5.1.3 ; Excoffier *et al.* 2005 ; Excoffier et Lischer 2010) et Arlsumstat (version 3.5.1.3 ; Excoffier et Lischer 2010), le logiciel R (version 3.1.1., Pumpkin Helmet) dont certains packages permettent des calculs statistiques (R Development Core Team 2012).

3.3.3. Représentations graphiques des affinités génétiques

Afin de représenter les affinités des groupes en fonction des fréquences d'haplogroupes, nous avons utilisé les ACP qui permettent de figurer un grand nombre de données en utilisant la variance sur des axes indépendants en deux dimensions. Pour les distances génétiques nous avons utilisé les *Multidimensional Scaling* (MDS) qui permettent de représenter un grand nombre de données en conservant les distances entre elles. Ces différentes représentations ont été effectuées avec le logiciel R (version 3.1.1., Pumpkin Helmet, R Development Core Team 2012) avec notamment le package FactoMineR (Lê *et al.* 2008).

L'une des autres représentations utilisées est le network par la méthode du Median-Joining (Bandelt *et al.* 1995 ; Bandelt *et al.* 1999). Cette figuration phylogénétique permet de représenter les liens entre haplotypes (séquences HVR-I dans notre cas) via la reconstitution des évènements d'accumulation des mutations expliquant la diversité des séquences observées. Ainsi les liens phylogénétiques sont immédiatement visibles entre les différents groupes ou individus représentés (Figure 34). C'est une façon efficace de figurer les liens de manière individuelle entre les individus, notamment lorsque leur nombre pour un seul site est trop faible pour permettre des analyses d'ordre populationnel.

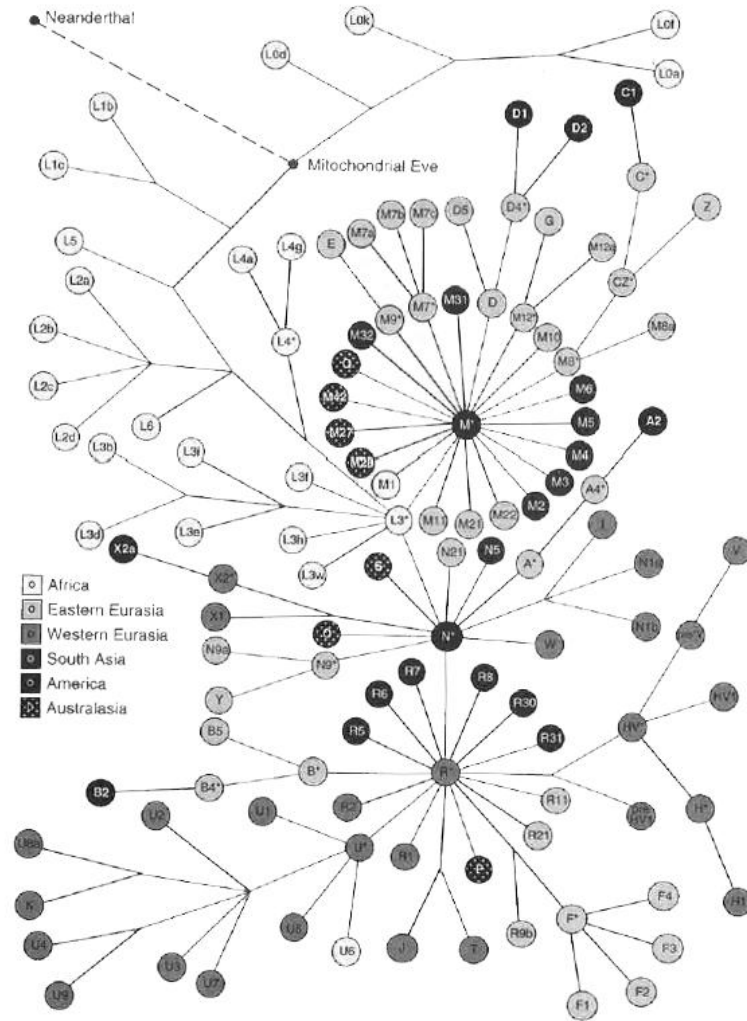


Figure 34. Network des haplogroupes mitochondriaux
(Brown et Brown 2011)

3.3.4. Tests exact de différenciation

Le test exact de différenciation proposé par M. Raymond et F. Rousset en 1995 et basé sur les fréquences d'haplotypes a été utilisé pour tester l'existence d'une différence statistiquement significative entre les groupes. L'hypothèse 0 est qu'il n'y a pas de différenciation entre les populations. Le seuil de confiance du test est fixé à 95% : quand $p \leq 0,05$, l'hypothèse 0 est rejetée.

4. Système d'Information Géographique : outil pour une analyse spatiale des données

Un Système d'Information Géographique, ou SIG, a été appliqué sur le site de Gurgy "Les Noisats" en collaboration avec Mélie Le Roy, doctorante puis docteur au laboratoire PACEA.⁴

Il s'agit d'un système d'analyse qui cherche d'un point de vue spatial les relations existantes entre différents faits géoréférencés. Le principe est simple et s'applique à différentes échelles. En ce qui nous concerne il s'agit d'analyses à l'échelle intra-site : chaque structure (sépulture) est spatialement référencée avec l'ensemble des caractéristiques qui lui sont attribuées, en l'occurrence les données archéologiques et anthropologiques. Il est ensuite possible de croiser toutes ces informations et de chercher si une organisation spatiale se dégage et en fonction de quels paramètres (Zaninetti 2005). Il faut souligner que cette application spécifique à l'échelle du site funéraire reste rare (Lacombe *et al.* 2014). De plus amples détails méthodologiques sont disponibles dans l'article correspondant (cf. III.3-4). Étant donnée la quantité importante de structures et de paramètres associés, le SIG s'est avéré le meilleur moyen pour avoir une vue d'ensemble des données archéologiques, anthropologiques et paléogénétiques et tester l'existence de regroupements statistiquement fiables.

5. Modélisations par coalescence

L'ensemble de l'approche liée à la modélisation a été initié à Londres au laboratoire *Genetics, Evolution and Environment (GEE)* à *University College London (UCL)*, avec l'équipe du Professeur M. G. Thomas, et en particulier avec P. Gerbault, post-doctorante.⁵

La théorie de la coalescence est une approche mathématique qui propose une reconstitution de la généalogie d'un nombre de copies d'un même haplotype (Kingman 1982 ; Jobling *et al.* 2004 ; Wakeley 2009). Cet ensemble de relations ancestrales est appelé généalogie de gènes. En remontant dans le temps, un haplotype ancestral commun va être trouvé pour deux haplotypes contemporains. Le terme de coalescence désigne la fusion de deux haplotypes dans le passé au niveau d'un ancêtre commun. En remontant dans le temps, nous allons retrouver les points de fusion des haplotypes jusqu'à l'ancêtre commun le plus récent de toute la population.

Cette méthode permet de s'affranchir des biais d'échantillonnage en ne considérant que les haplotypes échantillonnés, sans besoin d'avoir l'ensemble des haplotypes présents dans la

⁴ Je ne me suis pas formée personnellement au SIG, mais c'est en collaboration avec Mélie Le Roy que nous avons analysé l'organisation du site de Gurgy.

⁵ Dans le but de comprendre l'ensemble de la démarche, j'ai personnellement passé trois mois sur place. J'ai appris à manipuler les logiciels et à mettre en place mes propres modélisations. La collaboration avec Pascale Gerbault est toujours en cours et permet de complexifier les modèles de façon plus approfondie.

population. La diversité génétique observable dans une population donnée dépend entièrement de la forme de la généalogie de gènes qui l'a formée ; ainsi, les effets que différents processus évolutifs ont sur la diversité génétique peuvent être considérés à travers leurs effets sur la généalogie de gènes.

Nous avons utilisé la théorie de coalescence pour tester différentes hypothèses. Le principe est simple : des généalogies de gènes sont simulées en plusieurs milliers de simulations à partir d'un modèle d'évolution de population, pouvant intégrer des migrations, des croissances démographiques ou d'autres paramètres influençant la généalogie. Les données obtenues sont ensuite comparées aux données observées : si elles sont significativement différentes, le modèle ne peut expliquer les données observées. De plus amples détails sont fournis dans l'article correspondant (cf. III.3-3).

Nous avons créé les modèles avec le logiciel *Fastsimcoal* (version 2.5.1 ; Excoffier et Foll 2011) et les simulations ont été exécutées avec le système *Legion High Performance Computing Facility* à *UCL* (*Legion@UCL*).

MÉTHODES MISES EN ŒUVRE

- Approche paléogénétique classique pour des études à l'échelle des groupes → typage des lignées mitochondriales (SNPs et séquence HVR-I) et du chromosome Y (SNPs)
- Création d'un multiplex SNPs ciblant 18 SNPs de l'ADN mitochondrial et 10 SNPs du chromosome Y et caractérisant les haplogroupes typiquement européens
- Compilation de deux bases de données de comparaison :
 - **ADN mitochondrial ancien** : 755 séquences HVR-I et 828 haplogroupes mitochondriaux, issus de 123 sites d'Europe et du Proche-Orient, datés du Paléolithique supérieur au Néolithique final
 - **ADN mitochondrial moderne** : 24 346 séquences HVR-I (et autant d'haplogroupes) issues de 84 populations d'Europe et du Proche-Orient
- Approche phylogéographique classique via le calcul des *summary statistics* basiques : diversité génétique, distance génétique, représentations graphiques type network, ACP, MDS
- Recherche de corrélations entre distribution spatiale des données biologiques/funéraires et lignées mitochondriales (site de Gurgy) par application d'un SIG
- Test de l'implication des groupes de fermiers et de chasseurs-cueilleurs dans la constitution du pool génétique de Gurgy via des modélisations par coalescence

METHODS

- Traditional paleogenetic approach for group scale studies → genotyping of mitochondrial lineages (SNPs and HVR-I sequence) and Y chromosome (SNPs)
- Creation of a SNPs multiplex targeting 18 SNPs of mitochondrial DNA and 10 SNPs of Y chromosome, as well as characterizing typical European haplogroups
- Compilation of two comparison databases:
 - **Ancient mitochondrial DNA**: 755 HVR-I sequences and 828 mitochondrial haplogroups from 123 sites from Europe and Near East dated from the Upper Paleolithic to Late Neolithic
 - **Current mitochondrial DNA**: 24 346 HVR-I sequences and an equal number of haplogroups from 84 populations from Europe and Near East
- Traditional phylogeographic analysis using basic *summary statistics*: genetic diversity, genetic distances, graphic representations including network, PCA, MDS
- Search for correlations between spatial distribution of biological/funerary data and mitochondrial lineages (Gurgy site) using a GIS approach
- Test the implication of farmer and hunter-gatherer groups in the formation of the Gurgy gene pool through coalescent simulations

Partie III. Analyse paléogénétique des sites

Chapitre 1. La nécropole d'Obernai - Premières données paléogénétiques pour les groupes Grossgartach, Planig-Friedberg et Roessen dans l'est de la France

1. Introduction et questionnements

Le site d'Obernai se situe dans le département du Bas-Rhin en Alsace, à quelques kilomètres au sud-ouest de Strasbourg (Figure 7). Entre avril et octobre 2013, un projet d'aménagement d'un Parc d'Activités Economiques Intercommunal a conduit à la réalisation d'une fouille préventive (sous la responsabilité de C. Féliu) effectuée par l'Institut National d'Archéologie Préventive (Inrap). Les vestiges archéologiques couvrent une large séquence chronologique du Paléolithique au haut Moyen Âge. Le site est encore à ce jour inédit mais le rapport de fouille étant en cours de publication, nous avons pu en extraire toutes les informations nécessaires à la compréhension de cet ensemble et à notre réflexion (Féliu *et al.* 2016).

L'aire qui nous intéresse concerne la nécropole Néolithique moyen, datée d'environ 5 000 à 4 400 cal. BC, et couvrant plusieurs cultures : Grossgartach, Planig-Friedberg et Roessen (cf. I.1-2.1). Des datations radiocarbone sont disponibles pour quatre individus, situant l'intervalle entre 4 766 et 4 456 cal. BC (cf. Annexe 2). La nécropole contient 29 sépultures avec 27 individus conservés dans des proportions variables (Figure 35). Parmi eux figurent douze adultes et quatorze individus immatures. Cinq femmes et un homme ont pu être identifiés, les autres adultes restant de sexe indéterminé. Ce sont surtout les céramiques

présentes dans les sépultures qui, quand cela a été possible, ont permis de rattacher les sépultures à une culture en particulier. Ainsi trois groupes chronologiques et spatiaux se distinguent : (i) un groupe de sept sépultures au sud, attribuées au Grossgartach, partie qui se trouve donc être la plus ancienne de la nécropole, (ii) un groupe de quatre sépultures au centre associées au Planig-Friedberg et (iii) un groupe dense de 17 sépultures plus au nord attribuées au Planig-Friedberg et/ou au Roessen. Aux marges septentrionales, à 160 mètres des sépultures, se trouve une dernière sépulture également attribuée au Planig-Friedberg ou au Roessen (Figure 35). Deux éléments sont néanmoins à prendre en compte : il est possible que la nécropole n'ait pas été fouillée exhaustivement et que la typologie du site, en flanc de coteau pour les deux groupes les plus au sud, ait participé à une forte érosion des vestiges. Ainsi il faut garder en mémoire que la vision actuelle du site puisse ne pas être complète.



Figure 35. Obernai (Bas-Rhin), plan de l'emprise de fouille et emplacement des sépultures néolithiques (rouge).
(Inrap)

En raison de l'érosion importante due aux labours, la profondeur des creusements ne dépasse pas 20 centimètres. La dimension des fosses est ajustée à la taille des corps, entre 1 et 1,85 mètre pour les sujets immatures, entre 1,85 et 2,30 mètres pour les individus adultes. Aucun aménagement interne n'est identifié, mais des indices de décomposition en espace vide et des effets de paroi permettent de proposer la présence de coffrages en bois ou de cercueils chevillés, ce qui correspond aux données connues pour le Néolithique moyen régional. La sépulture 1321 fait office d'exception avec des traces de creusements assimilables à des

fondations, laissant supposer une structure monumentale, parfaitement inédite dans le contexte du Néolithique moyen régional. Malheureusement sa localisation loin des autres sépultures et en marge de l'emprise de fouille ne permet pas de savoir s'il s'agit bien d'une sépulture isolée ou si elle fait partie d'un autre ensemble funéraire plus au nord. Tous les individus sont positionnés sur le dos, à l'exception de OB 4001 (Figure 36). Les membres inférieurs sont invariablement en extension, les membres supérieurs présentent des positions plus variables, conformément à ce que l'on observe dans le Néolithique moyen rhénan et dans la continuité de la tradition II de C. Jeunesse (1995a). L'orientation est majoritairement nord-ouest, avec deux exceptions dans le groupe Grossgartach orientées au sud-est, et une dans le groupe Planig-Friedberg - Roessen orientée à l'est. Du mobilier funéraire est présent dans 23 sépultures. On trouve de la céramique décorée (qui a permis les attributions culturelles des sépultures), de la céramique non décorée, de l'outillage lithique, des parures de différentes sortes (os, coquilles, calcaire, dentales, anneaux-disques ; Figure 37), un élément de matériel de mouture, des colorants et une baguette en bois de cerf.



Figure 36. Obernai (Bas-Rhin), sépulture OB 4001.
(Cl. Inrap)



Figure 37. Obernai (Bas-Rhin), sépulture OB 4022, avec anneaux-disques.
(Cl. Inrap)

Le potentiel important du site a été décelé dès le diagnostic et une analyse paléogénétique a pu être envisagée en amont de la fouille archéologique. H. Réveillas (Inrap puis Service d'Archéologie Préventive de Bordeaux Métropole, PACEA - UMR 5199), en charge de l'étude archéo-anthropologique, a pris contact avec notre laboratoire de paléogénétique afin de mettre en place une analyse adaptée. Le projet de l'étude paléogénétique des individus d'Obernai a donc été suffisamment anticipé par rapport à la fouille pour que les prélèvements soient réalisés avec toutes les précautions permettant de minimiser les contaminations et que les échantillons puissent être directement stockés au froid, permettant d'optimiser les taux de génotypage (cf. II.2-2). Sur l'ensemble des 27 squelettes, 23 ont pu être soumis à un prélèvement (Tableau 3). Les individus restants ont été dégagés pendant le diagnostic et n'ont pas été étudiés avec les autres (OB 9996, OB 9997, OB 9998). Un dernier individu n'a pas été fouillé selon le protocole de fouille propre et n'a donc pas permis d'étude (OB 4699).

Individu	Sexe	Âge	Échantillons prélevés	Culture
1321		15-19	M3supG	Planig-Friedberg / Roessen
4001	I	>40	CinfD ; P1infD	Planig-Friedberg / Roessen
4008	F	>30	M2infG	Planig-Friedberg
4009	I	>15	frgt os long	Roessen
4010		5-14	m (couronne complète)	Roessen
4015	F	20-29	M2infD	Planig-Friedberg
4016		15-19	P2infD	Planig-Friedberg / Roessen
4017	F	>30	I1infG ; I2infD	Planig-Friedberg / Roessen
4018		5-14	phalange intermédiaire main	Planig-Friedberg / Roessen
4022	F	20-49	M1infG	Roessen
4028		1-4	I1supD	Planig-Friedberg
4035		1-9	m1supD	Planig-Friedberg / Roessen
4088	I	>20	M2infG	Planig-Friedberg / Roessen
4089	I	>15	M1infD	Planig-Friedberg / Roessen
4090	I	20-29	M1infG	Planig-Friedberg / Roessen
4106		0-4	m1infG ; M1infG (couronne complète)	Roessen
4663	I	>15	phalange distale main	Planig-Friedberg
4664	I	15-24	M2infG	Planig-Friedberg
4698		0-4	m2infG	Grossgartach
4719	I	>15	frgt crâne	Néolithique moyen
4730	I	20-49	M2infG	Néolithique moyen
4756	M	30-59	phalange intermédiaire main	Grossgartach
4801	I	>20	MTT3D	Grossgartach

Tableau 3. Caractéristiques biologiques, échantillons prélevés et culture associée des individus d'Obernai

Le site d'Obernai se positionne ainsi de façon intéressante dans le paysage des études paléogénétiques menées actuellement en Europe, sur deux aspects majeurs. D'une part, sa

position géographique est stratégique entre l'Europe centrale et la France. Elle permet de documenter l'évolution des pools génétiques des fermiers associés à l'expansion du courant danubien dans les régions plus à l'ouest que celles documentées génétiquement pour l'instant. D'autre part, la chronologie et l'organisation interne du site permettent un questionnement sur les liens génétiques entre les individus des différentes zones identifiées mais aussi entre les groupes ayant successivement utilisé cette nécropole.

Les communautés de fermiers d'Europe centrale et d'Allemagne en particulier commencent à être bien documentées au niveau des données mitochondriales pour le Néolithique ancien et moyen, soit les périodes contemporaines du site d'Obernai (cf. I.2-2.1.2). La région à l'ouest du Rhin se situant dans la zone d'influence directe du Rubané, puis en interaction avec les cultures du Néolithique moyen, Obernai se trouve particulièrement bien placé pour apporter les données outre-Rhin manquant à ce tableau. De plus, les données disponibles sont particulièrement concentrées plus à l'est en Allemagne, et seules quelques séquences caractérisent les populations de l'ouest du pays. Il s'agit de séquences provenant des sites de Flomborn, Schwetzingen, Vaihingen an der Enz et Stuttgart-Mülhausen plus au nord-est, tous datés du Rubané (Haak *et al.* 2005 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015). Ainsi le site d'Obernai représente un apport potentiel conséquent de nouvelles données paléogénétiques, en continuité chronologique et culturelle directe avec celles disponibles pour les régions outre-Rhin. Il sera même possible de voir s'il existe un lien avec l'individu mésolithique de Loschbourg-Reuland au Luxembourg, dont les données génétiques sont disponibles et qui présente une proximité géographique intéressante (Delsate *et al.* 2009 ; Lazaridis *et al.* 2014). Ainsi l'hypothèse de C. Jeunesse au sujet de l'acculturation mésolithique dès le Néolithique ancien pourra être testée (Jeunesse 1995a).

La chronologie interne du site va dans un deuxième temps permettre de discuter d'un point de vue diachronique l'évolution génétique d'une population sur un même territoire. Le fait que les trois principales zones de la nécropole appartiennent à trois cultures se succédant permet une claire répartition des individus dans trois groupes chronologiquement différents et permettra ainsi d'affiner l'analyse de la structuration spatiale du site en fonction des données génétiques. Des questions de continuité ou de discontinuité entre les groupes pourront être abordées, et déboucher sur des discussions complémentaires aux données archéologiques. Il faut également noter que cet ensemble funéraire est exceptionnel en ce qu'il rassemble des sépultures de trois périodes, dont deux pour lesquelles les connaissances sont encore partielles dans la région : le Planig-Friedberg et le Roessen. L'étude biologique a été menée en amont et est disponible dans le rapport (Féliu *et al.* 2016). Les données individuelles sont quant à elles dans la table SIxx de l'article. Il s'agit donc d'un terrain d'étude idéal pour aborder toutes ces questions de relations intra-site. Les liens de parenté vont également être questionnés puisqu'ils peuvent, eux aussi, permettre de révéler une structuration de l'espace selon certaines affinités familiales. La mise en commun de l'ensemble de ces données permettra d'avoir une vision du site avec un point de vue biologique tout à fait complémentaire aux données archéologiques.

2. Article : Ancient mitochondrial DNA from the Middle Neolithic necropolis of Obernai (French Rhine region) provides first insight on the local dynamics of LBK-derived groups - Maïté Rivollat, Hélène Réveillas, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Pierre Justeau, Christine Couture-Veschambre, Philippe Lefranc, Clément Féliu, Marie-France Deguilloux

État : Soumis à *American Journal of Physical Anthropology* le 9 janvier 2016.

Supporting Information disponibles dans l'Annexe 2.

Ancient mitochondrial DNA from the Middle Neolithic necropolis of Obernai (French Rhine region) provides first insight on the local dynamics of LBK-derived groups.

Maité Rivollat¹, Hélène Réveillas^{1,2,3}, Fanny Mendisco¹, Marie-Hélène Pemonge¹, Pierre Justeau¹, Christine Couture¹, Philippe Lefranc^{3,4}, Clément Féliu^{3,4}, Marie-France Deguilloux¹

¹ De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie - UMR 5199, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, CS 50023, 33615 Pessac cedex, France

² Service d'Archéologie Préventive de Bordeaux Métropole, direction des Bâtiments et Moyens, Esplanade Charles-de-Gaulle, 33 076 Bordeaux cedex

³ Institut National de Recherche en Archéologie Préventive, Centre Archéologique de Strasbourg, 10 rue d'Altkirch, 67000 Strasbourg, France

⁴ Archéologie et Histoire Ancienne : Méditerranée/Europe – UMR 7044, Université de Strasbourg, Maison Interuniversitaire des Sciences de l'Homme d'Alsace, 5 allée du Général Rouvillois, CS 50008, 67083 Strasbourg cedex, France

Abbreviated title: mtDNA from French Rhine region Neolithic site

Keywords: paleogenetics / farmers / Western Europe / 5000-4400 cal. BC

Maité Rivollat

PACEA - UMR 5199, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, CS 50023, 33615 Pessac cedex, France

phone number: +33 (0)5 40 00 25 48 / +33 (0)6 19 55 37 23

fax number: +33 (0)5 40 00 25 45

email adress: maite.rivollat@u-bordeaux.fr / maite87@live.fr

Objectives

The arrival of Neolithic farmers in Europe was the source of major cultural and genetic transitions. Neolithic settlers brought a new set of maternal lineages (mitochondrial DNA), recently well-characterized on the continental road, from Balkans to West Germany (Rhine River). In the present study, we provide the first DNA data from groups associated with this continental expansion wave located west of the Rhine River and discuss their genetic affinities with contemporary groups.

Material and Methods

We conducted the mitochondrial DNA analysis of 27 human remains originating from Obernai (5000-4400 cal. BC), a necropolis attributed to Grossgartach, Planig-Friedberg and Roessen cultures.

Results and discussion

Among 27 individuals, 15 HVS-I sequences and 18 mitochondrial haplogroups could be determined. The analysis of the group diversity confirmed the genetic continuity with Linearbandkeramik (LBK) groups from Central Europe. Interestingly, three burial groups associated with distinct successive cultures could be characterized in the Obernai necropolis. Obtaining ancient DNA for all three groups permitted to point out the absence of maternal continuity between the Grossgartach group and the more recent Planig-Friedberg/Roessen group. This break in maternal lineages might reflect changes in burials organization, i.e., the transition from important necropolis for the Grossgartach period to smaller and more dispersed burial groups for the Planig-Friedberg/Roessen period. Moreover, the demonstration of shared haplotypes between individuals from the last group suggested a functioning household for this group.

Conclusions

When genetic homogeneity and continuity within LBK groups can be proposed at the regional level, these data lend support to more complex genetic structures and dynamics at the local level.

Neolithic way of life, which included farming, pottery, polished stones and sedentary lifestyles, appeared in the Near East in approximately 8000 cal. BC and diffused throughout Western Europe through two major expansion waves: the continental wave following Danube river in Central Europe and the Mediterranean wave progressing along Mediterranean coastlines (Whittle 1996; Price 2000). The continental wave was associated with the Linearbandkeramik (LBK) culture (according to decorations on ceramics), which appeared approximately 5500 cal. BC in the middle of the Danube (Bohemia, Moravia, Hungary) and rapidly diffused westward to the Rhine River, where it is also called the Rubané. In French territories, a separation between two geographically different subcultures, the North-West Rubané (RNO) and the South-West Rubané (RSO), has been proposed (Jeunesse 1995). These subcultures particularly differ in terms of funerary practices with different traditions, i.e., a deposit on the side for the deceased of RSO, opposite of RNO with a high rate of deposits on the back, and numerous lithic grave goods for the Lower Alsace group (RNO). These variations in funerary practices were proposed to reflect variations in the proportion of integrated (and acculturated) Mesolithic hunter-gatherers in both groups (Jeunesse 1995).

In Alsace (the region situated north east of France and neighboring extant Germany), the Middle Neolithic period was represented as different successive cultures deriving from the Rubané: (i) after 5190 cal. BC, the Hinkelstein culture appeared; (ii) this culture evolved into the Grossgartach culture after 4950 cal. BC.; (iii) in approximately 4750 cal. BC, the Roessen

culture developed, which was replaced by (iv) the Bischheim culture after 4600 cal. BC (Fig. 1). Between Grossgartach and Roessen also exists the Planig-Friedberg culture, found especially in the Rhine valley, and presenting numerous similarities with the beginnings of Roessen culture (Denaire 2011). Each of those cultures is known by funerary sites and burial types. Despite what could be observed during this period in the Paris basin (further west), no monumental funerary structures were identified in the Alsace region. In the context of Grossgartach, Planig-Friedberg and Roessen cultures, homogeneity in funerary practices could be perceived, with a majority of simple graves (with a wood architecture) containing the deceased deposited on their backs, with extended limbs. Grave goods were common (grouping regularly ceramics, finery or tools) and associated with the individual sex (for example, more lithic tools were found buried with men). In the funerary context of these successive cultures, differences between the general burial organizations were observed: Grossgartach was characterized by the presence of important necropolises that disappeared during Planig-Friedberg period, and Roessen cultures characterized by small groups of burials (Lefranc et al. 2012).

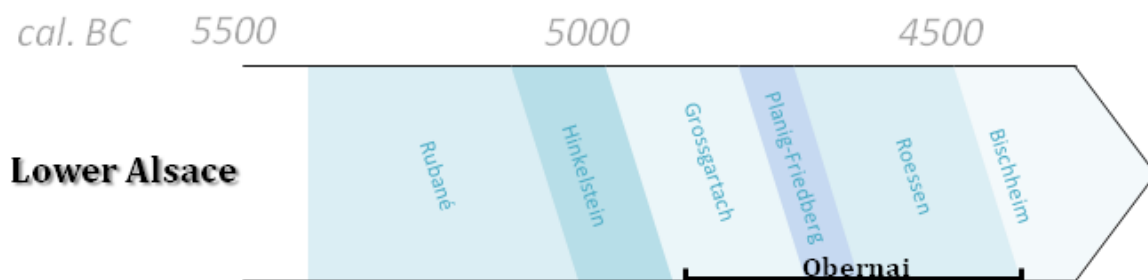


Figure 1. Chronological summary of Early and Middle Neolithic cultures in Alsace, according to Denaire 2011, Denaire et al. 2011.

The results presented here were derived from a recent study of the Obernai necropolis, located in Alsace. Radiocarbon data obtained from the bones of five Obernai individuals showed the use of the necropolis ranging from 4766 to 4456 cal. BC (Table S1). These results were consistent with the dating of burials based on the analysis of pottery and finery items, ranging from 5000 and 4400 cal. BC (Féliu et al. 2016). These inhumations could subsequently be associated with different successive middle Neolithic cultures previously presented: Grossgartach, Planig-Friedberg and Roessen. A total of 29 pits were excavated, which uncovered 27 individuals. Burials were all simple and characterized by the presence of a wood coffin. A majority of the bodies were deposited along a west-east axis, with the head pointing west. The deceased bodies presented upper limbs either in extension or with flexed hands near the abdomen, and their lower limbs were systematically in extension. Interestingly, except for one isolated structure (OB 1321), the burials were separated into three groups, which were distributed from the south to the north of the site. Burial group 1 comprises four burials attributed to the Grossgartach culture and three burials attributed to the Middle Neolithic period (without any possible further precision), representing the more ancient sector of the site. Although Grossgartach culture is typically characterized by important necropolis (following the LBK culture traditions; Lefranc et al. 2012), this complex represents a small burial group in Obernai. Nevertheless, we cannot exclude the fact that the

erosion of the southern part of the site caused the disappearance of other small groups of Grossgartach graves (this kind of organisation has been already identified at Guémar, in the same region; Denaire et al. 2012). The burial group 2 in the center includes two burials associated with the Planig-Friedberg culture and two burials attributed to the Middle Neolithic period. The burial group 3 is represented by 17 burials attributed to Planig-Friedberg/Roessen or Roessen cultures. Whereas the more recent burial group 3 presents a dense spatial organization, the more ancient groups 1 and 2 correspond to more spatially dispersed burials (Fig. 2). One isolated burial, OB 1321, was discovered further north (disconnected from any burial group) and is attributed to Planig-Friedberg/Roessen culture. In summary, an absence of chronological overlap (and then a clear archaeological discontinuity) could be clearly observed between group 1 (Grossgartach) and group 3 (Planig-Friedberg/Roessen), whereas the absence of overlap between group 1 (Grossgartach) and group 2 could only be proposed (with less evidence in hand). Interestingly, the funerary evolution perceived at the Obernai site (in term of burials organization) highlights hypotheses concerning long-lasting groups, perhaps family-related, for LBK and Grossgartach traditions, which were followed by a period of Neolithic communities break during more recent Planig-Friedberg/Roessen period. This break is illustrated as the loss of any spatial link between burials from Planig-Friedberg/Roessen cultures and burials from previous cultures (Denaire and Lefranc 2014).

All the archaeological characteristics of the Obernai necropolis presented above, combined with recent excavations and clean samplings of human remains highlighted the Obernai site as a perfect case study for the development of a palaeogenetic (ancient DNA - aDNA) project. At the continental/regional level, we considered that the study of the Obernai group gene pool would largely contribute to a better characterization of the genetic diversity of the farmer groups established in the Rhine region and further unravel their genetic affinities with contemporaneous human communities. Currently, only 14 mitochondrial haplogroups and five mitochondrial hypervariable region I (HVS-I) sequences have been proposed in the literature for the Rhine region farmer groups (from West Germany), from Flomborn, Schwetzingen, Vaihingen an der Enz, Schwetzingen and Stuttgart-Mülhausen sites (Haak et al. 2005; Lazaridis et al. 2014; Haak et al. 2015). The characterization of the Obernai farmers' maternal gene pool and subsequent comparison with lineages previously described in more ancient or contemporaneous (i) Neolithic groups in Central Europe, (ii) farmer groups from France, and (iii) European hunter-gatherers, should provide interesting elements of discussion concerning the implication of each community in the constitution of the Obernai group. A special focus should concern the potential participation of hunter-gatherers (descendants) in the formation of the Obernai gene pool, as archaeologists have proposed hunter-gatherers acculturation to explain the emergence of specific funerary practices in the Alsace region (Jeunesse 1995). Furthermore, significant hunter-gatherers ancestry has been recently detected farther west at Gurgy 'Les Noisats' in the southern part of the Paris basin (Rivollat et al. 2015). At the local scale, the presence in the necropolis of diachronic burial groups provides a unique opportunity to examine genetic (dis)continuity between successive culturally differentiated groups. Moreover, the aDNA approach was considered as an interesting opportunity to determine a potential correlation between the spatial organization of the burials and individuals relationships, as well as to discuss community social organization.

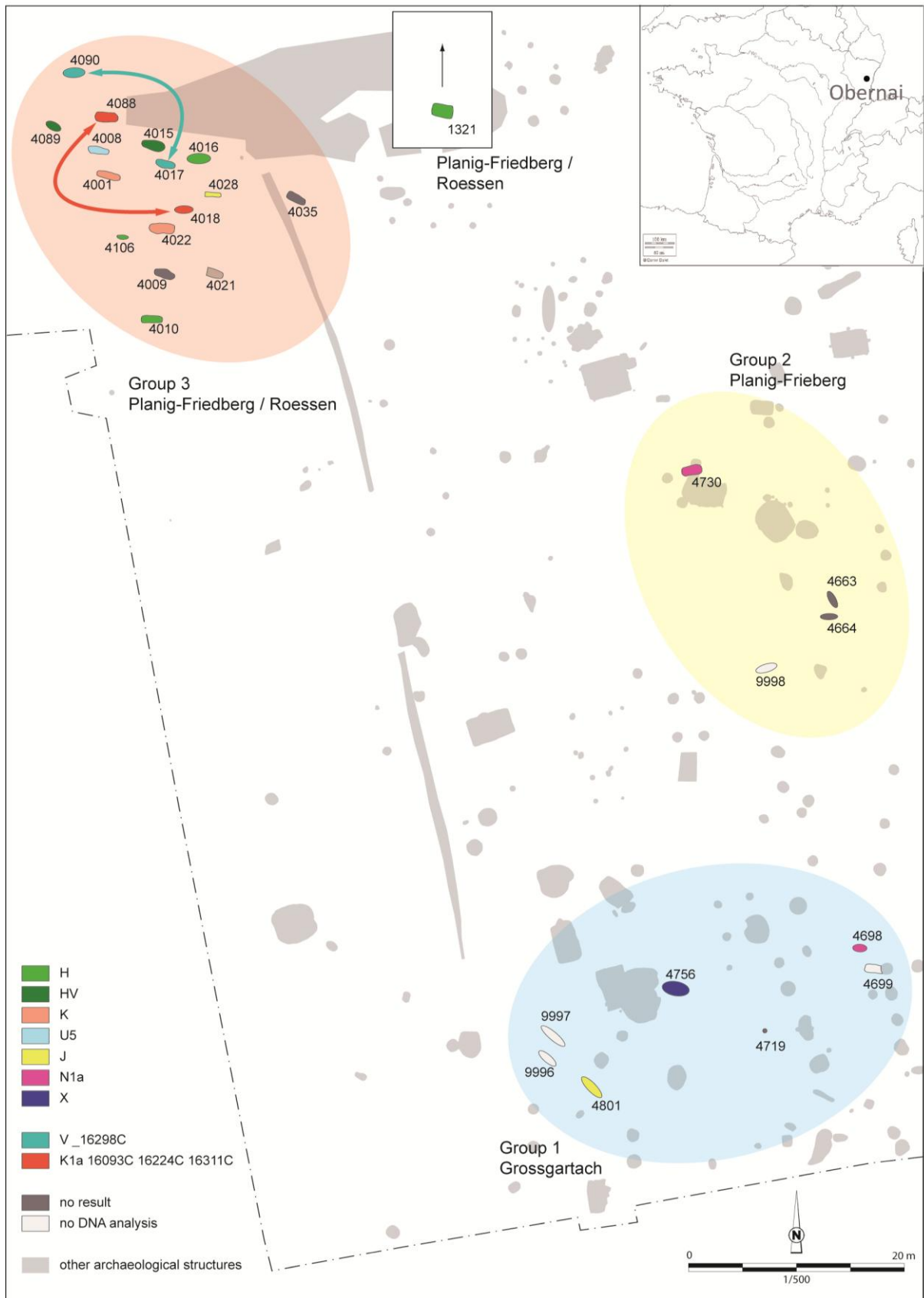


Figure 2. Map of Middle Neolithic necropolis at Obernai, with the three spatial and chronologic groups, and the location of Obernai in France.

MATERIAL AND METHODS

Anthropological analyses

The age of immature subjects was estimated using teeth formation degrees (Moorrees et al. 1963a; Moorrees et al. 1963b) when possible. When no tooth was available, the data on bone lengths (Telkkä et al. 1962; Virtama et al. 1962; Scheuer and Black 2000) and bone maturation (Coqueugniot et al. 2010) were used to determine the individuals' age. The age of adult skeletons was estimated through medial extremity of clavicle and iliac crest observations (Webb and Suchey 1985; Kreitner et al. 1998; Coqueugniot et al. 2010) and auricular surface analyses (Schmitt 2001). The individuals sex was determined based on morphological (Bruzek 1992, 2002) and morphometric methods (Murail et al. 2005) using the hip bone.

Human remains collected for aDNA analyses

Among the 27 excavated individuals, 23 individuals could be sampled during the excavation with all precautions to minimize contaminations, and the samples were immediately stored at -20°C. All established aDNA guidelines from the excavation site to the laboratory (see details in Rivollat et al. 2015) were followed to minimize contaminations. To trace the source of potential human contamination, all the persons in contact with the human remains were genotyped.

aDNA extraction

The samples were first submitted to UV radiation for 20 minutes on each side. Subsequently, the samples were reduced to powder and incubated overnight in lysis buffer (0.5 M EDTA, pH 8.25 mg/mL proteinase K, and 0.5% N-Lauryl sarkosyl). The procedure of F. Mendisco and colleagues (2011), which uses the DNA 'NucleoSpin Extract II' kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany), was followed to extract the DNA.

aDNA analyses

A total of 18 mitochondrial Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) and 10 Y chromosome SNPs were typed through one multiplex using MALDI-TOF MS-based SNP genotyping (iPLEXTM Gold technology, Sequenom Inc., San Diego, CA, USA). This genotyping was conducted as previously described (Mendisco et al. 2011) to assess DNA conservation for every sample and determine mitochondrial (maternal) and Y chromosome (paternal) haplogroups. All primers used for these experiments and procedure details are available in Rivollat et al. (2015).

Four overlapping fragments of the mitochondrial DNA (mtDNA) HVS-I control region were also amplified and analyzed following the procedures described in Rivollat et al. (2015) to determine the maternal haplotypes of the individuals.

Descriptive analyses

Sequences from all published aDNA data dating from the Paleolithic to the Late Neolithic periods were compiled. The sequence dataset was divided into two groups: samples anterior and contemporaneous to Obernai (with an upper-time boundary of 4,300 cal. BC; groups

referred to as 'PRE') to discuss the implication of different groups in the Obernai gene pool constitution and samples posterior to Obernai (referred as 'POST') to test (dis)continuity of Obernai with later populations. We further defined different subsets within each chronological group, including hunter-gatherers (HG), Neolithic farmers from Transdanubia (TR), Central Europe (NEO_C), France (FR) and Southern Europe (NEO_S) (Table S2; Fig. S1). Classical PCAs based on haplogroup frequencies were performed using R version 3.1.2 (Pumpkin Helmet). Major European and Near Eastern haplogroups, i.e., U4, U5, other U, H, HV, V, J, T, K, N*, N1a, X, I, W, R and C, were considered in these analyses. A median-joining network was constructed using NETWORK 4.6.1.3. (2004-2015 Fluxus Technology Ltd.). The network grouped all HVS-I mitochondrial sequences available for groups anterior to 4,300 cal. BC for nps 16,024-16,380 (shorter sequences were not included).

RESULTS AND DISCUSSION

Obernai mitochondrial gene pool - regional scale

From the 23 sampled individuals, 18 exploitable mitochondrial SNPs profiles were obtained. The typing of Y chromosome SNPs did not provide conclusive results, reflecting poor nuclear DNA conservation. Among the 18 individuals for which mitochondrial haplogroups could be characterized, we sequenced the HVS-I region (haplotypes) for 15 individuals (Table S1). The sequences were deposited in the GenBank database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>; accession numbers KU323489-KU323503). Only five individuals were not considered for further analyses: four individuals who did not supply any reproducible DNA results, and the individual OB 4719 who presented a mitochondrial lineage identical to that of one archaeologist in charge of the excavation (potentially contaminated) (Table S3). The important rate of the mtDNA typing success rate (78% of human remains) encountered for the Obernai site must be explained by the rapid conservation of samples to low temperatures.

A set of maternal haplogroups (8 lineages) encountered in Obernai is totally consistent with the attribution of this group to early European farmer populations. Indeed, this set includes haplogroups K, H, J, N1a, HV, V, X and U5, which are largely represented in contemporaneous groups in Central Europe (Haak et al. 2005; Haak et al. 2010; Brandt et al. 2013). In addition to all precautions followed to prevent contaminations, the haplogroup heterogeneity and haplogroups diversity consistency (for the period) determined in Obernai reinforces the authenticity of the proposed data.

A total of 11 different haplotypes could be listed in the Obernai group (Table S1): two haplotypes were shared between pairs of individuals localized in burial group 3 (V_16298C haplotype was shared between individuals OB 4017 and OB 4090 and K1a_16093C_16224C_16311C haplotype was shared between OB 4018 and OB 4088), and three individuals presented a HVS-I sequence identical to the revised Anderson reference sequence (rCRS), but belonging to different haplogroups (H, H1 and HV). The network constructed with Obernai and all PRE_ groups (anterior to 4,300 cal. BC) provided a clear indication of the grouping between Obernai and Central Europe farmer group haplotypes (Fig. 3). Five haplotypes were common in ancient populations, which did not provide any phylogeographical information (haplotypes rCRS, V_16298C, K1a_16093C_16224C_16311C, K_16224C_16311C and J1_16069T_16126C); rather, they reinforced the fact that all European farmer groups share lineages ultimately originating from common source/ancestral populations (Fig. 3) (Olalde et al. 2015). Three haplotypes were more

phylogeographically informative, as these haplotypes were only observed in specific ancient populations. Thus, the haplotype K_16093C_16224C (OB 4022) was only shared between Hungarian, Central European and French farmer groups dating prior to 4300 cal. BC (Gamba et al. 2014; Rivollat et al. 2015). The Obernai haplotype X_16189C_16223T_16278T (OB 4756) was also detected in Germany (Brandt et al. 2013), Central France prior to 4000 cal. BC (Rivollat et al. 2015) and western France (but the shorter sequence available did not permit to confirm with certainty this point; Deguilloux et al. 2010). This X haplotype was well represented during the Late Neolithic in Germany and in southern France (Haak et al. 2008; Lacan et al. 2011; Brandt et al. 2013), as well as during the later Chalcolithic period in Spain (Gómez-Sánchez et al. 2014). Moreover, the haplotype N1a_16147A_16172C_16223T_16248T_16320T_16355T that characterized the individual OB 4730 had previously been described three times in LBK groups from Central Germany (Haak et al. 2005; Brandt et al. 2013) and once at the Flomborn site, localized approximately 200 kilometers north-east of Obernai (Haak et al. 2005). Globally, the majority of haplotypes observed in the Obernai necropolis were shared between either groups associated with the LBK sphere or deriving from the LBK (at least partially for French farmers groups; Rivollat et al. 2015), providing strong evidence of genetic affinities between the Obernai community and LBK farmers. These results clearly reinforce the global maternal genetic homogeneity described for LBK and LBK-derived groups and permit to expand this phenomenon to the west of the Rhine River. This genetic homogeneity highlights the archaeological homogeneity that is well-established for LBK groups (from Transdanubia to France; Whittle 1996; Gronenborn 1999). These genetic affinities could be easily explained through maternal gene flows inside a matrimonial network linking LBK groups. The existence of a patrilocal system for the concerned groups, previously observed through isotopic analyses (Bentley et al. 2012), is perfectly consistent with this maternal gene flow. The important maternal diversity ($H_d = 0.9524 \pm 0.0403$) measured in Obernai would be perfectly consistent with a patrilocal system (although unfortunately no paternal genetic data are available to confirm this suggestion).

Moreover, three haplotypes described in Obernai gene pool had never been described thus far in ancient European populations; these findings increase our knowledge of the ancient European gene pool (these are haplotypes U5_16192T_16270T_16298C, J1_16069T_16126C_16234T and N1a_16147A_16172C_16223T_16248T_16291T_16320T_16355T). According to the constructed network (Fig. 3), the U5_16192T_16270T_16298C haplotype characterized in the Grossgartach individual OB 4008 is one mutation derived from a sequence previously described in hunter-gatherer groups across Europe (Bramanti et al. 2009; Sánchez-Quinto et al. 2012; Fu et al. 2013) and in farmer groups from Germany (Brandt et al. 2013). These results do not differentiate between two possibilities: this individual could have either direct or secondary hunter-gatherer ancestry (being the descendant of Central Europe farmers with hunter-gatherer ancestry). Certainly, palaeogenomic data on this specific individual would provide major information on the precise degree of hunter-gatherer ancestry. Whatever the case, only one Obernai individual presented a maternal lineage associated with potential hunter-gatherer ancestry, which corresponded to lower levels of admixture between farmers and hunter-gatherer communities in Alsace than detected further west in the southern Paris basin (Rivollat et al. 2015; Le Roy et al. in prep.). The palaeogenetic/palaeogenomic analysis of more numerous Neolithic human remains from Alsace is necessary to better evaluate hypotheses proposing the significant acculturation of hunter-gatherers in these contexts (Jeunesse 1995).

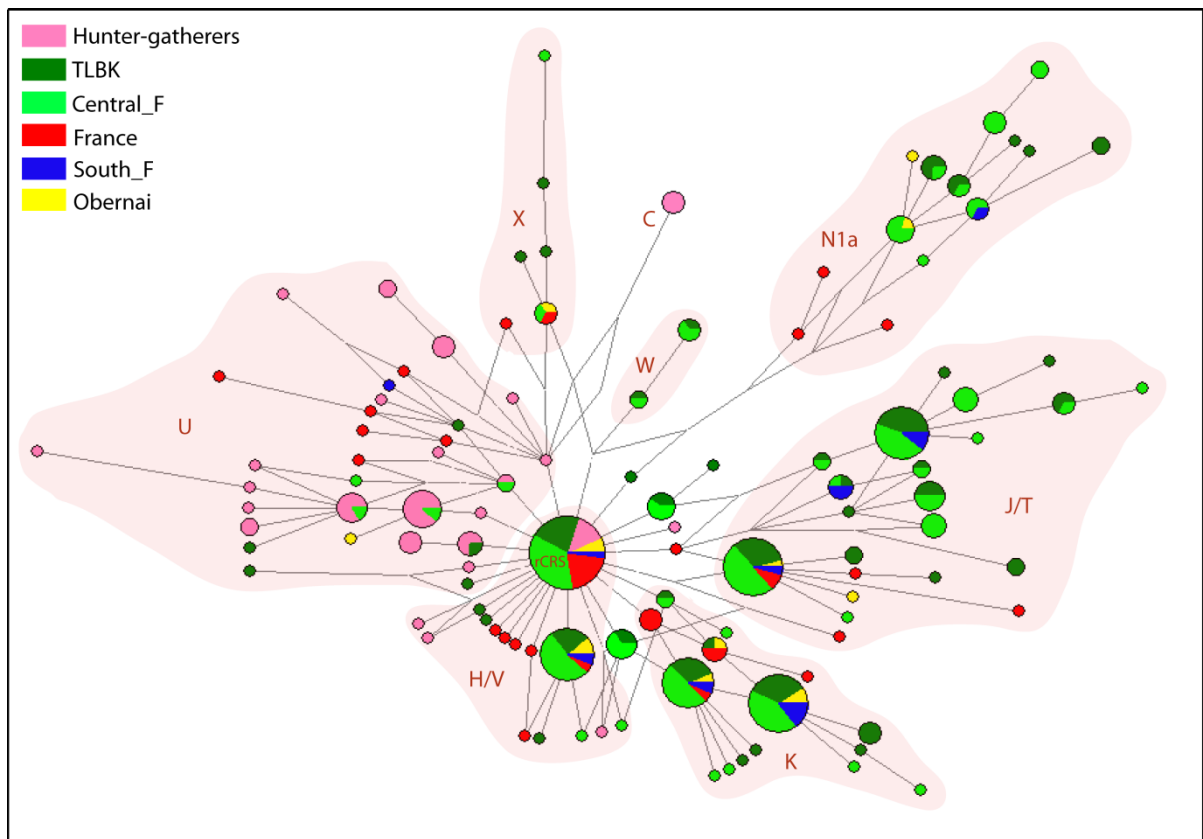


Figure 3. Median-joining network obtained using the HVS-I sequences (nps 16,056-16,380) that are available for hunter-gatherers and farmers anterior to 4,300 cal. BC (Table S3). Abbreviations are available in the text.

Notably, one newly described sequence corresponds to a N1a haplotype, which interestingly increases the variability of this haplogroup which is considered as a marker of farmer groups from Central Europe (Haak et al. 2005; Haak et al. 2010). Currently, this N1a haplogroup has been traced from Hungary (Gamba et al. 2014; Szécsényi-Nagy et al. 2015) via Germany (Haak et al. 2005; Haak et al. 2010; Brandt et al. 2013) to the French Paris Basin (Rivollat et al. 2015), and even to the Atlantic coast (Deguilloux et al. 2010). This distribution illustrates the likelihood of the long distance diffusion of specific lineages through the progressive geographical expansion of pioneer farmer groups.

Additional quantitative analyses have been conducted to confirm the genetic affinities revealed, but the PCA performed on haplogroup frequencies systematically placed the Obernai group as an outgroup, reflecting the low number of individuals genotyped in Obernai (aggravated by shared lineage between two pairs of individuals). This inevitably causes error sampling and aberrant haplogroup frequencies for this group.

To make conclusion at the regional scale, the genetic affinity of the Obernai community with LBK and LBK-derived groups provides strong evidence of archaeological and genetic continuity of Alsace farmers with LBK groups (Whittle 1996; Jeunesse 2004). The Middle Neolithic period in Alsace might constitute a succession of cultures directly influenced through the last manifestations of LBK in other parts of the Rhine River, which can be tracked at the genetic level. Apparently, the genetic continuity between LBK groups and LBK-

derived communities is progressively diluted further west, as some additional continuity with hunter-gatherers and farmer groups from Southern Europe have been detected in the Paris basin (Rivollat et al. 2015).

Obernai mitochondrial gene pool - local scale

As previously described, three burial groups that are attributed to successive Middle Neolithic cultures have been described in Obernai (Fig. 2). The site configuration globally corresponds to two distinct chronological areas: one area localized at the south of the necropolis and attributed to the Grossgartach culture and one area ranging from the central to the northern sectors of the necropolis and corresponding to the more recent period of Planig-Friedberg/Roessen cultures (with a possible transition phase corresponding to group 2). The low number of sequences obtained for both areas implies the extremely cautious discussion concerning maternal lineages distribution inside the Obernai necropolis. Nevertheless, we considered that the results suggest interesting working hypotheses.

On one hand, the Grossgartach group 1 is represented by only two haplotypes, X and N1a. Despite this low number of sequences, (i) this haplotype X is the unique one of this haplogroup in the necropolis and might illustrate genetic specificity for the more ancient Obernai group, and (ii) the haplotype N1a establishes a strong genetic link between Obernai and the LBK groups. Taken together, these elements would suggest the initial establishment in Obernai of a group directly deriving from LBK groups. On the other hand, Planig-Friedberg/Roessen group 3 is represented by 13 HVS-I sequences. Among this group, which corresponds to the densest group of burials of the necropolis, two haplotypes shared between pairs of individuals were demonstrated. First, OB 4017, an adult female, and OB 4090, an indeterminate adult between 20 and 29 years old, shared the haplotype V_16298C. Second, OB 4018, a child between five and 14 years old, and OB 4088, another indeterminate adult, shared the haplotype K1a_16093C_16224C_16311C. Although these mitochondrial-shared haplotypes suggest a maternal relationship between these pairs of individuals, there is no archaeological evidence of a direct connection between their burials (the burials are not directly adjacent and do not share any specific archaeological features) (Fig. 2). The importance and density of the Planig-Friedberg/Roessen burial group and the demonstration of maternal kinship between several individuals support the use of this Obernai necropolis sector by a community grouping more individuals and characterized by a strong family structure. We also observed that the burial of the individual OB 4008, presenting a haplogroup U5 and a more or less distant hunter-gatherer ancestry, is perfectly integrated in this group (with orientation, position and grave goods -246 limestone beads and decorated pottery- totally farmer-typical). This apparent complete integration is consistent with a recent study conducted on the Middle Neolithic Gurgy 'Les Noisats' necropolis (localized in the Paris Basin), where a larger proportion of individuals with a maternal hunter-gatherer ancestry appeared totally integrated within this group and did not present any distinctive funerary element (Le Roy et al. in prep.)

The discussion concerning the burial group 2, with only one individual genotyped (OB 4730 presenting a N1a haplotype), is more problematic. Indeed, the lithic sickle and the non-decorated pottery shard discovered in the pit could be attributed to either Planig-Friedberg or Grossgartach culture. Consequently, this burial might not be exactly contemporaneous with the burials from Grossgartach group 1. Nevertheless, the genetic proximity of the N1a haplotype determined for OB 4730 with that characterized for OB 4698 in Grossgartach

group 1 suggests chronological and genetic proximity between groups 1 and 2. The common burials organization and the small size of these groups also support this proximity.

Taken together, the gathered elements of discussion support genetic and cultural differentiation between groups 1 and 2 on the one hand, and group 3 on the other hand. This point would support the use of the Obernai necropolis by successive farmers communities that were culturally and genetically (at least maternally) differentiated and potentially characterized by different sizes and group structures. This finding is perfectly consistent with the different phases of Neolithic communities at the archaeological level, i.e., between Grossgartach traditions and the more recent Planig-Friedberg/Roessen cultures (Denaire and Lefranc 2014).

We further searched for a potential link between funerary elements and maternal lineages. When the funerary practices are globally homogeneous at the site level (homogeneity in term of positions and orientations for all groups), some exceptions are noteworthy. Notably, OB 4001 was observed lying on the left side (what has been also observed in the close Rosheim necropolis; Denaire 2009), and individuals from burials OB 4106, OB 9996 and OB 9997 were discovered orientated to the south-east (an unusual orientation for the Middle Neolithic period in Alsace). When these special funerary features are compared with the concerned maternal lineages, no specific correlation can be characterized (mtDNA haplogroups K and H encountered for OB 4001 and OB 4106, respectively; no data available for two other burials). No specific correlation between maternal lineages and biological parameters, such as age and sex, were observed. Moreover, we could only note that the two individuals sharing haplotype V_16298C were associated with the same rare-pointed blade identified in only three burials of the Obernai necropolis. Notably, several other Obernai burials contained more grave goods but were not associated with any specific maternal lineage. The conclusion of these analyses suggests significant maternal diversity at the necropolis level (that could be linked to patrilocality, see above) but a general homogeneity in the funerary practices applied to all individuals, independent of their maternal ancestries. This observation supports a general acculturation process (at least concerning the funerary world), already perceived in other Neolithic necropolis grouping individuals with variable ancestries (Rivollat et al. 2015).

CONCLUSION

The characterization of the Obernai necropolis gene pool represents an important development in the understanding of the diversity of Neolithic farmer groups in Western Europe. More precisely, this characterization provides the first genetic data for the farmer groups established west of Rhine River and demonstrates clear archaeological and genetic continuity with LBK groups from Central Europe. This finding is completely consistent with the important archaeological homogeneity perceived (i) between LBK groups and (ii) between LBK and LBK-derived groups. This archaeological homogeneity reflects an important maternal connection between groups, i.e., important mobility of women between communities as part of a patrilocal system. At the local scale, we provided the first genetic elements to address local (dis)continuity between successive groups. At Obernai, we propose the use of the necropolis by two successive farmer groups, which are culturally and maternally differentiated. Thus, the first Grossgartach group, showing a strong genetic connection with LBK groups of eastward regions, buried their dead in relatively dispersed

burials throughout the southern part of the site. Subsequently, a farmer group attributed to Planig-Friedberg/Roessen cultures, a group that was bigger with a clear family structure, used the northern section of the necropolis. However, although both successive groups can be differentiated at both the archaeological and maternal levels, these groups present striking homogeneity in funerary practices.

The mitochondrial data obtained at the Obernai necropolis represents an initial step in the characterization of the gene pool and genetic affinities of local farmers with contemporaneous communities. The next step should involve (i) the analysis of more numerous groups from the region to test all working hypotheses presented in this paper, as well as to unravel potential regional variability, and (ii) palaeogenomic analyses on these precious human remains to provide precision and quantification concerning the ancestries of individuals and groups.

ACKNOWLEDGEMENTS

The excavation was conducted according to government agreements n° SRA2011/072, SRA2011/136 and SRA2012/180. This research is funded through a ministerial grant from the Research National Agency as a program of prospects investments ANR-10-LABX-52 (DHP project; dir: SR; Université de Bordeaux 1, LaScArBx-ANR; 2012-14). This research was financially supported through a PhD research grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche scientifique for MR. Radiocarbon dating for 4 human remains (OB 4008, OxA-30277; OB 4015, SUERC-52378; OB 4016, SUERC-52377; OB 4022, OxA-30278) have been conducted thanks to the project "The Times of their Lives" directed by A. Whittle (Cardiff University, UK) (see totl.eu).

References

- Bentley RA, Bickle P, Fibiger L, Nowell GM, Dale CW, Hedges REM, Hamilton J, Wahl J, Francken M, Grupe G et al. 2012. Community differentiation and kinship among Europe's first farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(24):9326-9330.
- Bramanti B, Thomas M, Haak W, Unterlaender M, Jores P, Tambets K, Antanaitis-Jacobs I, Haidle M, Jankauskas R, and Kind C-J. 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science* 326(5949):137-140.
- Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Karimnia S, Möller-Rieker S, Meller H, Ganslmeier R, Friederich S et al. 2013. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science* 342(6155):257-261.
- Bruzek J. 1992. Fiabilité des fonctions discriminantes dans la détermination sexuelle de l'os coxal. Critiques et propositions. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 4(1):67-104.
- Bruzek J. 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *American Journal of Physical Anthropology* 117(2):157-168.

- Coqueugniot H, Weaver TD, and Hoüet F. 2010. Brief communication: A probabilistic approach to age estimation from infracranial sequences of maturation. *American Journal of Physical Anthropology* 142:655-664.
- Deguilloux M-F, Soler L, Pemonge M-H, Scarre C, Jousaume R, and Laporte L. 2010. News from the west: Ancient DNA from a French megalithic burial chamber. *American Journal of Physical Anthropology* 144(1):108-118.
- Denaire A. 2009. Le Néolithique moyen du sud de la plaine du Rhin supérieur et du nord de la Franche-Comté. Les cultures de Hinkelstein, Grossgartach et Roessen au travers de leur production céramique. Strasbourg: Université de Strasbourg. 655 p.
- Denaire A. 2011. Chronologie absolue de la séquence Hinkelstein-Grossgartach-Roessen-Bischheim dans le sud de la plaine du Rhin supérieur et le nord de la Franche-Comté à la lumière des dernières données. In: Denaire A, Jeunesse C, and Lefranc P, editors. *Nécropole et enceintes danubiennes du Ve millénaire dans le Nord-Est de la France et le Sud-Ouest de l'Allemagne Actes de la table ronde internationale de Strasbourg organisée par l'UMR 7044 (CNRS et Université de Strasbourg)*. p 9-30.
- Denaire A, Doppler T, Nicod P-Y, and Van Willigen S. 2011. Espaces culturels, frontières et interactions au 5ème millénaire entre la plaine du Rhin supérieur et les rivages de la Méditerranée. *Annuaire d'archéologie suisse* 94:21-59.
- Denaire A, Campaner A, Goepfert S, Jammet-Reynal L, Mauduit A, and Mauvilly M. 2012. Guémar « Rotenberger Weg » (Alsace, Haut-Rhin). Rapport de fouilles préventives. Habsheim : Antéa / ministère de la Culture (SRA Alsace). 355 p.
- Denaire A, and Lefranc P. 2014. Les pratiques funéraires de la culture de Roessen et des groupes épiroesséniens dans le sud de la plaine du Rhin supérieur (4750-4000 av. J.-C.). In: Lefranc P, Denaire A, and Jeunesse C, editors. *Données récentes sur les pratiques funéraires néolithiques de la Plaine du Rhin supérieur: BAR International Series 2633*.
- Féliu C, Griselin S, Lefranc P, Schneider N, Girard P, and Leyenberger C. 2016. Obernai (Bas-Rhin), Parc d'activités économiques intercommunal : 6000 ans d'histoire au pied du Mont Sainte-Odile; volume 2, mobilier paléolithique et occupations néolithiques. Rapport de fouilles préventives. Dijon: Inrap Grand Est Sud.
- Fu Q, Mittnik A, Johnson Philip LF, Bos K, Lari M, Bollongino R, Sun C, Giemsch L, Schmitz R, Burger J et al. 2013. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology* 23(7):553-559.
- Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, Domboróczki L, Kővári I, Pap I, Anders A et al. 2014. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nature communications* 5.
- Gómez-Sánchez D, Olalde I, Pierini F, Matas-Lalueza L, Gigli E, Lari M, Civit S, Lozano M, Vergès JM, and Caramelli D. 2014. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) Reveals the Heterogeneity of Chalcolithic Populations. *PLoS One* 9(8):e105105.
- Gronenborn D. 1999. A variation on a basic theme: the transition to farming in southern central Europe. *Journal of World Prehistory* 13(2):123-210.
- Haak W, Forster P, Bramanti B, Matsumura S, Brandt G, Tänzer M, Villems R, Renfrew C, Gronenborn D, Alt KW et al. 2005. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science* 310(5750):1016-1018.

- Haak W, Brandt G, de Jong HN, Meyer C, Ganslmeier R, Heyd V, Hawkesworth C, Pike AW, Meller H, and Alt KW. 2008. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(47):18226-18231.
- Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, Adler CJ, Der Sarkissian CS, Brandt G, Schwarz C, Nicklisch N et al. 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology* 8(11):e1000536.
- Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, Brandt G, Nordenfelt S, Harney E, Stewardson K et al. 2015. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 552:207-211.
- Jeunesse C. 1995. Les groupes régionaux occidentaux du Rubané (Rhin et Bassin parisien) à travers les pratiques funéraires. *Gallia préhistoire* 37(1):115-154.
- Jeunesse C. 2004. Les traditions funéraires du Néolithique moyen en Europe centrale dans le cadre du système funéraire danubien. *Cahiers de l'Association pour la promotion de la recherche archéologique en Alsace* 20:3-26.
- Kreitner K-F, Schweden F, Riepert T, Nafe B, and Thelen M. 1998. Bone age determination based on the study of the medial extremity of the clavicle. *European radiology* 8(7):1116-1122.
- Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, Crubézy E, and Ludes B. 2011. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(24):9788-9791.
- Lazaridis I, Patterson N, Mitnik A, Renaud G, Mallick S, Kirsanow K, Sudmant PH, Schraiber JG, Castellano S, Lipson M et al. 2014. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513:409-413.
- Le Roy M, Rivollat M, Mendisco F, Pemonge M-H, Coutelier C, Couture C, Tillier A-M, Rottier S, and Deguilloux M-F. in prep. Distinct ancestries for similar funerary practices? A GIS analysis that compares funerary with biological and aDNA data from the Middle Neolithic necropolis Gurgy "Les Noisats" (Yonne, France).
- Lefranc P, Alix G, Chenal F, Schneider N, Girard P, Leyenberger C, Minni D, and Wüttmann J-L. 2012. Entzheim, Bas-Rhin, In der Kappel. Z.A. "Les Terres de la Chappelle 2". Village Rubané, enceinte et inhumations de la fin du Ve millénaire et habitat Michelsberg: Rapport de fouilles INRAP Grand-Est sud. 387 p.
- Mendisco F, Keyser C, Hollard C, Seldes V, Nielsen AE, Crubézy E, and Ludes B. 2011. Application of the iPLEXTM Gold SNP genotyping method for the analysis of Amerindian ancient DNA samples: Benefits for ancient population studies. *Electrophoresis* 32(3-4):386-393.
- Moorrees CF, Fanning EA, and Hunt EE. 1963a. Formation and resorption of three deciduous teeth in children. *American Journal of Physical Anthropology* 21(2):205-213.
- Moorrees CFA, Fanning EA, and Hunt EE. 1963b. Age Variation of Formation Stages for Ten Permanent Teeth. *Journal of Dental Research* 42(6):1490-1502.
- Murail P, Bruzek J, Houët F, and Cunha E. 2005. DSP: a tool for probabilistic sex diagnosis using worldwide variability in hip-bone measurements. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 17(3-4):167-176.

- Olalde I, Schroeder H, Sandoval-Velasco M, Vinner L, Lobón I, Ramirez O, Civit S, Borja PG, Salazar-García DC, and Talamo S. 2015. A common genetic origin for early farmers from Mediterranean Cardial and Central European LBK cultures. *Molecular biology and evolution*:msv181.
- Price T. 2000. *Europe's first farmers*: Cambridge University Press.
- Rivollat M, Mendisco F, Pemonge M-H, Safi A, Saint-Marc D, Brémond A, Couture-Veschambre C, Rottier S, and Deguilloux M-F. 2015. When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin. *PLoS One* 10(4):e0125521.
- Sánchez-Quinto F, Schroeder H, Ramirez O, Ávila-Arcos María C, Pybus M, Olalde I, Velazquez Amhed MV, Marcos María Encina P, Encinas Julio Manuel V, Bertranpetit J et al. 2012. Genomic Affinities of Two 7,000-Year-Old Iberian Hunter-Gatherers. *Current Biology* 22(16):1494-1499.
- Scheuer L, and Black S. 2000. *Developmental Juvenile Osteology*: Elsevier. 587 p.
- Schmitt A. 2001. Variabilité de la sénescence du squelette humain. Réflexions sur les indicateurs de l'âge au décès : à la recherche d'un outil performant: Bordeaux 1.
- Szécsényi-Nagy A, Brandt G, Haak W, Keerl V, Jakucs J, Möller-Rieker S, Köhler K, Mende BG, Oross K, Marton T et al. 2015. Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1805):20150339.
- Telkkä A, Palkama A, and Virtama P. 1962. Prediction of stature from radiographs of long bones in children. *Journal of Forensic Sciences* 7:474-479.
- Virtama P, Kilivuoto R, Palkama A, and Tellkä A. 1962. Estimation of stature from radiographs of kong bones in children, III - Children aged from ten to fifteen. *Annales Medicinæ Experimentalis et Biologiae Fenniae* 40:283-285.
- Webb PAO, and Suchey JM. 1985. Epiphyseal union of the anterior iliac crest and medial clavicle in a modern multiracial sample of American males and females. *American Journal of Physical Anthropology* 68(4):457-466.
- Whittle AW. 1996. *Europe in the Neolithic: the creation of new worlds*: Cambridge University Press. 443 p.

LA NÉCROPOLE D'OBERNAI

Nécropole d'Obernai (Alsace), Néolithique moyen (5 000 - 4 400 cal. BC)

- 29 sépultures (27 individus) réparties en 3 zones chronologiquement distinctes :
 - Groupe 1 Grossgartach (7 sépultures)
 - Groupe 2 Planig-Friedberg (4 sépultures)
 - Groupe 3 Planig-Friedberg/Roessen (17 sépultures)

- Sur 23 individus analysés, obtention de 18 haplogroupes et 15 haplotypes mitochondriaux / aucun résultat exploitable pour les lignées paternelles (SNPs du chromosome Y)
- Corrélation entre continuité culturelle et maternelle du groupe d'Obernai avec les groupes LBK et dérivés
- Un seul individu porteur d'un haplogroupe U5 (ancestralité chasseur-cueilleur ?) parfaitement intégré dans le groupe
- Corrélation entre différenciations génétiques - culturelles des groupes Grossgartach vs. Planig-Friedberg/Roessen → utilisation de la nécropole par une succession de groupes maternellement différenciés, potentiellement caractérisés par des tailles et des structures différentes
- Diversité mitochondriale des groupes en accord avec un potentiel fonctionnement patrilocal

OBERNAI NECROPOLIS

Obernai necropolis (Alsace), Middle Neolithic (5 000 - 4 400 cal. BC)

- 29 burials (27 individuals) distributed in 3 chronologically distinct areas:
 - Group 1 *Grossgartach* (7 burials)
 - Group 2 *Planig-Friedberg* (4 burials)
 - Group 3 *Planig-Friedberg/Roessen* (17 burials)

- 23 individuals analyzed, 18 mitochondrial haplogroups and 15 haplotypes obtained / no exploitable result for paternal lineages (Y chromosome SNPs)
- Correlation between cultural and maternal continuity of the Obernai group with LBK and LBK-derived groups
- Only one individual carrying U5 haplogroup (hunter-gatherer ancestry?) perfectly integrated in the group
- Correlation between genetic and cultural differentiation of the *Grossgartach* vs. *Planig-Friedberg/Roessen* groups → necropolis used by a succession of maternally differentiated groups, potentially characterized by different sizes and social structure
- Group mitochondrial diversity in agreement with a potential patrilocal system

Chapitre 2. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" - Le plus ancien ensemble funéraire chasséen de la moyenne Vallée du Rhône

1. Introduction et questionnements

Le site de Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" est situé dans la moyenne vallée du Rhône, entre Valence et Montélimar, au débouché de la vallée de la Drôme dans le département du même nom (Figure 7). Il s'agit d'une fouille réalisée par l'Inrap entre le 27 avril et le 5 juillet 2010, au lieu-dit "Le Clos Chauvin", sous la direction de F. Cordier. Y. Gleize (Inrap, PACEA - UMR 5199) s'est chargé de l'étude anthropologique et des prélèvements de dents en vue d'analyses paléogénétiques (post-fouilles). Les découvertes se dispersent sur les deux zones fouillées, l'une couvre le Néolithique (Figure 38) et l'autre une période indéterminée de la protohistoire. Toutes les informations archéologiques et anthropologiques que nous présentons ici proviennent du rapport de fouille (Cordier *et al.* 2012), aucune contribution n'ayant encore été publiée sur ce site.

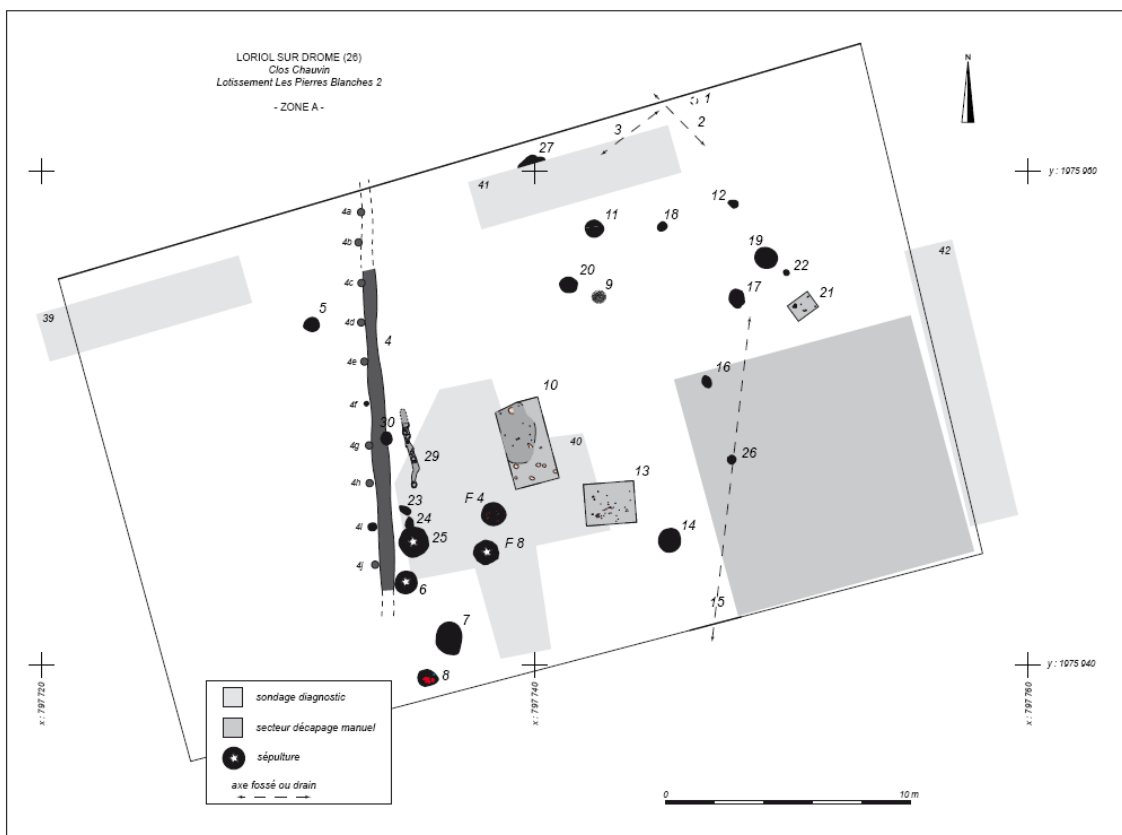


Figure 38. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme), plan général de la zone A qui concentre les vestiges néolithiques. (Inrap)

Les vestiges néolithiques sont attribués à la première période du Néolithique moyen du sud de la France, soit le Chasséen ancien. Des datations radiocarbone ont été effectuées directement sur les ossements des trois individus issus des trois sépultures découvertes, les plaçant de façon très cohérente dans une fourchette 4 230 - 3 960 cal. BC (Tableau 4). Cela fait de cet ensemble funéraire le plus ancien pour cette période dans la moyenne vallée du Rhône.

Individu	Âge 14C BP	Âge cal. BC	Code laboratoire
A6	5 255 ± 45	4 231 - 3 969	Lyon-7792 (GrA)
F8	5 225 ± 45	4 225 - 3 961	Lyon-7791 (GrA)
A25	5 255 ± 40	4 229 - 3 973	Lyon-7793 (GrA)

Tableau 4. Dates radiocarbone des trois individus néolithiques inhumés à Loriol-sur-Drôme, "Le Clos Chauvin".
(Cordier *et al.* 2012)

L'ensemble représente plusieurs fosses, un fossé palissadé (n°4 sur la figure 38) et les possibles bases d'une palissade (n°29 sur la figure 38), ainsi qu'un niveau de sol. Les fossés palissadés sont connus pour cette période, et n'ont pas forcément une vocation défensive. Quant au niveau de sol, il pourrait correspondre à une voie de circulation avec une concentration importante de mobilier. Aucune implantation de fosse et une répartition d'espaces vides de part et d'autre tendent à confirmer cette hypothèse. L'ensemble funéraire est composé de trois sépultures (Figure 39) et de deux possibles fosses associées sur un espace d'environ 6 m². Il est possible que le fossé palissadé n°29 soit en relation avec les sépultures, représentant une possible signalétique des structures funéraires, ou une séparation éventuelle de l'espace. Il faut cependant noter que l'emprise de fouille s'arrête au sud des sépultures et qu'il est possible que ces trois structures ne soient pas isolées mais qu'elles fassent partie d'un ensemble clairsemé associé à un potentiel habitat, comme c'est habituellement le cas dans la région pour les sépultures en plein air (cf. I.1-2.2).

Les trois fosses sont circulaires avec un fond en cuvette et des parois obliques similaires, mais la faible profondeur conservée ne permet pas une caractérisation précise de leur morphologie. Des indices archéo-anthropologiques ont permis d'établir une décomposition en espace vide, laissant supposer que les fosses devaient être couvertes par un système de couverture. Les sépultures sont individuelles à inhumation primaire, contenant deux adultes de plus de 30 ans, une femme (A25) et un homme (F8), et un sujet immature (A6) dont l'âge a été estimé entre 3,5 et 6,75 ans. L'individu immature et celui de sexe masculin reposent en position hyper-fléchie sur leur côté gauche, et celui de sexe féminin également en position hyper-fléchie, mais sur le ventre avec une composante latérale gauche. La position non naturelle de la tête de l'individu masculin pourrait être artificielle dans le but de positionner son regard en direction des deux autres sépultures. Le mobilier céramique et lithique corrobore la datation Chasséen ancien pour les trois individus. L'individu masculin est particulièrement bien pourvu avec des éléments de mouture fragmentés et disposés sous le

thorax, un percuteur dans sa main gauche, une céramique complète entre ses chevilles, les fragments d'une grande jarre brisée de chaque côté de son corps, et également une lame de silex brisée. Il se pourrait qu'il ait bénéficié d'un statut particulier. Les deux autres individus (femme et enfant) possèdent également du mobilier (faune, lithique, céramique), l'individu immature présentant des rappels avec les deux adultes, une côte de bovidé similaire à celle trouvée dans la sépulture de l'individu féminin et un percuteur identique à celui de l'individu masculin.

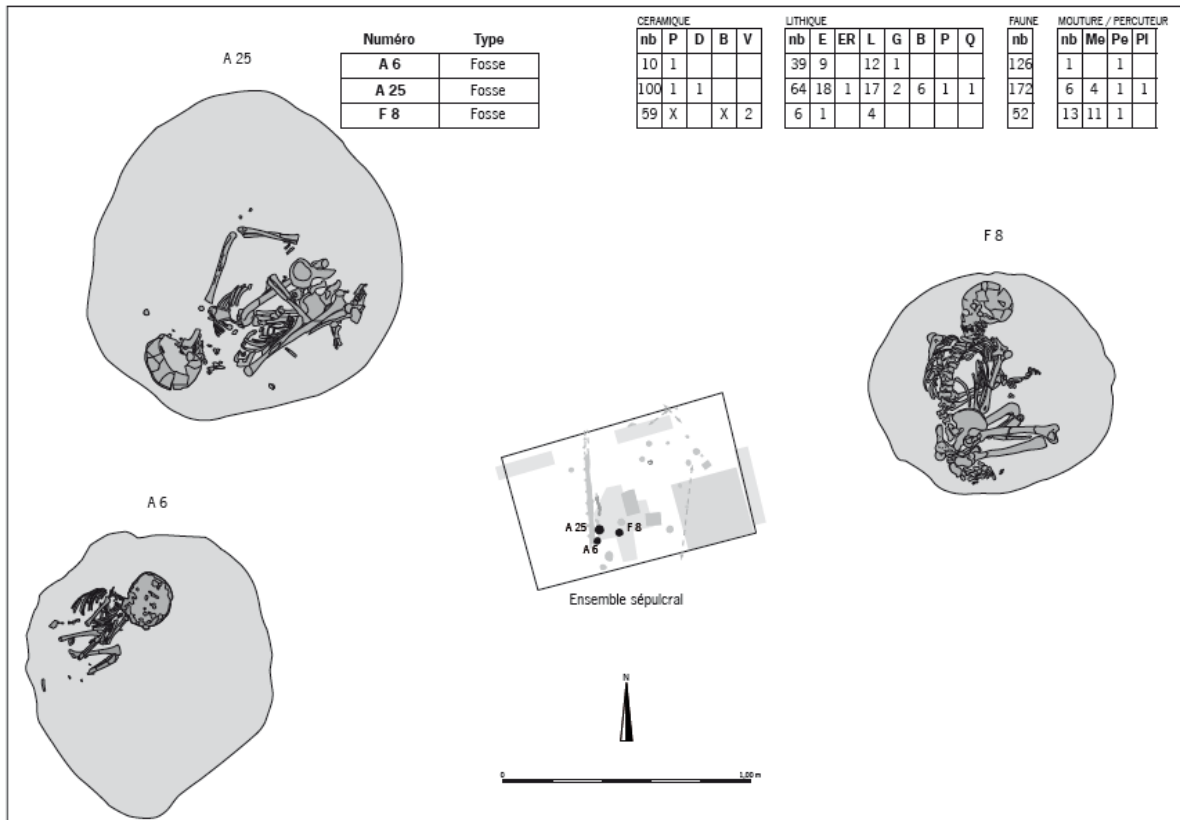


Figure 39. Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" (Drôme), plan des trois sépultures et leur position dans le site (Cordier *et al.* 2012, Inrap)

La plus ancienne sépulture néolithique connue en moyenne vallée du Rhône date du Cardial récent et se situe dans l'abri de la Vessigné en Ardèche (cf. contexte ; Gilles *et al.* 1989 ; Beyneix 2008). Le défunt est en position fléchée sur le côté droit, dans une petite fosse ovale. L'unique autre sépulture connue pour les périodes anciennes du Néolithique dans la région se trouve à Barret-de-Lioure dans la Drôme et est datée de l'Épicardial. Il s'agit d'un jeune adulte en décubitus latéral gauche, dans une fosse aménagée avec des pierres, en plein air à l'aplomb d'un rocher (Pahin-Peytavy et Mahieu 1991).

Au Chasséen, les traditions se diversifient. Une grande hétérogénéité des lieux d'inhumation, des architectures, des traitements du cadavre ou encore du mobilier est observée dans la vallée du Rhône (Boujot *et al.* 1991 ; Beyneix 1997, 2007). En plein air, on trouve des sépultures disséminées parmi des structures domestiques ou des petites nécropoles à l'écart des habitats (Beyneix 2007). À ce titre, Loriol-sur-Drôme s'insère parfaitement dans cette

variabilité. Les sépultures du Chasséen ancien sont rares. On connaît un sujet adulte inhumé dans une fosse qui semble plus oblongue qu'au Clos Chauvin, à la Maladrerie à Chateauneuf-du-Rhône (Ronco 2008). Le site de Barret-de-Lioure a également fourni un individu immature d'environ cinq ans qui pourrait être daté du Chasséen ancien (Pahin-Peytavy et Mahieu 1991). Les autres sépultures de la moyenne vallée du Rhône sont toutes de phases plus récentes du Chasséen, et présentent des points communs notables avec les trois sépultures de Loriol-sur-Drôme. Les fosses sont circulaires et peu profondes, les individus en position contractée et on y trouve des éléments de meule brisée, des restes de bovins et de la céramique (Beeching 2003 ; Baray et Boulestin 2010). Il semble donc qu'une continuité puisse être observée au niveau des gestes funéraires au Chasséen (Gleize dans Cordier *et al.* 2012). Plus au sud, le Chasséen ancien offre des similarités telles que les fosses circulaires, des couvertures de fosses, du type de mobilier ou de son bris volontaire... (Gleize dans Cordier *et al.* 2012). La particularité du site réside dans la proximité de ces trois sépultures, même s'il est possible qu'elles appartiennent à un plus grand ensemble funéraire, qui pose la question évidente de leur relation. La fourchette chronologique très étroite dans laquelle elles se situent les rend clairement sub-contemporaines. Une relation de parenté peut être parfaitement supposée, ce qui s'avèrerait être un cas unique dans le paysage chasséen de moyenne vallée du Rhône.

Dans un deuxième temps, ce groupe funéraire constituant le plus ancien site sépulcral chasséen en moyenne vallée du Rhône, il est d'un intérêt majeur dans la documentation génétique de l'histoire de la diffusion des groupes néolithiques dans l'axe rhodanien. Les groupes cardiaux ont déjà occupé ce territoire dès 5 200 cal. BC (Perrin 2008), mais aucune donnée paléogénétique n'est connue pour des périodes aussi anciennes. Les seules données cardiales (avant 5 000 cal. BC ; Gamba *et al.* 2012 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015) puis épicaudales (5 000 - 3 700 cal. BC ; Di Benedetto *et al.* 2000 ; Lacan *et al.* 2011a ; Gamba *et al.* 2012 ; Hervella *et al.* 2012) sont disponibles en Espagne et en Italie. Les autres données se trouvent ensuite en Alsace et en Allemagne, ou celles obtenues dans ce travail dans le Bassin parisien. Le Chasséen, culture succédant chronologiquement au Cardial dans le sud de la France, est étendu sur une très grande part du territoire français, de l'Atlantique à la Normandie, en passant par le Bassin parisien et le Massif central, attestant de nombreux échanges. La vallée du Rhône est un axe de passage majeur entre la sphère méditerranéenne et le nord de la France (Beeching *et al.* 1991). Le site de Loriol-sur-Drôme constituerait donc un premier jalon à la fois chronologique et géographique dans le paysage des données de l'ADN ancien du sud de l'Europe et participerait à l'illustration des mouvements de populations au Néolithique.

Le projet d'analyses ADN sur les restes de Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin" n'a pas été anticipé avant la fouille mais s'est imposé comme une évidence au cours de celle-ci. L'ensemble des prélèvements sur les trois individus a donc été effectué après l'étape de terrain, sans que les précautions adéquates aient pu être prises (prélèvement propre et conservation au froid).

2. Résultats

Nous avons appliqué le protocole de base de nettoyage, de broyage et d'extraction de l'ADN sur les trois individus (A6 = une extraction, A25 = trois, F8 = une), puis avons utilisé le multiplex M24 pour obtenir les SNPs de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y (cf. II.2-2.4.1.2). Un seul individu a fourni des résultats exploitables, la femme A25, qui présente un haplogroupe mitochondrial H (Tableau 5). Pour les deux autres individus, l'homme et l'enfant, l'ADN ne s'est pas révélé suffisamment conservé (profils très partiels et non reproductibles) pour envisager le typage des lignées maternelles.

		SNPs																				chr Y				
		ADN mt																		F		K				
		L2	L3	M			N					R														
		L2*	L3*	M*	C	D	N*	A	N1*	I	W	X	R*	RO*	HV*	H	V	B	R9	J	T	U*	K	F	K	
		2758	3594	10400	13263	5179	10873	4248	10238	10034	3505	6371	12705	11719	14766	2706	4580	8280	13928	12612	1888	11467	10550	M213	M9	
		C/T	T/C	C/T	A/G	C/A	C/T	T/C	T/C	T/C	A/G	C/T	T/C	A/G	T/C	G/A	G/A	C/G	G/C/A	A/G	G/A	A/G	A/G	C/T	C/G	
A 6	Loriol_270	T		C	A			T				A	C		AG	C	G			G	A	G	A	A		
	Loriol_270_2	T		C	A			T	T			A	C			C				G	A	G				
	Loriol_270	T			A			T				A	C			C	A						A	A		
	Loriol_270_2	T	C	C	A	C		C	T			A	C	C		C				G		G	A	A		
A 25	Loriol_271	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			
	Loriol_271_2	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G
	Loriol_271	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G
	Loriol_271_2	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G
	Loriol_526	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G
	Loriol_526_2	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G
	Loriol_527	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G
Loriol_527_2	T	C	C	A	C	T	T	T	T	A	C	C	G	C	A	G	C	G	A	G	A	A			G	
F 8	Loriol_272			C	A			T								G	C	G	A	G	A	A				
	Loriol_272_2				A	C		T	T			A	C			G	G		G		G		A			
	Loriol_272			C	A							A	C	C		G					G	A				
	Loriol_272_2				A				T				C	G		G	G						A			

Tableau 5. Résultats des SNPs selon le multiplex M24 sur les échantillons de Loriol-sur-Drôme.

Des PCR ont été effectuées pour caractériser la séquence HVR-I de l'individu A25, et la séquence obtenue est CRS, avec un taux d'obtention de 100 %, pour chaque PCR pour chacun des quatre fragments, sans aucune déamination (Tableau 6). Pour des études sur l'ADN ancien, un tel taux est surprenant, voire suspect. La présence d'une mutation à un SNP du chromosome Y renforce le caractère suspect de ces résultats. Nous avons donc comparé cette séquence à celle des manipulateurs des vestiges, et il se trouve qu'effectivement, le manipulateur 5 qui a effectué les prélèvements possède le même profil mitochondrial (Tableau 7).

sujet	Extrait	aa	bb	cc	dd	hg_SNP
Loriol A 25	T271	CRS	CRS	CRS	CRS	H
		CRS	CRS	16259.1G	CRS	H
	T526	CRS	CRS	CRS	CRS	H
	T527	CRS	CRS	CRS	CRS	H

Tableau 6. Résultats des PCR faites sur la séquence HVR-I de l'individu A 25 de Loriol-sur-Drôme

Nom	Haplotype HVR-I	hg
Manipulateur 1	16209C	H
Manipulateur 2	16093C, 16189T, 16270T, 16274A	U5
Manipulateur 3	16189C, 16234T	H
Manipulateur 4	16069T, 16126C, 16145A	J1c*
Manipulateur 5	CRS	H

Tableau 7. Séquences HVR-I des manipulateurs de Loriol-sur-Drôme

Cet ensemble d'arguments (un profil ADN parfait, la présence de SNPs du chromosome Y, l'absence de déamination, la correspondance avec le profil d'un manipulateur) nous amène à penser que l'ADN endogène de cet individu était trop ou complètement dégradé pour être exploité et que la PCR captait uniquement le signal de l'ADN moderne contaminant. Nous avons donc considéré cette séquence comme contaminée, et ne l'avons pas retenue. Il semble que dans ce cas précis, le processus de décontamination préalable aux analyses ait été inefficace. C'est l'unique cas de contamination par de l'ADN exogène moderne qui ait été détecté parmi tous nos échantillons.

Il n'y a malheureusement aucun résultat exploitable pour le site de Loriol-sur-Drôme, et toutes les questions posées précédemment restent en suspens, dans l'attente de nouvelles analyses sur de nouveaux gisements, ou dans l'attente d'analyses avec des méthodes plus performantes sur ces échantillons (approche paléogénomique).

LES SÉPULTURES DE LORIOL-SUR-DRÔME

Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin", Néolithique moyen, rattaché au Chasséen ancien (4 230 - 3 960 cal. BC)

- Ensemble funéraire composé de 3 sépultures individuelles riches en mobilier céramique, lithique, faunique et de mouture et regroupant 1 homme, 1 femme et 1 enfant → structure familiale ?
 - Groupe sépulcral le plus ancien de la moyenne vallée du Rhône → intérêt majeur dans la caractérisation culturelle et génétique du Chasséen ancien dans l'axe rhodanien, documentant les groupes néolithiques qui remontent vers le nord
- Un seul profil mitochondrial obtenu sur les trois individus (SNPs) mais non retenu car lié à une contamination

LORIOL-SUR-DRÔME BURIALS

Loriol-sur-Drôme "Le Clos Chauvin", Middle Neolithic, connected to the Early Chasséen culture (4 230 - 3 960 cal. BC)

- Funerary group composed of 3 individual burials, rich in pottery, lithics, fauna and grinding artifacts, grouping 1 male, 1 female and 1 child → family structure?
 - The earliest sepulchral group in the middle Rhone Valley → clear interest for the cultural and genetic characterization of the Early *Chasséen* culture in the Rhone Valley, documenting Neolithic groups moving northward
- Only one mitochondrial profile obtained from the three individuals (SNPs) but rejected due to clear signs of contamination

Chapitre 3. La nécropole de Gurgy "Les Noisats" - Premières données paléogénétiques du Bassin parisien pour le Néolithique moyen

1. Introduction et questionnements

Le site de Gurgy "Les Noisats" se trouve dans le département de l'Yonne, au sud-est du Bassin parisien (Figure 7). Il a fait l'objet d'une fouille programmée menée en quatre campagnes entre 2004 et 2007 par S. Rottier, anthropologue (UMR ArTeHis, puis UMR 5199 - PACEA à partir de 2007). La nécropole est datée du Néolithique moyen et couvre une période de 5 100 à 4 000 cal. BC. À ce jour, c'est la plus grande nécropole connue pour la période dans la région. Plusieurs articles ont fait état de cette découverte (Rottier *et al.* 2005 ; Rottier 2006, 2007) et de récents travaux se sont déjà intéressés à différents aspects portant sur l'organisation spatiale et biologique du site. Les travaux de M. Le Luyer, docteur à PACEA (UMR 5199), s'intéressent à la microstructure dentaire et ont permis de proposer des affinités biologiques entre plusieurs individus (Le Luyer *et al.* 2014 ; Le Luyer 2016). Ils peuvent être mis en parallèle avec les analyses isotopiques actuellement menées par L. Rey, doctorante à PACEA (UMR 5199) ayant démontré l'homogénéité du régime alimentaire du groupe (Rey *et al.* 2014). M. Le Roy, docteur à PACEA (UMR 5199), a quant à elle mené une approche spatiale du site, grâce à un système d'information géographique, et s'est également intéressée à la place des individus immatures et à leur statut social au sein de la nécropole (Le Roy *et al.* 2014 ; Le Roy 2015). Elle a également démontré le regroupement préférentiel des enfants près des hommes. Tout ces travaux seront discutés et mis en perspective avec nos propres résultats dans la synthèse sur le site de Gurgy à la fin de cette section. L'ensemble de ces études pluridisciplinaires sur Gurgy a notamment été rendu possible grâce à un projet de plus grande envergure dirigé par S. Rottier sur les questions d'identité et de mobilité en contexte de transition culturelle du Mésolithique aux âges des métaux grâce aux vestiges humains. Ce projet, nommé Diversité biologique et culturelle de l'Homme de la fin de la Préhistoire à la Protohistoire (DHP), a été soutenu par l'Université Bordeaux 1 et le LaScArBx et a bénéficié d'une aide de l'Etat gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d'avenir portant la référence ANR-10-LABX-52 de 2012 à 2014.

Gurgy "les Noisats" a été daté par radiocarbone, au plus large entre 5 199 et 3 984 cal. BC (cf. Annexe 5) et sa phase d'occupation la plus importante est concentrée entre 4 900 et 4 500 cal. BC. Comme nous l'avons évoqué au début de ce travail (cf. I.1-2.3), cette région est, d'un point de vue culturel, une zone sous multiples influences. Bien que la période d'occupation du site soit longue, il nous est impossible d'y distinguer une influence culturelle

propre du Bassin parisien plus qu'une autre. Il n'y a pas de traces archéologiques diagnostiques (céramiques, lithiques...), alors que les dates de plusieurs cultures coïncident : la culture VSG (4 950 - 4 650 cal. BC, Dubouloz 2003) ou la tradition Cerny (4 700 - 4 200 cal. BC, Constantin *et al.* 1997), par exemple. Cette dernière, avec ses grands monuments de type Passy ou ses sépultures sous dalle de type Malherbes n'apparaît pas à Gurgy, qui est une nécropole sans aucun monument apparent (Figure 40). La présence de quelques sépultures en alcôve fait penser au RRBP (Thevenet 2004, 2010), mais des différences de structure et une absence d'autres éléments de comparaison avec cette culture plus ancienne et plus au nord ne permettent pas un rapprochement clair. D'un autre côté, on trouve à Gurgy des coffres en matériau périssable, semblables à ceux que l'on trouve dans la nécropole de Monéteau à quelques kilomètres de là et interprétée comme nécropole chasséenne (Augereau et Chambon 2011). Ceux-ci peuvent être rapprochés des cistes de Chamblandes, dont l'aire de répartition se trouve plus au sud dans les Alpes suisses et le Bassin lémanique, mais dont on trouve aussi des traces dans le Massif central (Moinat et Chambon 2007).

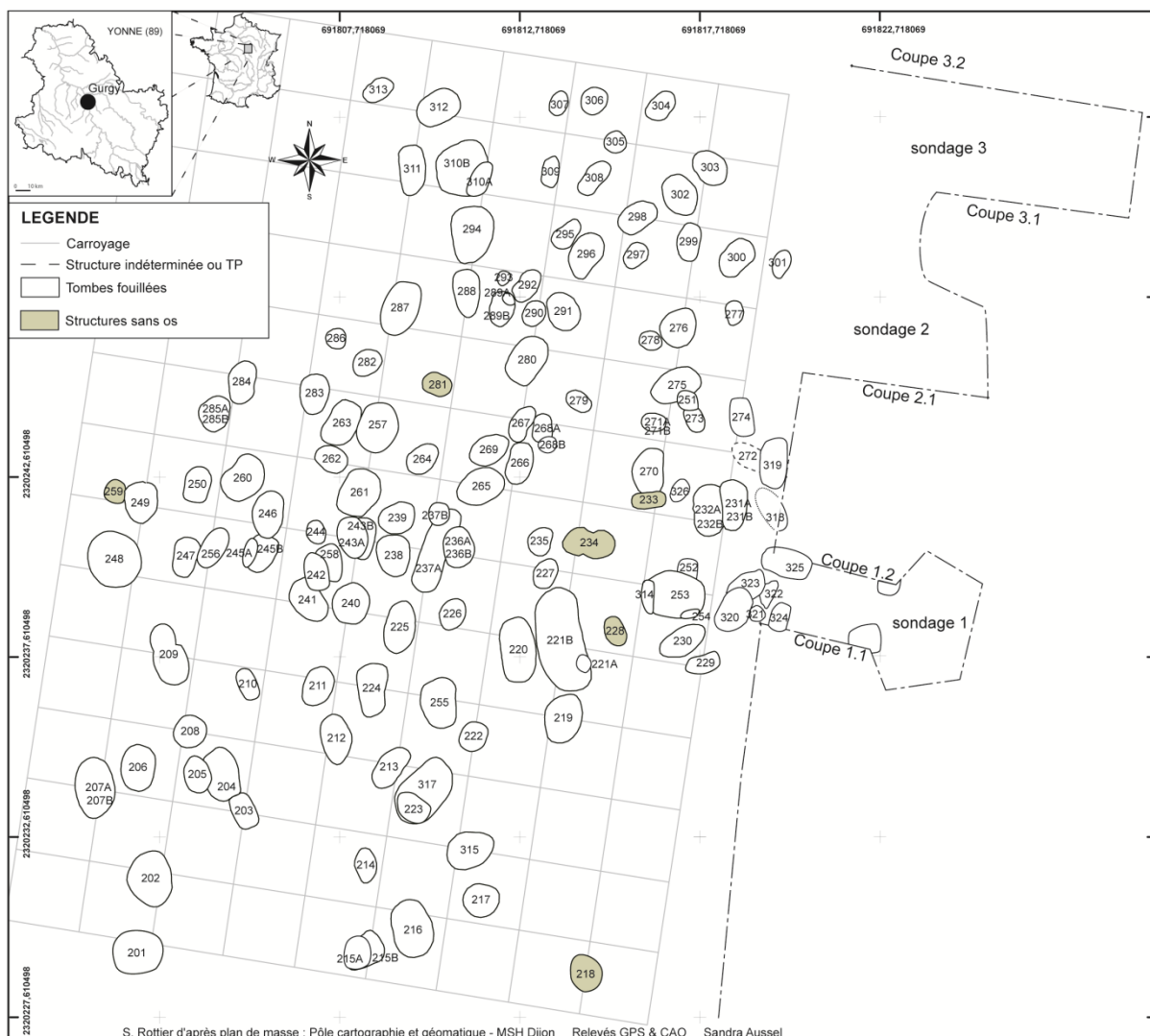


Figure 40. Gurgy "les Noisats" (Yonne), plan de la nécropole néolithique.
(S. Rottier)

Cette grande nécropole pour la période comprend 134 fosses, avec un total de 128 squelettes humains (Figure 40). Parmi eux se trouvent 30 hommes, 20 femmes et 23 individus de sexe indéterminé, en comptant les individus adultes et grands immatures. Un total de 62 sujets immatures a pu être défini. Les tombes sont individuelles ou doubles, et ainsi que nous l'avons esquissé précédemment, différents types de fosses coexistent : simple, à cuvelage ou en alcôve. Les dimensions des fosses sont variables en fonction de leur type, allant de 0,71 à 2,83 mètres de long pour les individus adultes. L'ensemble des individus s'est décomposé en espace vide, et pour la plupart dans un contenant en matériau périssable. La majorité des corps est étendue sur le côté gauche avec les membres hyper-fléchis, bien que l'on trouve des exceptions, comme des individus sur le dos ou avec les membres supérieurs plus ou moins fléchis (Figure 41). Leur orientation est principalement nord-sud, et là encore, on trouve des individus orientés est-ouest ou dans des orientations intermédiaires. Le mobilier funéraire est assez rare, et composé essentiellement de restes fauniques, de silex, ainsi que d'ocre, de céramique et de coquillages dans quelques cas. La présence d'éléments exceptionnels est à noter, tels qu'une crache de cerf, des canines de suidés, des incisives de castor, une hache, une coquille Saint-Jacques ou encore un gobelet complet en céramique. L'ensemble de ces données archéo-anthropologiques n'a pas encore permis à ce jour de comprendre l'organisation interne du site ou sa chronologie.



Figure 41. Gurgy "Les Noisats" (Yonne), sépultures GLN 245B (à gauche) et GLN 255 (à droite), illustration de la variabilité des positions des inhumés.
(Cl. Rottier)

Pour l'analyse paléogénétique, 102 individus ont pu être traités sur les 128 disponibles. Ceux qui n'ont pas été retenus étaient dans un état de conservation insuffisant pour un prélèvement. Les restes dentaires de 100 individus ont pu être prélevés, que ce soit les individus matures comme les immatures, et le matériel osseux n'a dû être analysé que pour deux individus (cf. Annexe 3).

L'analyse paléogénétique des vestiges de Gurgy ouvre des perspectives très intéressantes à plusieurs niveaux. Tout d'abord les 128 individus de Gurgy fournissent un terrain d'étude idéal pour l'ADN ancien. En effet, la conservation souvent mauvaise de l'ADN ancien laisse présager des taux d'obtention de résultats toujours en deçà du nombre total d'individus analysés. Le grand nombre d'individus au départ, dans cette région tempérée, nous laisse espérer un nombre important de séquences au terme de l'étude. Un nombre important de séquences pourrait permettre de discuter de la composition génétique du site d'un point de vue populationnel, ce qui serait une approche totalement inédite dans le paysage actuel de la paléogénétique. De plus, les conditions de prélèvement ont été idéales pour éviter d'une part la contamination (prélèvement propre) et d'autre part pour limiter la dégradation post-fouille de l'ADN (avec une conservation des échantillons à -20°C dès le prélèvement).

La situation géographique du site de Gurgy en plein cœur du Bassin parisien sur la frange occidentale d'influence du courant danubien quelques siècles auparavant est également un point important, à deux niveaux. Le premier niveau répond à un questionnement d'ordre phylogéographique. Les données de l'ADN ancien sont très peu nombreuses dans la partie nord-ouest du continent européen, voire quasi inexistantes, mis à part trois séquences mitochondriales disponibles sur la façade atlantique française (Deguilloux *et al.* 2010). Les données présentées dans ce travail sur le site d'Obernai en Alsace n'étaient pas disponibles lorsque nous avons effectué l'étude de Gurgy, elles n'ont donc pas pu être prises en compte dans cette analyse. D'après les données archéologiques, la culture rubanée puis les cultures qui en dérivent se sont diffusées jusque sur la façade atlantique au début du V^e millénaire, occupant la majeure part de la France (Thevenet 2010 ; Thomas 2011 ; Marchand 2014). Le site de Gurgy, par son emplacement dans le Bassin parisien, se trouve donc être un jalon chronologique et géographique de la diffusion du Néolithique dans cette partie ouest du continent et va permettre de documenter les descendants des groupes rubanés. Il est également soumis aux influences culturelles du sud (Chasséen ou régions alpines avec les pratiques funéraires des cistes de Chamblandes que l'on retrouve jusque dans le Bassin parisien), qui permettent d'établir un panel d'hypothèses sur les groupes ayant pu avoir un impact sur sa constitution.

Le second niveau se situe à une échelle plus locale et concerne la complexité du contexte culturel dans lequel se trouve la nécropole. Les multiples influences culturelles auxquelles est soumise la région créent un terrain d'étude très complexe en ce qui concerne les questions liées à la caractérisation génétique des groupes humains qui y sont implantés. Gurgy ajoute à ce tableau la difficulté de sa spécificité culturelle. En l'absence de caractérisation

précise, des questions particulières se posent : qui sont ces individus et d'où viennent-ils ? La paléogénétique peut tenter d'apporter des éléments de réponse d'ordre biologique et proposer un nouveau regard sur cette population.

Au niveau intra-site également, les lignées maternelles et paternelles peuvent apporter un éclairage nouveau sur l'organisation de la nécropole, reflétant potentiellement une structuration sociale ou des modes matrimoniaux particuliers. En l'absence de logique d'organisation (décelable avec des indices archéologiques ou chronologiques), il se peut que la nécropole fonctionne selon une disposition régie par les données biologiques, comme des regroupements familiaux, ou par des lignées paternelles (de type patrilocal) ou maternelles (de type matrilocal). Les données archéologiques, si elles n'aident pas à la lecture de l'organisation du site, sont cependant assez nombreuses pour être compilées aux données biologiques et étoffer ainsi les éléments d'analyse du site.

2. Gurgy : point de rencontre des deux courants de Néolithisation ?

La première étape a été d'acquérir les données paléogénétiques. Nous avons donc publié les données brutes dans notre premier article. Nous avons également construit notre réflexion pour répondre aux questions qui se posaient initialement : qui sont les individus qui composent le groupe de Gurgy "Les Noisats" ? D'où viennent-ils ? Quelle est leur histoire ? Nous avons également essayé de répondre aux questionnements concernant la compréhension du site : les données produites par la paléogénétique apportent-elles des éclaircissements sur l'organisation du site ? Peut-on identifier des regroupements spatiaux expliqués par des noyaux familiaux ? par des groupes génétiquement reliés ? Observe-t-on des modes matrimoniaux particuliers ?

Cet article a permis de poser toutes les bases des discussions suivantes concernant le groupe néolithique de Gurgy.

2.1. Article : *When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin* - **Maité Rivollat**, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Audrey Safi, Didier Saint-Marc, Antoine Brémond, Christine Couture-Veschambre, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux

État : Publié dans *PLoS ONE* en 2015 : 10(4): e0125521. doi:10.1371/journal.pone.0125521
Supporting Information disponibles dans l'Annexe 3.

RESEARCH ARTICLE

When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin

Maité Rivollat*, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Audrey Safi, Didier Saint-Marc, Antoine Brémond, Christine Couture-Veschambre, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux

De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie—UMR 5199, University of Bordeaux, Bordeaux, France

* maite.rivollat@u-bordeaux.fr



 OPEN ACCESS

Citation: Rivollat M, Mendisco F, Pemonge M-H, Safi A, Saint-Marc D, Brémond A, et al. (2015) When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin. *PLoS ONE* 10(4): e0125521. doi:10.1371/journal.pone.0125521

Academic Editor: Ludovic Orlando, Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, DENMARK

Received: October 7, 2014

Accepted: March 14, 2015

Published: April 30, 2015

Copyright: © 2015 Rivollat et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: The sequences were deposited in the GenBank database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>); accession numbers KP863031-KP863069).

Funding: This study benefitted from excavation grant support from the region of Bourgogne, France, and the Service Régional de l'Archéologie de Bourgogne (89 198 008). This research is funded by a ministerial grant from the Research National Agency as a program of prospects investments ANR-10-LABX-52 (project 'Diversité biologique et culturelle de l'Homme

Abstract

An intense debate concerning the nature and mode of Neolithic transition in Europe has long received much attention. Recent publications of paleogenetic analyses focusing on ancient European farmers from Central Europe or the Iberian Peninsula have greatly contributed to this debate, providing arguments in favor of major migrations accompanying European Neolithization and highlighting noticeable genetic differentiation between farmers associated with two archaeologically defined migration routes: the Danube valley and the Mediterranean Sea. The aim of the present study was to fill a gap with the first paleogenetic data of Neolithic settlers from a region (France) where the two great currents came into both direct and indirect contact with each other. To this end, we analyzed the Gurgy 'Les Noisats' group, an Early/Middle Neolithic necropolis in the southern part of the Paris Basin. Interestingly, the archaeological record from this region highlighted a clear cultural influence from the Danubian cultural sphere but also notes exchanges with the Mediterranean cultural area. To unravel the processes implied in these cultural exchanges, we analyzed 102 individuals and obtained the largest Neolithic mitochondrial gene pool so far (39 HVS-I mitochondrial sequences and haplogroups for 55 individuals) from a single archaeological site from the Early/Middle Neolithic period. Pairwise F_{ST} values, haplogroup frequencies and shared informative haplotypes were calculated and compared with ancient and modern European and Near Eastern populations. These descriptive analyses provided patterns resulting from different evolutionary scenarios; however, the archaeological data available for the region suggest that the Gurgy group was formed through equivalent genetic contributions of farmer descendants from the Danubian and Mediterranean Neolithization waves. However, these results, that would constitute the most ancient genetic evidence of admixture between farmers from both Central and Mediterranean migration routes in the European Neolithization debate, are subject to confirmation through appropriate model-based approaches.

de la fin de la Préhistoire à la Protohistoire; dir. SR; Université de Bordeaux 1, LaScArBx-ANR; 2012–14) and has also been performed thanks to the PhD research grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche for MR. Part of the experiments (SNPs analyses) presented were performed at the Genomic and Sequencing Facility of Bordeaux (grants from the Conseil Régional d'Aquitaine n°20030304002FA and 20040305003FA and from the European Union, FEDER n°2003227 and from Investissements d'avenir, Convention attributive d'aide N°ANR-10-EQPX-16-01). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Introduction

The nature and mode of Neolithic expansion in Europe, also referred to as the "Neolithic Revolution", have been highly debated since the beginning of the twentieth century [1]. The Neolithic way of life, *i.e.*, the diffusion of agriculture and farming and potentially the Neolithic people, has been shown to spread from the Near East innovation center according to two major routes of diffusion: the Continental route, following the Danube river, associated with the LBK (*LinearBandKeramik*) culture in Central Europe; and the Mediterranean route, along the Mediterranean coastlines, associated with the *Impressa* and *Cardium* cultures in southern Europe [2,3]. Although traditionally investigated from an archaeological standpoint, this field has substantially benefited from the study of genetics, which has notably contributed to the elaboration of a wide panel of Neolithic diffusion models through the indication of either little genetic contribution from Neolithic farmers to local hunter-gatherers (*i.e.*, cultural diffusion) or various degrees of genetic admixture between expanding farmers and local resident groups of hunter-gatherers (*i.e.*, leapfrog colonization or demic diffusion) [4–6]. Although genetic studies concerning extant European populations generally agree on the contribution of Neolithic farmers to the European gene pool, the degree of this contribution remains highly debated (from 20 to 70% depending on the genetic markers, the methods used and the populations targeted [6–8]). However, recent studies using appropriate model-based approaches, explicitly accounting for drift and admixture, concluded in the congruence between NRY (Non-recombining Region of the Y chromosome) and mtDNA (mitochondrial DNA) data, as both favor the demic diffusion model [9]. These authors also noted a clear decrease in the Neolithic contribution with geographic distance from the Near East (for both molecular markers). This observation suggests that both males and females admixed with the local Palaeolithic populations that inhabited Europe at that time, resulting in the progressive dilution of Near Eastern genes.

Interestingly, with recent advances in molecular biology, ancient DNA (aDNA) data have provided a deeper understanding of the processes involved in the Neolithic diffusion into Europe. Indeed, aDNA data obtained from Early and Middle Neolithic groups can provide direct insights into the gene pool of Neolithic pioneers. Thus, mtDNA data from early Neolithic groups associated with either the Danubian expansion route [10–16] or the Mediterranean route [17–19] have provided substantial evidence for (i) a turnover of mitochondrial genetic diversity with the spread of farmers from the Near East, and (ii) distinct gene pools associated with farmer groups correlated with either the Danubian or Mediterranean expansion waves. If a clear genetic discontinuity of maternal lineages at the advent of farming is regularly highlighted (genetic discontinuity between hunter-gatherers and early farmers mitochondrial lineages [10,14]), the evidence from Middle and Late Neolithic sites in Germany supports the increasing assimilation of female hunter-gatherers [11,20]. Mitochondrial data would therefore suggest a slow but steady increase in hunter-gatherer assimilation following a first period of cohabitation. Nevertheless, the emerging genome data from a few Mesolithic and early farming individuals confirms that early European farmers were primarily of Near Eastern origin and also harbored west European hunter-gatherer-related ancestry [21,22]. Then, more powerful genomic data rather suggest genetic exchange between indigenous hunter-gatherers and Neolithic communities since the advent of farmers' expansion.

The two major migration waves (*i.e.*, Danubian and Mediterranean) may have come into contact in a region that currently encompasses the French territory [2,23]. On the one hand, the archaeological record indicates a clear cultural influence from late LBK in northeastern France, in particular in the Paris Basin (with the LBK-derived cultures RRBP '*Rubané Récent du Bassin Parisien*' and VSG '*Villeneuve-Saint-Germain*' at the end of the Early Neolithic) [24–26]. On the other hand, archaeologists have observed Mediterranean influences in the material

culture found in the Paris Basin [27–30]. Although these archaeological elements demonstrate contacts occurring between Paris Basin and southern France farmer groups, they do not allow for the distinction between pure cultural exchanges versus human group gene flow. By examining the genetic relationships of populations over time, aDNA data can provide insights into the processes involved in these exchanges [14,19]. However, only three mitochondrial sequences are available for Middle Neolithic human remains from Western France [31], and no Early Neolithic aDNA data from the French territory have been published so far.

In this context, the necropolis of Gurgy 'Les Noisats' holds a key position [32]. This site is dated between 5,000 and 4,000 cal. BC, with a main occupation phase ranging from 4,900 to 4,500 cal. BC (*i.e.*, during French Early/Middle Neolithic transition). It is localized along the Yonne River in the southern part of the Paris Basin, in the westernmost part of LBK influence (S1 Fig and S2 Fig). As opposed to the funerary monuments observed during this period in the Paris Basin [33], Gurgy is a monument-lacking necropolis grouping the burials of 128 individuals (S3 Fig). The morphology of burials could permit to draw parallels between Gurgy and western Switzerland funerary practices [34]. The homogeneity characterizing the Gurgy group (related to burial dates, funerary practices or biology; personal data) suggests that a unique population with a common cultural background used the necropolis. We genetically analyzed a total of 102 individuals to describe the maternal lineages comprising this ancient farmer group. The mitochondrial data suggested different evolutionary scenarios to explain the Gurgy gene pool make up. One scenario proposing that Gurgy necropolis reflects the genetic mixing of Neolithic farmers deriving from both Danubian and Mediterranean expansion routes finds particular resonance in archaeological data available for this region.

Material and Methods

Archaeological samples

Gurgy "Les Noisats" is a necropolis site in the southern Paris Basin, on the Yonne department, in Northeast France. Carbon-14 dates of human remains from this site range between 5,000 and 4,000 cal. BC (S1 Table), but the most intensive occupation period ranges from 4,900 to 4,500 cal. BC, *i.e.*, the Early/Middle Neolithic transition in this geographic region (see S1 File for detailed archaeological context). The arrival of the "Neolithic package" in the Paris Basin, from 5,100 BC, has been associated with LBK-derived culture, called *Rubané Récent du Bassin Parisien* or RRBP [23,35–37]. Around 4,900 BC, *i.e.*, at the end of the Early Neolithic period, a new culture called *Villeneuve-Saint-Germain* (VSG) developed in the region presenting funerary aspects clearly in the continuity of the Early Neolithic period [26]. Around 4,700 BC monumental funerary structures appeared in the Paris Basin along with the *Cerny* culture, characterized by two major types of monuments: *Structures de Type Passy* (STP) and the *Male-sherbes* burials (see S1 File for details). For the period, the Gurgy necropolis corresponds to a third and more inconspicuous funerary profile observed in the region: a monument-lacking necropolis, without monument and any structuring of funerary space [33,38]. The tomb configuration discovered in the site may echo the western Switzerland and the Chamblandes cists [34]. During the same period, on the Southern part of France, the first *Impressa* settlements give way to Cardial culture around 5,500 BC [39], and from 4,900 BC the *Chasséen* culture shows an important regional diversity with a large occupation area in Southern France [40].

A total of 134 pits were excavated in the Gurgy necropolis, uncovering 128 individuals. We sampled teeth in the alveolar position, but when these samples were not available, we sampled isolated teeth or bone fragments. We acquired two samples per individual (S1 Table) for a total of 102 individuals. We followed all established aDNA guidelines to reduce contamination from the excavation site to the laboratory (S1 File). To trace the source and time of potential

contamination, everyone who was in contact with the samples has been genotyped (S2 Table). Details on the authenticity of the sequences are provided in the Supporting Information. The SRA (*Service Régional de l'Archéologie*) of the Bourgogne region granted authorization for the Gurgy site archaeological excavation and sampling, with the corresponding site number, 89 198 008.

Ancient DNA extraction

The samples were first submitted to a treatment of bleach and UV radiation. They were then reduced to powder and we followed the procedure of Mendisco *et al.* [41] to extract the DNA using the 'NucleoSpin Extract II kit' (Macherey-Nagel, Düren, Germany).

SNP analyses

Multiplex assays targeting informative and complementary mitochondrial and Y chromosome SNPs, facilitating the characterization of common European maternal and paternal lineages, were designed with MassArray assay design software (version 4.0). Genotyping reactions were performed using the iPLEX Gold technology (Sequenom, Inc San Diego, CA, USA). The reliability and accuracy of this MALDI-TOF MS-based SNP genotyping technique were particularly adapted to the minute amount of degraded aDNA molecules [41]. A total of 28 mitochondrial SNPs and 10 Y chromosome SNPs were targeted and positive profiles were confirmed at least four times per individual (two genotyping on at least two DNA extracts per sample). The targeted SNPs and the associated primers are detailed in the S3 Table. The hierarchical structure of the targeted SNPs constitutes a powerful internal control for contamination or erroneous results.

HVS-I Amplification and sequencing

We amplified four overlapping fragments [42] to characterize 392 bp (nps 16,009–16,400) of the mtDNA HVS-I control region (see S1 File for details on PCR amplification conditions). At least eight independent PCR reactions were performed per individual (four overlapping fragments—two extractions). All reported mutations were established according to the revised Cambridge Reference Sequence (rCRS) [43,44] and were deduced from the “consensus” among several sequences from multiple amplification products and extracts.

Population groupings

To compare population samples with Gurgy, we distinguished sample groups based on the lower time bound of the Gurgy site occupation period (*i.e.*, 4,000 years BC). We divided ancient hunter-gatherers (HG) and farmers (F) into six groups: European hunter-gatherers anterior to 4,000 BC ('PRE_HG'; N = 41) and European hunter-gatherers dated from after 4,000 BC ('POST_HG'; N = 30), Central European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC ('PRE_Central_F'; N = 147) and Central European Neolithic farmers dated from after 4,000 BC ('POST_Central_F'; N = 28), Southern European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC ('PRE_South_F'; N = 56) and Southern European Neolithic farmers dated from after 4,000 BC ('POST_South_F'; N = 49) (S4 Table). In addition, we used 20,535 modern HVS-I sequences (between nucleotide positions 16,024 and 16,380) from 78 modern populations from Europe and the Near East (S5 Table).

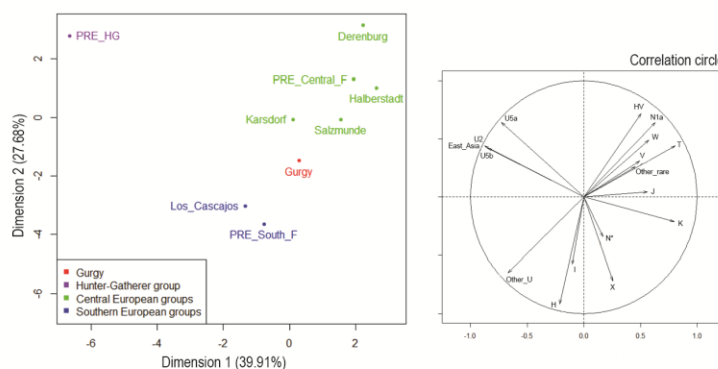


Fig 1. Principal Component Analysis (PCA) on the ancient mtDNA dataset. PCA performed with haplogroup frequencies and circle of correlation of the PCA. The ancient samples (S4 Table) included 'PRE_HG' for European Hunter Gatherers anterior to 4,000 BC (N = 41), 'PRE_Central_F' for Central European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC (N = 147), and 'PRE_South_F' for Southern European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC (N = 56). Some ancient groups anterior to 4,000 BC and sufficiently large enough for comparison at the population level are also shown (Derenburg, Halberstadt, Karsdorf, Salzmünde, from Germany [11, 12, 14, 15]; and Los Cascajos from Spain [19]).

doi:10.1371/journal.pone.0125521.g001

Statistical Analyses

We used Arlequin version 3.5.1.2 [45] to identify shared mtDNA haplotypes between Gurgy and other ancient and modern groups (S6 Table and S7 Table) and to compute population-specific pairwise genetic distances (F_{ST}). The software R version 3.1.2 (Pumpkin Helmet) was used for Principal Component Analysis (Fig 1 and S4 Fig) and Multidimensional scaling (Fig 2 and S5 Fig). The shared informative haplotype frequencies were used to create a map (S6 Fig) using the software Surfer 12 (Golden Software, Inc.). A median-joining network connecting the

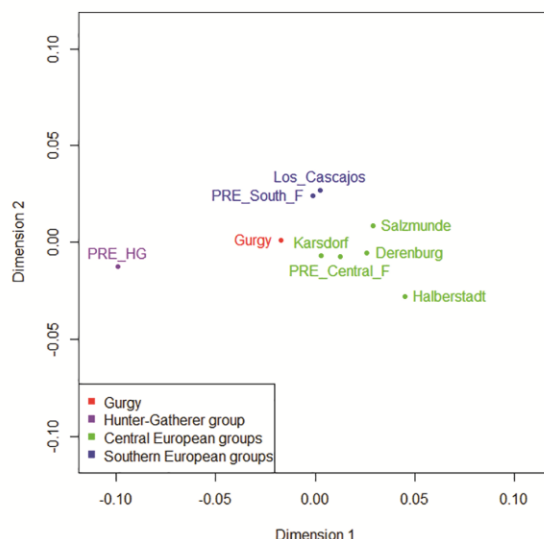


Fig 2. Multidimensional Scaling (MDS) on the ancient mtDNA dataset. MDS performed on the F_{ST} values between Gurgy and the ancient dataset (same as Fig 1).

doi:10.1371/journal.pone.0125521.g002

mitochondrial sequences anterior to 4,000 BC was constructed for nps 16,056–16,380 using NETWORK 4.6.1.3. (S7 Fig).

Results and Discussion

Gurgy genetic diversity

From the 102 sampled Gurgy human remains, 55 mitochondrial haplogroups were generated (S8 Table), and 39 of those individuals provided HVS-I sequences (nps 16,009–16,400) that met all requested aDNA authenticity criteria (S1 Table, S1 File and S3 Fig) [46]. The sequences were deposited in the GenBank database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>; accession numbers KP863031–KP863069). To our knowledge, this is the largest mtDNA Neolithic sample recovered from one archaeological site for the Early/Middle Neolithic period. This sample features 27 distinct mitochondrial haplotypes belonging to eight haplogroups (H, K, U, J, N1a, V, X and T). Unfortunately, no sample yielded Y chromosome DNA, suggesting that nuclear DNA might be less well conserved in these samples. Some individuals might be closely maternally related, as five distinct mtDNA haplotypes were shared by more than two individuals (S1 Table). Only three samples sharing a haplotype (K characterized by a 16,224C mutation) originated from spatially close or even superimposed burials (GLN244, GLN245A and GLN245B). Interestingly, the archaeological data obtained for these burials showed the absence of any disturbance between different successively established burials, strongly suggesting the preserved memory of the localization of these areas.

In the last 10 years, an increasing amount of paleogenetic data has been published, providing substantial insights into the genetic relationships between ancient hunter-gatherers, ancient farmers and modern Europeans [10–19,47–62]. We used this published data (detailed in S4 Table) to examine the genetic relationships between samples from Gurgy and other temporally and spatially related aDNA samples.

The Gurgy necropolis genetic diversity ($Hd = 0.9447 \pm 0.0284$) is similar to the genetic diversity values obtained for Early Neolithic groups from Central Europe (e.g., Derenburg-Meerstieg II $Hd = 0.9567 \pm 0.0238$ [14,15] and Halberstadt-Sonntagsfeld $Hd = 0.9613 \pm 0.0178$ [11,12]) but is slightly higher than that of the Los Cascajos group in Southern Europe ($Hd = 0.8234 \pm 0.0670$ [19]) (S9 Table). The Gurgy group shows nucleotide diversity ($\pi = 0.010056 \pm 0.005795$) intermediate between the values observed for LBK groups and farmers from southwestern Europe (S9 Table). We also observed that the Gurgy genetic diversity is close to the value calculated for the hunter-gatherer group PRE_HG ($Hd = 0.9305 \pm 0.0250$). This result is striking, as we observe analogous genetic diversity between a hunter-gatherer sample geographically (from Spain to Russia; S4 Table) and chronologically (from 38,000 BP to 4,450 BC; S4 Table) largely dispersed and a local group of Neolithic farmers who buried their dead in the Gurgy necropolis for approximately 500 years. This observation is consistent with population-genomic evidence suggesting lower diversity for hunter-gatherers than for farmers [21,22,63].

Relationship of Gurgy farmers with ancient European groups

To understand of the genetic relationships between the Gurgy group and other temporally and spatially related aDNA samples of hunter-gatherers and farmers, we divided published aDNA data into three groups anterior or contemporaneous to the Gurgy group (*i.e.*, anterior to 4,000 BC, the most recent date obtained for Gurgy sample remains): European hunter-gatherers anterior to 4,000 BC (PRE_HG; $N = 41$), Central European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC (PRE_Central_F; $N = 147$) and Southern European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC (PRE_South_F; $N = 56$) (Fig 3 and S4 Table). Four common basal mtDNA haplotypes were



Fig 3. Location of the sites anterior to 4000 cal BC. PRE_HG (purple): 1) La Braña, 2) La Pasiega, 3) La Chora, 4) Erralla, 5) Aizpea, 6) Oberkassel, 7) Reuland-Loschbour, 8) Bad Durrenberg, 9) Hohleinstein, 10) Hohler Fels, 11) Villabruna, 12) Paglicci, 13) Dolni Vestonice, 14) Spiginas, 15) Donkainis, 16) Kretuonas, 17) Uznyi Oleni Ostrov, 18) Popovo, 19) Kostenki, 20) Chekalino, 21) Lebyazhinka. PRE_South_F (blue): 22) Los Cascajos, 23) Paternabidea, 24) Chaves, 25) Can Sadumi, 26) Sant Pau del Camp, 27) Avellaner. PRE_Central_F (green): 28) Flomborn, 29) Wittmar, 30) Oberwiederstedt, 31) Unterwiederstedt, 32) Salzmünde, 33) Derenburg, 34) Halberstadt, 35) Naumburg, 36) Karsdorf, 37) Esperstedt, 38) Vedrovice, 39) Szarvas, 40) Ecsegfalva. References in S4 Table.

doi:10.1371/journal.pone.0125521.g003

shared between Gurgy, 'PRE_HG', 'PRE_Central_F' and 'PRE_South_F' groups (S6 Table). Three other haplotypes were shared between 'PRE_Central_F' and 'PRE_South_F' populations, and 20 haplotypes were specific to Gurgy farmers. The number of unique haplotypes encountered in the Gurgy group (similar to the Central and South European farmer groups) must be associated with the still weak aDNA dataset available for ancient European populations. A median-joining network connecting all ancient HVS-I sequences (from hunter-gatherers and farmers anterior to 4,000 BC) is proposed in S7 Fig. The resulting network is not completely satisfactory, as it only considers short HVS-I sequences, as responsible for creating artificial links between different haplogroups. Nevertheless, this network suggests that most of the Gurgy haplotypes are either shared with other ancient European farmers or likely derived from the sequences obtained from Central and South Europe farmers (S7 Fig).

Previous work has demonstrated the mtDNA distinctiveness of ancient hunter-gatherers (*i.e.*, 'PRE_HG') compared with Early/Middle Neolithic farmers [10,11,14,19]. This point is clearly illustrated via principal component analysis (PCA) and Multidimensional Scaling (MDS) performed on the ancient groups (Figs 1 and 2). Indeed, the PCA revealed that most of the

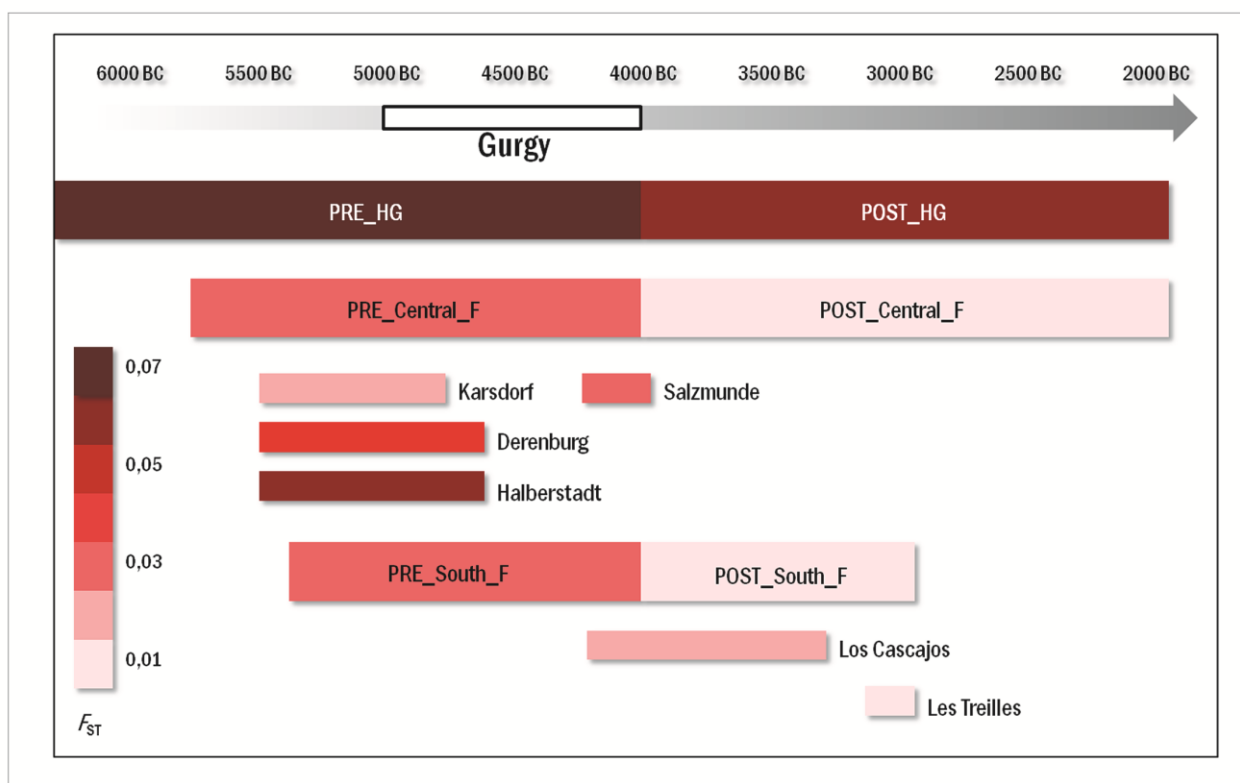


Fig 4. Pairwise F_{ST} distances. F_{ST} measured between Gurgy and ancient European hunter-gatherers / farmer groups (S4 Table and S10 Table). 'PRE_HG' for European hunter-gatherers anterior to 4,000 BC (N = 41), 'POST_HG' for European hunter-gatherers after 4,000 BC (N = 30), 'PRE_Central_F' for Central European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC (N = 147), 'POST_Central_F' for Central European Neolithic farmers after 4,000 BC (N = 28), 'PRE_South_F' for Southern European Neolithic farmers anterior to 4,000 BC (N = 56), and 'POST_South_F' for Southern European Neolithic farmers after 4,000 BC (N = 49). Ancient groups anterior to 4,000 BC, which were sufficiently large for comparison at the population level are also shown (Derenburg, Halberstadt, Karsdorf, Salzmünde, from Germany [11,12,14,15]; Los Cascajos from Spain [19] and Les Treilles from southern France [54]).

doi:10.1371/journal.pone.0125521.g004

variation in mtDNA haplogroup frequencies lied between ancient hunter-gatherers (PRE_HG) and farmer groups, including Gurgy (first component, Fig 1). Notably, 'PRE_HG' is characterized by specific haplogroups, such as U2, U4, U5 and several H, which are absent or rare in Gurgy or other farmer groups. Calculation of the pairwise F_{ST} values between ancient populations confirmed an important genetic distance between ancient European hunter-gatherers and Gurgy farmers (0.08016; Fig 2 and Fig 4 and S10 Table). These observations are consistent with the results from Bramanti *et al.* [10] and Haak *et al.* [14], who proposed the genetic discontinuity of maternal lineages between local hunter-gatherers and early farmers (a genetic distinction that decreased during later periods through progressive hunter-gatherers assimilation [11]). Notably, the F_{ST} value measured between Gurgy and PRE_HG groups was slightly lower than that measured between other ancient farmers groups (from Central and southern Europe) and PRE_HG. These results are consistent with the study of Rasteiro and Chikhi [9], showing a clear decrease in the Neolithic contribution / higher hunter-gatherer admixture with geographic distance from the Near East. The involvement of hunter-gatherers in the constitution of the Gurgy gene pool requires more powerful model-based approaches for further clarification. However, the important genetic distance measured between Gurgy and hunter-gatherer groups

clearly contrasts with the genetic similarities observed between Gurgy and Early Neolithic farmers from Central and Southern Europe.

The F_{ST} values calculated between Gurgy and (i) the 'PRE_Central_F' and (ii) the 'PRE_South_F' groups are almost perfectly equal (0.03333 and 0.03176, respectively) and much lower than the F_{ST} between Gurgy and the 'PRE_HG' group (Fig 4 and S10 Table). We also computed F_{ST} between Gurgy and ancient groups sufficiently large enough for comparison at the population level (specific archaeological sites providing more than 20 HVS-I sequences) (Fig 4). Interestingly, low F_{ST} values suggest similar genetic proximity between Gurgy and some LBK populations in Germany (Karsdorf, Salzmünde [11,12]) or Los Cascajos in Spain [19]). The MDS constructed using the F_{ST} value reported above places the Gurgy group in an intermediate position between southern and Central farmer groups (Fig 2).

The PCA presented above highlights another substantial degree of variation distinguishing 'PRE_Central_F' and 'PRE_South_F', following the two major migration waves associated with Neolithic diffusion in Europe (Fig 1). In the PCA, the population of Gurgy that shares haplogroups with both Southern and Central farmer groups also revealed an expected intermediate position. Notably, Gurgy showed three individuals carrying mutations characteristic of the N1a haplogroup, which is considered a genetic marker of the Danubian expansion route because it is common among Early Neolithic farmers from Central Europe (14 N1a sequences are currently associated with LBK groups [11,14,15]) and has not been detected in farmers groups associated with the Mediterranean migration route so far. Although the three N1a sequences from the Gurgy group differ from those reported for the LBK groups, these findings might support the implication of LBK descendants in Gurgy group formation.

In summary, all descriptive analyses highlight strong genetic differentiation between Gurgy and European hunter-gatherers and even stronger and equal genetic affinities between Gurgy and ancient farmers from both Central and South Europe. These observations might reflect distinct evolutionary scenarios such as (i) a tree-like population history with three ancestral farmer populations leading to the three farmer groups analyzed (Gurgy/Danubian farmers/Mediterranean farmers) or (ii) admixture, *i.e.*, the Gurgy gene pool was likely shaped by a similar contribution of farmers originating from the Mediterranean region and Central Europe associated with the Danubian and Mediterranean Neolithization routes. Although the descriptive analyses did not favor any evolutionary scenario (patterns might be affected by sample composition and interpretations in terms of admixture events were not straightforward), the available archaeological data for this region support the admixture model.

Concordant archaeological and paleogenetic clues of gene flow between Early/Middle Neolithic Paris Basin and southern France farmers

Gurgy is localized in the southern area of the Paris Basin, which lies at the westernmost part of the LBK cultural influence (S1 Fig and S2 Fig) [2,24]. The Gurgy necropolis shows a potential RRBP cultural tradition (clearly LBK derived) in terms of burial type, position or orientation (S1 File) [64]. However, some archaeologists have observed parallels with western Switzerland [34] and demonstrated cultural exchanges between Paris Basin populations and groups from southern France associated with Cardium and *Chasséen* cultures [27,28,30,65]. Various artifacts or cultural influences from southern France, corresponding to pottery decorations [27], bone industry [29,66] or personal ornaments (*Spondylus* shells or white limestone rings [67,68]), have been observed in the RRBP or Villeneuve-Saint-Germain (VSG) burials of the Paris Basin. Two hypotheses have been proposed to explain this southern cultural influence in farmer groups from the Paris Basin, including either an appropriation of techniques and style

through genetic contact and admixture between populations or a simple exchange of artifacts and raw materials without gene flow [29]. We propose that the archaeological data and the paleogenetic results obtained on the Gurgy necropolis are consistent with the hypothesis that the Mediterranean cultural influence on the Paris Basin entails some gene flow, implying the northerly migration of Mediterranean farmers in the Paris Basin and admixture with farmer descendants of LBK populations from Central Europe. As proposed by Sidéra [29,69], exogamy between groups might explain the fusion of the material culture of both Central and southern Neolithic spheres in the Paris Basin and the mixture of southern/Central Europe farmer lineages observed in the Gurgy necropolis.

Gurgy and the evolution of farmer groups during the Middle/Late Neolithic period

To unravel the genetic affinities of the Gurgy group with later European groups, the Gurgy maternal gene pool was compared with that of hunter-gatherer or farmer populations dated between 4,000 BC and 2,000 BC: European hunter-gatherers after 4,000 BC ('POST_HG'; $N = 30$), Central European Neolithic farmers after 4,000 BC ('POST_Central_F'; $N = 28$), and southern European Neolithic farmers after 4,000 BC ('POST_South_F'; $N = 49$) (S4 Table and Fig 3). Gurgy mtDNA diversity showed clear genetic affinities (in term of lowest F_{ST}) with 'POST_Central_F' (0.00965), 'POST_South_F' (0.01774), or the French group of Les Treilles (0.01006; southern France, 3,000 BC [54]). Paleogenetic data for the Middle or Late Neolithic periods indicated that migratory/demographic events have largely remodeled the gene pool of farmer groups throughout the Neolithic period. This evidence was recently supported by an analysis of a time transect spanning the >3,500 years of the Central European Neolithic period highlighting substantial gene flow throughout the European continent during the Late Neolithic period [11]. Consequently, farmer groups from the Late Neolithic period were formed from a mosaic of maternal lineages from diverse European origins, and this mixed constitution might explain the genetic similarity of these farmer groups to Gurgy.

The relationship of Gurgy farmers with extant European populations

The Gurgy mitochondrial gene pool was compared with 20,535 HVS-I sequences compiled from 78 European and Near Eastern modern populations to assess the similarity between the Gurgy and modern European gene pools (S4 Table and S5 Fig). PCA revealed genetic differentiation between modern populations from the Near East and those from Europe (S4 Fig) and high genetic homogeneity of modern European populations. Interestingly, the Gurgy group was isolated from the both blocks, suggesting that global European gene pool remodeling since the Neolithic period contributed to the observed discontinuity between early Neolithic groups (including Gurgy) and modern European mitochondrial gene pools [11,12,14,15,70].

We next assessed haplotypes shared between the Gurgy and modern European populations. Excluding the four common and non-informative haplotypes observed in Gurgy and a large number of European populations (mainly basal haplotypes) and excluding the eleven haplotypes unique to Gurgy, twelve remaining informative haplotypes were shared between Gurgy and specific European and Near East populations (S7 Table). We considered that these informative haplotypes might potentially highlight extant populations with affinities to the Gurgy group, presumably representing a genetic legacy from the Neolithic period [14]. The map specifically reporting these shared informative haplotype frequencies shows interesting hotspots in Turkey and the Balkan Peninsula and along Danube Valley and the Mediterranean shores (S6 Fig). Thus, the geographic distribution of these informative haplotypes in modern European populations might reflect some aspects of alleged Gurgy group history, *i.e.*, the scenario

proposing that the group comprised an admixture between the descendants of the farmers from Danubian and Mediterranean expansion routes, who are the descendants of farmers from the Balkans and Anatolia.

Conclusion

We conducted a paleogenetic study on the Gurgy 'Les Noisats' necropolis, presenting the first genetic data on Neolithic settlers (Early/Middle Neolithic transition) in France. Localized in the southern part of the Paris Basin, the necropolis provides a unique opportunity to document the processes implied in the Neolithization of a region where cultural exchanges between culturally distinct farmer groups have been highlighted. Descriptive analyses performed using Gurgy mtDNA diversity highlight a gene pool clearly intermediate between those characterized for the farmers associated with both Danubian and Mediterranean migration routes. Even if these findings were consistent with different evolutionary scenarios, we propose that the scenario in which the Gurgy gene pool resulted from equivalent contributions of maternal lineages from farmer groups associated with the Danubian and Mediterranean expansion routes is the most parsimonious. These arguments notably corroborate archaeological evidence of cultural exchanges between farmers from the Paris Basin and those from southern France, indicating that the observed cultural exchanges reflect genetic admixture between groups. However, we are fully aware that these data do not definitively prove admixture between farmers associated with both Neolithization routes and that the proposed admixture model must be tested under a robust analytical framework, such as the coalescent theory that would account for genetic drift and population demography within a gene genealogy [71].

Supporting Information

S1 Fig. Simplified map of Neolithic cultures expansion in France concerning the Paris basin during the end of the Early Neolithic period (5800–4600 BC).

(TIF)

S2 Fig. Simplified map of Neolithic cultures expansion in France concerning the Paris basin during the beginning of the Middle Neolithic period (4700–4300 BC).

(TIF)

S3 Fig. Map of Gurgy necropolis with characterized haplogroups and haplotypes.

(TIF)

S4 Fig. Multidimensional Scaling Analysis (MDS). Modern dataset (S5 Table).

(TIF)

S5 Fig. Principal Component Analysis (PCA). Modern dataset (S5 Table).

(TIF)

S6 Fig. Shared informative haplotypes. Map featuring the frequency distribution of informative haplotypes shared between Gurgy and modern populations (S5 Table).

(TIF)

S7 Fig. Median-joining Network. Performed using the HVS-I sequences (nps 16,056–16,380) available for hunter-gatherers and farmers anterior to 4,000 BC (S4 Table).

(EPS)

S1 File. Material and Methods.

(DOCX)

S1 Table. Gurgy aDNA results.

(XLSX)

S2 Table. Manipulators genetic data.

(XLSX)

S3 Table. SNP primers.

(XLSX)

S4 Table. Population references for the ancient dataset.

(XLSX)

S5 Table. Population references for the modern dataset.

(XLSX)

S6 Table. Shared haplotype frequencies for the ancient dataset.

(XLSX)

S7 Table. Shared haplotype frequencies for the modern dataset.

(XLSX)

S8 Table. Detailed mitochondrial SNPs obtained for positive Gurgy individuals.

(XLSX)

S9 Table. Genetic diversity indices for the ancient dataset.

(XLSX)

S10 Table. Matrix of F_{ST} values.

(XLSX)

S11 Table. Modern dataset references for the shared haplotype frequencies table ([S7 Table](#)).

(XLSX)

S12 Table. Genetic diversity indices for the modern dataset.

(XLSX)

Acknowledgments

We would like to warmly thank P. Gerbault for text editing and instructive discussions. Special thanks to M. Le Roy who has provided the Gurgy necropolis map. We also acknowledge everyone who contributed to the excavation of the Gurgy site.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: MR FM MHP SR MFD. Performed the experiments: MR FM MHP AS DSM AB MFD. Analyzed the data: MR FM MHP MFD. Contributed reagents/materials/analysis tools: FM MHP SR MFD. Wrote the paper: MR FM MHP CCV SR MFD.

References

1. Childe VG. The Dawn of European Civilization. London: Kegan Paul; 1925.
2. Whittle AW. Europe in the Neolithic: the creation of new worlds: Cambridge University Press; 1996. 443 p.
3. Price T. Europe's first farmers: Cambridge University Press; 2000.
4. Zvelebil M. The agricultural transition and the origins of Neolithic society in Europe. *Documenta Praehistorica*. 2001; XXVIII.

5. Ammerman AJ, Cavalli-Sforza LL. *The Neolithic transition and the genetics of populations in Europe*: Princeton University Press; Princeton; 1984. 176 p.
6. Richards M, Macaulay V, Hickey E, Vega E, Sykes B, Guida V, et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *American Journal of Human Genetics*. 2000; 67: 1251–1276. PMID: [11032788](#)
7. Sykes B. The molecular genetics of European ancestry. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*. 1999; 354: 131–139. PMID: [10091253](#)
8. Chikhi L, Destro-Bisol G, Bertorelle G, Pascali V, Barbujani G. Clines of nuclear DNA markers suggest a largely Neolithic ancestry of the European gene pool. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1998; 95: 9053–9058.
9. Rasteiro R, Chikhi L. Female and male perspectives on the neolithic transition in Europe: clues from ancient and modern genetic data. *PLoS One*. 2013; 8: e60944. doi: [10.1371/journal.pone.0060944](#) PMID: [23613761](#)
10. Bramanti B, Thomas M, Haak W, Unterlaender M, Jores P, Tambets K, et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science*. 2009; 326: 137–140. doi: [10.1126/science.1176869](#) PMID: [19729620](#)
11. Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Karimnia S, et al. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science*. 2013; 342: 257–261. doi: [10.1126/science.1241844](#) PMID: [24115443](#)
12. Brotherton P, Haak W, Templeton J, Brandt G, Soubrier J, Adler CJ, et al. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. *Nature communications*. 2013; 4: 1764. doi: [10.1038/ncomms2656](#) PMID: [23612305](#)
13. Burger J, Kirchner M, Bramanti B, Haak W, Thomas MG. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007; 104: 3736–3741. PMID: [17360422](#)
14. Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, Adler CJ, et al. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology*. 2010; 8: e1000536. doi: [10.1371/journal.pbio.1000536](#) PMID: [21085689](#)
15. Haak W, Forster P, Bramanti B, Matsumura S, Brandt G, Tänzer M, et al. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science*. 2005; 310: 1016–1018. PMID: [16284177](#)
16. Lee EJ, Krause-Kyora B, Rinne C, Schütt R, Harder M, Müller J, et al. Ancient DNA insights from the Middle Neolithic in Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences*. 2013; 6: 199–204.
17. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Tarrús J, Bosch A, et al. Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011; 108: 18255–18259. doi: [10.1073/pnas.1113061108](#) PMID: [22042855](#)
18. Gamba C, Fernández E, Tirado M, Deguilloux MF, Pemonge MH, Utrilla P, et al. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology*. 2011; 21: 45–56. doi: [10.1111/j.1365-294X.2011.05361.x](#) PMID: [22117930](#)
19. Hervella M, Izagirre N, Alonso S, Fregel R, Alonso A, Cabrera VM, et al. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One*. 2012; 7: e34417. doi: [10.1371/journal.pone.0034417](#) PMID: [22563371](#)
20. Bollongino R, Nehlich O, Richards MP, Orschiedt J, Thomas MG, Sell C, et al. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. *Science*. 2013; 342: 479–481. doi: [10.1126/science.1245049](#) PMID: [24114781](#)
21. Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *bioRxiv*. 2014.
22. Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, et al. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nature communications*. 2014; 5.
23. Vander Linden M. *To tame a land: archaeological cultures and the spread of the Neolithic in western Europe*. Investigating Archaeological Cultures: Springer; 2011. pp. 289–319.
24. Jeunesse C. Les groupes régionaux occidentaux du Rubané (Rhin et Bassin parisien) à travers les pratiques funéraires. *Gallia préhistoire*. 1995; 37: 115–154.
25. Demoule J-P. De l'Europe centrale au Bassin parisien (5200–4400). In: Demoule J-P, editor. *La révolution néolithique en France*. Paris: La découverte; 2007. pp. 42–59. PMID: [25508832](#)
26. Constantin C, Illet M. Culture de Blicquy-Villeneuve-Saint-Germain, rapports chronologiques avec les cultures rhénanes. *Anthropologie et préhistoire*. 1998; 109: 207–216.

27. Lichardus-Itten M. Premières influences méditerranéennes dans le Néolithique du Bassin parisien, contribution au débat. In: Demoule J-P, Guilaine J, editors. *Le Néolithique de la France Hommage à G Bailloud*. Paris: Picard; 1986. pp. 147–160.
28. Hauzeur A. Affinités et influences dans le Néolithique ancien d'Europe occidentale: le Rubané de la moyenne vallée de la Moselle et la culture de Blicquy-Villeneuve-Saint-Germain. In: Otte M, editor. *Pré-histoire de la Grande Plaine du Nord de l'Europe*. Liège; 2002. pp. 167–182.
29. Sidéra I. De mains méridionales en mains septentrionales. Le long transit des objets et des savoir-faire en Europe occidentale, vers 5100 av. J.-C. *Mélanges de la Casa de Velázquez Nouvelle série*. 2010; 40: 17–32.
30. Guilaine J, Manen C. Contacts sud-nord au Néolithique ancien: témoignages de la grotte de Gazel en Languedoc; 1997. pp. 301–311.
31. Deguilloux M-F, Soler L, Pemonge M-H, Scarre C, Joussaume R, Laporte L. News from the west: Ancient DNA from a French megalithic burial chamber. *American Journal of Physical Anthropology*. 2010; 144: 108–118. doi: [10.1002/ajpa.21376](https://doi.org/10.1002/ajpa.21376) PMID: [20717990](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20717990/)
32. Rottier S, Mordant C, Chambon P, Thevenet C. Découverte de plus d'une centaine de sépultures du Néolithique moyen à Gurgy, les Noisats (Yonne). *Bulletin de la Société préhistorique française*. 2005; 102: 641–645.
33. Thomas A. Identités funéraires, variants biologiques et facteurs chronologiques: une nouvelle perception de contexte culturel et social du Cerny (Bassin parisien, 4700–4300 avant J.-C.): PhD thesis, Bordeaux 1. 2011. 788 p.
34. Chambon P. Des Chamblandes au centre de la France? In: Moinat P, Chambon P, editors. *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental*. Actes du colloques de Lausanne, 12 et 13 mai 2006: Cahiers d'archéologie romande 110 et Société préhistorique française XLIII. 2007. pp. 75–89.
35. Dubouloz J. Datation absolue du premier Néolithique du Bassin parisien: complément et relecture des données RRBP et VSG. *Bulletin de la Société préhistorique française*. 2003; 100: 671–689.
36. Constantin C, Ilett M. Une étape finale dans le Rubané récent du Bassin parisien. In: Jeunesse C, editor. *Le Néolithique danubien et ses marges entre Rhin et Seine*. Actes du 22e Colloque interrégional sur le Néolithique (27–29 octobre 1995, Strasbourg); 1997. pp. 207–300.
37. Demoule J-P. *La révolution néolithique en France: Découverte*; 2007. 180 p.
38. Chambon P, Rottier S, Augereau A, Bonnardin S, Meunier K, Pariat J-G. Evolution, coexistence et confrontation de pratiques funéraires entre 4700 et 4000 av. J.-C. sur un microterritoire dans la vallée de l'Yonne. In: Jaubert J, Fourment N, Depaepe P, editors. *Transition, ruptures et continuité durant la Pré-histoire*. Paris: Société Préhistorique Française; 2013. pp. 213–228.
39. Sénépart I. Premiers bergers et paysans des côtes méditerranéennes (5800–4500). In: Demoule J-P, editor. *La révolution néolithique en France*. Paris: La découverte; 2007. pp. 26–41. PMID: [25508832](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25508832/)
40. Demoule J-P, Dubouloz J, Manolakakis L. L'émergence des premières sociétés complexes (4500–3500). In: Demoule J-P, editor. *La révolution néolithique en France*. Paris: La découverte; 2007. pp. 60–77. PMID: [25508832](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25508832/)
41. Mendisco F, Keyser C, Hollard C, Seldes V, Nielsen AE, Crubézy E, et al. Application of the iPLEX Gold SNP genotyping method for the analysis of Amerindian ancient DNA samples: Benefits for ancient population studies. *Electrophoresis*. 2011; 32: 386–393. doi: [10.1002/elps.201000483](https://doi.org/10.1002/elps.201000483) PMID: [21298665](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21298665/)
42. Gabriel MN, Huffine EF, Ryan JH, Holland MM, Parsons TJ. Improved MtDNA sequence analysis of forensic remains using a "mini-primer set" amplification strategy. *Journal of Forensic Sciences*. 2001; 247–253. PMID: [11305426](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11305426/)
43. Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, De Bruijn M, Coulson AR, Drouin J, et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. 1981.
44. Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM, Howell N. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature genetics*. 1999; 23: 147–147. PMID: [10508508](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10508508/)
45. Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*. 2005; 1: 47.
46. Cooper A, Poinar HN. Ancient DNA: Do It Right or Not at All. *Science*. 2000; 289: 1139. PMID: [10970224](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10970224/)
47. Krause J, Briggs AW, Kircher M, Maricic T, Zwyns N, Derevianko A, et al. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. *Current Biology*. 2010; 20: 231–236. doi: [10.1016/j.cub.2009.11.068](https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.068) PMID: [20045327](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20045327/)

48. Fu Q, Mitnik A, Johnson Philip LF, Bos K, Lari M, Bollongino R, et al. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology*. 2013; 23: 553–559. doi: [10.1016/j.cub.2013.02.044](https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.02.044) PMID: [23523248](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23523248/)
49. Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2003; 100: 6593–6597. PMID: [12743370](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12743370/)
50. Caramelli D, Milani L, Vai S, Modi A, Pecchioli E, Girardi M, et al. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PLoS One*. 2008; 3: e2700. doi: [10.1371/journal.pone.0002700](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002700) PMID: [18628960](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18628960/)
51. Di Benedetto G, Nasidze IS, Stenico M, Nigro L, Krings M, Lanzinger M, et al. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. *European Journal of Human Genetics*. 2000; 8: 669–677. PMID: [10980572](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10980572/)
52. Delsate D, Guinet JM, Saverwyns S. De l'ocre sur le crâne mésolithique (haplogroupe U5a) de Reuland-Loschbour (Grand-Duché de Luxembourg). *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise*. 2009; 31: 7–30.
53. Sánchez-Quinto F, Schroeder H, Ramirez O, Ávila-Arcos María C, Pybus M, Olalde I, et al. Genomic Affinities of Two 7,000-Year-Old Iberian Hunter-Gatherers. *Current Biology*. 2012; 22: 1494–1499. doi: [10.1016/j.cub.2012.06.005](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.06.005) PMID: [22748318](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22748318/)
54. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011; 108: 9788–9791. doi: [10.1073/pnas.1100723108](https://doi.org/10.1073/pnas.1100723108) PMID: [21628562](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21628562/)
55. Malmström H, Gilbert MTP, Thomas MG, Brandström M, Storå J, Molnar P, et al. Ancient DNA Reveals Lack of Continuity between Neolithic Hunter-Gatherers and Contemporary Scandinavians. *Current Biology*. 2009; 19: 1758–1762. doi: [10.1016/j.cub.2009.09.017](https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.09.017) PMID: [19781941](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19781941/)
56. Lee EJ, Makarewicz C, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Müller S, et al. Emerging genetic patterns of the European Neolithic: perspectives from a late Neolithic Bell Beaker burial site in Germany. *American Journal of Physical Anthropology*. 2012; 148: 571–579. doi: [10.1002/ajpa.22074](https://doi.org/10.1002/ajpa.22074) PMID: [22552938](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22552938/)
57. Haak W, Brandt G, de Jong HN, Meyer C, Ganslmeier R, Heyd V, et al. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008; 105: 18226–18231. doi: [10.1073/pnas.0807592105](https://doi.org/10.1073/pnas.0807592105) PMID: [19015520](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19015520/)
58. Melchior L, Lynnerup N, Siegmund HR, Kivisild T, Dissing J. Genetic diversity among ancient Nordic populations. *PLoS One*. 2010; 5: e11898. doi: [10.1371/journal.pone.0011898](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011898) PMID: [20689597](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20689597/)
59. Sampietro M, Lao O, Caramelli D, Lari M, Pou R, Marti M, et al. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2007; 274: 2161–2167. PMID: [17609193](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17609193/)
60. Ermini L, Olivieri C, Rizzi E, Corti G, Bonnal R, Soares P, et al. Complete mitochondrial genome sequence of the Tyrolean Iceman. *Current Biology*. 2008; 18: 1687–1693. doi: [10.1016/j.cub.2008.09.028](https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.09.028) PMID: [18976917](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18976917/)
61. Díaz N, Solórzano E, Montiel R, García C, Yañez C, Malgosa A. Détermination génétique de l'individu Néolithique de Segudet (Ordino), les restes humains les plus anciens d'Andorre. *Anthropo*. 2004; 7: 39–44.
62. Der Sarkissian C, Balanovsky O, Brandt G, Khartanovich V, Buzhilova A, Koshel S, et al. Ancient DNA reveals prehistoric gene-flow from Siberia in the complex human population history of North East Europe. *PLoS genetics*. 2013; 9: e1003296. doi: [10.1371/journal.pgen.1003296](https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003296) PMID: [23459685](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23459685/)
63. Skoglund P, Malmström H, Omrak A, Raghavan M, Valdiosera C, Günther T, et al. Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers. *Science*. 2014; 344: 747–750. doi: [10.1126/science.1253448](https://doi.org/10.1126/science.1253448) PMID: [24762536](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24762536/)
64. Rottier S. L'architecture funéraire des sépultures du Néolithique moyen des Noisats à Gurgy (Yonne, France). Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental. 2007: 99–107.
65. Burnez-Lanotte L, Ilett M, Allard P. Fin des traditions danubiennes dans le Néolithique du Bassin parisien et de la Belgique (5100–4700 BC), Autour des recherches de Claude Constantin: Mémoires de la Société Préhistorique Française 44; 2008.
66. Sidéra I. Rubané, Villeneuve-Saint-Germain et Cardial: filiations des industries osseuses. In: Burnez Lanotte L, Ilett M, Allard P, editors. Fin des traditions danubiennes dans le néolithique du Bassin parisien et de la Belgique (5100–4700 av J-C) Autour des recherches de C Constantin: Mémoire de la Société Préhistorique Française 44; 2008. pp. 209–219.

67. Bonnardin S. La parure funéraire au Néolithique ancien dans les bassins parisien et rhénan: Rubané, Hinkelstein et Villeneuve-Saint-Germain: Société préhistorique française; 2009. 322 p.
68. Constantin C, Vachard D. Anneaux d'origine méridionale dans le Rubané récent du Bassin parisien. *Bulletin de la Société préhistorique française*. 2004; 101: 75–83.
69. Sidéra I. Nouveau regard sur la néolithisation européenne. De l'Anatolie au Bassin parisien via Méditerranée: traditions des assemblages osseux. Paris: de Broccard; 2010.
70. Gamba C, Fernández E, Tirado M, Deguilloux MF, Pemonge MH, Utrilla P, et al. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology*. 2012; 21: 45–56. doi: [10.1111/j.1365-294X.2011.05361.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05361.x) PMID: [22117930](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22117930/)
71. Wakeley J. Coalescent theory: an introduction: Roberts & Company Publishers Greenwood Village, Colorado; 2009.

2.2. Mise à jour de l'analyse à partir des récentes publications de données de comparaison

Cet article ayant été soumis en octobre 2014, nous avons considéré les données issues de la littérature jusqu'au printemps 2014. Depuis, un grand nombre de nouveaux papiers a été publié avec de nouvelles données mitochondriales. Afin de vérifier que nos conclusions sont toujours valides avec ces nouvelles données, nous les avons intégrées dans de nouvelles analyses de type MDS et ACP, qui mettent à jour les données fournies dans les SI (cf. Annexe 3).

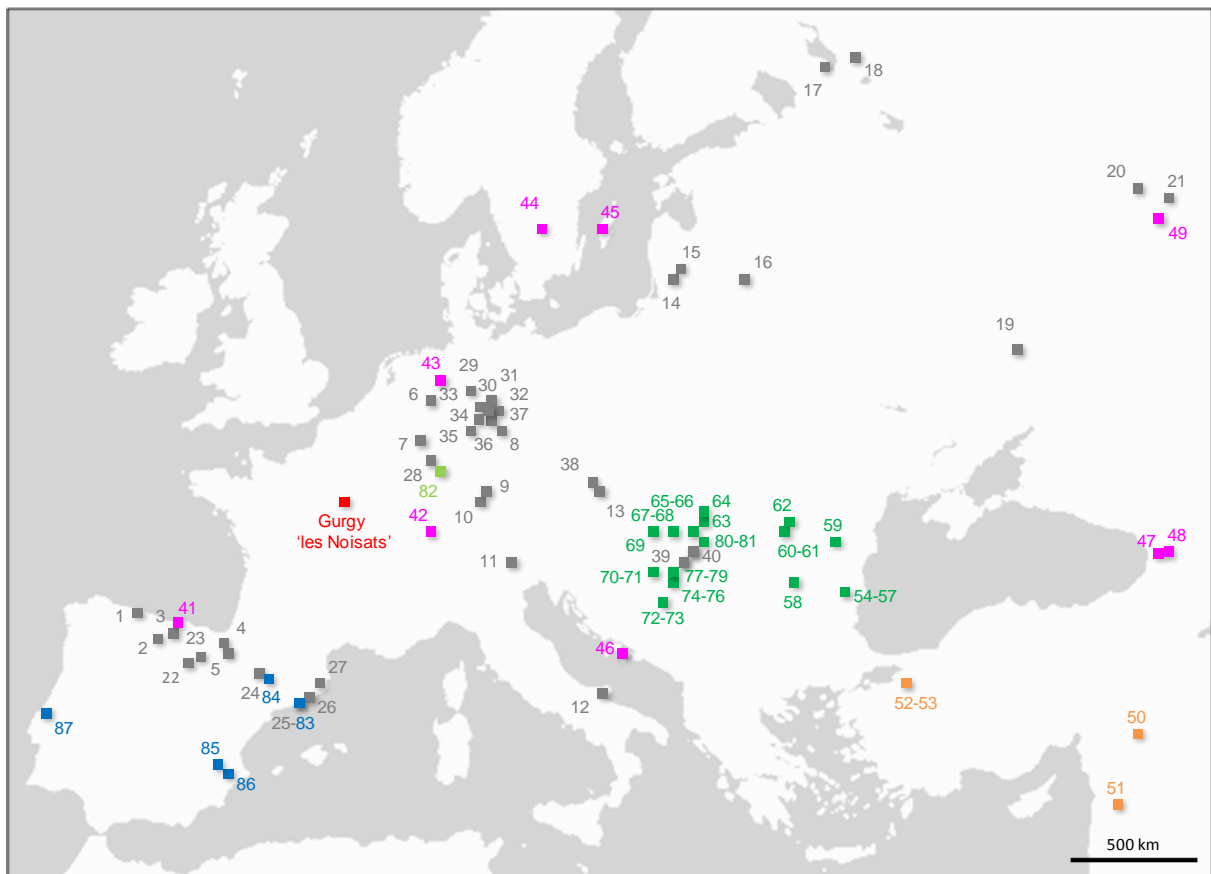


Figure 42. Cartes des sites publiés (en couleur) depuis l'article Rivollat et al. 2015 dont les séquences ont été ajoutées aux analyses (la numérotation suit celle de la figure 3 de l'article).

Chasseurs-cueilleurs (rose) : 41) El Miron (Esp), 42) Bichon (CH), 43) Blätterhöhle (All), 44) Motala (Swe), 45) Stora Förvar (Swe), 46) Vila Spila (Cro), 47) Satsurblia (Geor), 48) Kotias (Geor), 49) Samara (Rus). **Anatolie/Proche-Orient** (orange) : 50) Tell Halula (Syr), 51) Tell Ramad (Syr), 52) Barcin (Tur), 53) Menteşe (Tur). **Transdanubie** (vert foncé) : 54) Varasti (Rom), 55) Curatesti (Rom), 56) Sultana-Valea (Rom), 57) Sultana-Malu (Rom), 58) Cârcea (Rom), 59) Negrilesti (Rom), 60) Gura Baciului (Rom), 61) Decea Muresului (Rom), 62) Iclod (Rom), 63) Polgár (Hung), 64) Garadna (Hung), 65) Tiszaszölds (Hung), 66) Kompolt (Hung), 67) Kóny (Hung), 68) Apc-Berekalja (Hung), 69) Budakeszi (Hung), 70) Balatonszárszó (Hung), 71) Balatonszemes (Hung), 72) Vinkovci (Cro), 73) Vukovar (Cro), 74) Alsónyék (Hung), 75) Lánycsók (Hung), 76) Szemely (Hung), 77) Bölske (Hung), 78) Harta (Hung), 79) Tolna (Hung), 80) Berettyóújfalu (Hung), 81) Debrecen (Hung). **Europe centrale** (vert clair) : 82) Stuttgart-Mülhausen. **Europe du sud** (bleu) : 83) Cova Bonica (Esp), 84) Els Trocs (Esp), 85) Cova del'Or (Esp), 86) Cova de la Sarsa (Esp), 87) Almonda Cave (Port).

Nous avons conservé la chronologie adoptée dans l'article précédent, s'arrêtant à 4 000 cal. BC pour ne considérer que les groupes ayant pu participer la constitution du pool génétique de Gurgy. Nous avons donc ajouté à notre précédent set d'analyses les 20 nouveaux profils concernant les chasseurs-cueilleurs, se situant de l'Espagne à la Géorgie en passant par la Suède (Bollongino *et al.* 2013 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Skoglund *et al.* 2014a ; de la Rua *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Jones *et al.* 2015 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015 ; Figure 42). De nouvelles données très attendues issues du Proche-Orient et d'Anatolie ont également été publiées, concernant plusieurs sites syriens et turcs (Fernández *et al.* 2014 ; Mathieson *et al.* 2015). Elles regroupent notamment 41 profils mitochondriaux que nous avons utilisés. La Transdanubie est également une région qui a fait l'objet de nombreuses analyses ces deux dernières années, rassemblant un total de 152 nouveaux profils mitochondriaux pour un territoire couvrant de nombreux sites en Roumanie, en Hongrie et en Croatie (Gamba *et al.* 2014 ; Hervella *et al.* 2015 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015). Le Néolithique d'Europe centrale s'est vu enrichi de quatre séquences pour le site de Stuttgart (Lazaridis *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015). Enfin, l'Espagne a également bénéficié de deux travaux publiant onze nouvelles séquences (Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015).

Nous avons donc recalculé les fréquences d'haplogroupes et établi une nouvelle ACP en fonction. Les résultats observés sont en tout point concordants avec l'analyse précédente (Figure 43). Gurgy se situe toujours à une distance équivalente des deux groupes néolithiques d'Europe centrale et d'Europe du sud. Le groupe Transdanubie se situe logiquement à proximité des groupes d'Europe centrale, de façon cohérente avec la continuité géographique et culturelle des populations réparties le long du courant continental. Le nouveau groupe "Anatolia-NE" se situe entre les deux groupes néolithiques Europe centrale / Europe du sud. Cette position centrale reflète bien la position ancestrale de ce pool mitochondrial, représentant le pool génétique initial à l'origine de la formation des groupes dérivés allant constituer les deux courants de Néolithisation. Ces groupes dérivés vont ensuite se différencier progressivement (en termes de fréquences d'haplogroupes) sous l'effet de successions d'effets de fondation. Le pool constitué à Gurgy, qui réunit des individus issus de ces deux courants, et donc un pool génétique mixte constitué de la combinaison de lignées issus des deux courants, semble présenter un pool génétique plus "complet" et de fait plus proche du pool initial ancestral (avant séparation des lignées emportées vers la Méditerranée et l'Europe centrale). Ainsi Gurgy se retrouve positionné entre les deux groupes néolithiques européens de Méditerranée et d'Europe Centrale, et plus proche du groupe "Anatolia-NE". Sans surprise, le groupe des chasseurs-cueilleurs se situe toujours aussi loin des autres groupes, individualisé par la très haute fréquence d'haplogroupes U parmi les individus qui le composent, d'où qu'ils viennent.

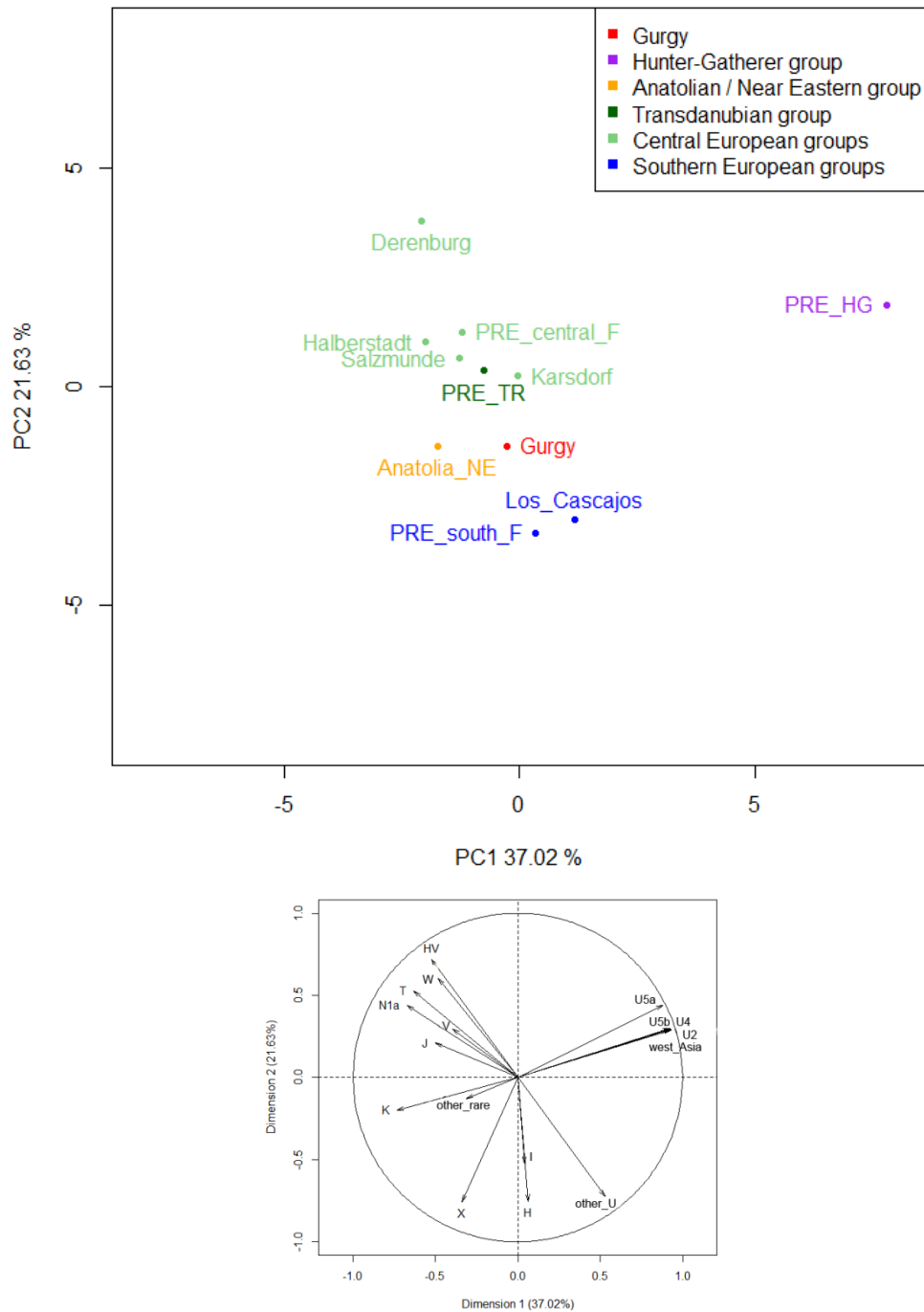


Figure 43. ACP basée sur les fréquences d'haplogroupes mitochondriaux et cercle des corrélations.

Nous avons également recalculé les valeurs de F_{st} entre chacun de nos groupes, en prenant les séquences HVR-I comprises entre l'ensemble des positions 16 057 et 16 380. La MDS ci-dessous (Figure 44) synthétise les distances observées entre les groupes. Le même schéma que celui observé dans la MDS basée sur les données précédentes ainsi que celui obtenu avec les fréquences d'haplogroupes dans l'ACP s'observe ici. Une différenciation des deux groupes néolithiques de part et d'autre de Gurgy et les chasseurs-cueilleurs qui présentent la distance la plus importante par rapport à tous les autres groupes se retrouvent de la même façon. Gurgy présente également la plus grande proximité avec le groupe des

chasseurs-cueilleurs, de même que précédemment, ce qui corrobore et renforce l'hypothèse d'une plus grande affinité génétique des chasseurs-cueilleurs avec les Néolithiques de Gurgy qu'avec les autres groupes néolithiques.

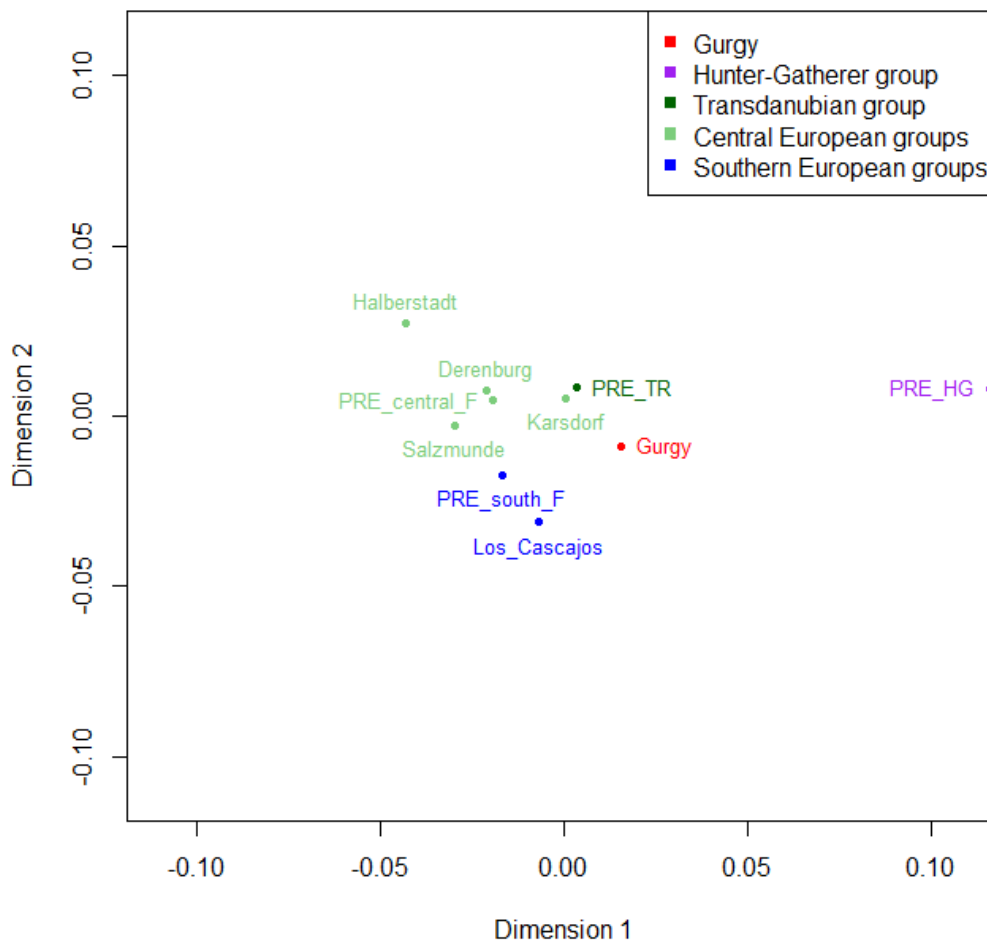


Figure 44. MDS créée à partir des valeurs de *Fst*.

Bien qu'un certain nombre de données aient été ajoutées par rapport à notre étude initiale, nos résultats sont confortés. Les mêmes schémas se dégagent et révèlent la position centrale de Gurgy, entre Néolithiques d'Europe centrale, Néolithiques d'Europe du sud et chasseurs-cueilleurs.

3. La modélisation par coalescence pour discuter des hypothèses

Les données obtenues dans l'article précédent ont permis de mettre en place une série d'hypothèses quant au métissage des différents groupes néolithiques d'Europe centrale et d'Europe du sud, ainsi que des chasseurs-cueilleurs dans le pool génétique de Gurgy. Pour approfondir dans cette voie et essayer d'apporter des éléments plus concrets pour discuter de ce métissage, nous avons envisagé l'approche de la modélisation par coalescence. Pour cela, nous sommes entrés en contact avec l'équipe du *MACE (Molecular and Cultural Evolution Laboratory)* du Professeur M. G. Thomas à Londres et en particulier avec P. Gerbault, post-doctorante. Tous deux travaillent dans le département *Genetics, Evolution and Environment*, à *University College London*.⁶

Par cette collaboration nous avons voulu tester la possibilité d'exclure la continuité génétique entre (i) les fermiers d'Europe centrale et Gurgy, (ii) les fermiers d'Europe du sud et Gurgy et (iii) les chasseurs-cueilleurs et Gurgy. De fait nous avons voulu tester l'implication de chacun de ces groupes dans la constitution du pool génétique de Gurgy. Nous avons établi des modèles simples de continuité entre deux paires de populations. De cette collaboration est né un article que nous avons soumis à la revue *European Journal of Human Genetics*.

Article : Investigating mtDNA relationships in Neolithic Western Europe through serial coalescent simulations - **Maité Rivollat**, Stéphane Rottier, Christine Couture, Marie-Hélène Pemonge, Fanny Mendisco, Mark G. Thomas, Marie-France Deguilloux, Pascale Gerbault

État : Soumis à *European Journal of Human Genetics* le 28 janvier 2016.

Supplementary Information disponibles dans l'Annexe 4.

⁶ L'obtention d'une bourse d'internationalisation du doctorat délivrée par l'Initiative d'Excellence de l'Université de Bordeaux m'a permis d'aller passer trois mois dans ce laboratoire afin d'acquérir les bases de la méthode et d'apprendre à les appliquer moi-même.

Investigating mtDNA relationships in Neolithic Western Europe through serial coalescent simulations

Maité Rivollat¹, Stéphane Rottier¹, Christine Couture¹, Marie-Hélène Pemonge¹, Fanny Mendisco¹, Mark G. Thomas², Marie-France Deguilloux¹, Pascale Gerbault^{2,3}

Affiliations:

¹ De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie – UMR 5199, Université de Bordeaux, Bordeaux, France

² UCL Research Department of Genetics, Evolution and Environment, Darwin building, Gower Street, London WC1E 6BT, UK

³ UCL Department of Anthropology, 14 Taviton Street, London WC1H 0BW, UK

Corresponding authors:

Maité Rivollat (email : maite.rivollat@u-bordeaux.fr / maite87@live.fr)

Pascale Gerbault (email: p.gerbault@ucl.ac.uk)

Abstract:

Recent ancient DNA studies on European Neolithic human populations have provided persuasive evidence of farmer introgression into Early Neolithic Europe from the Aegean, bringing a distinctive set of mitochondrial lineages into Europe. In this context, the ancient mitochondrial DNA (mtDNA) data collected from the Neolithic necropolis of Gurgy (Paris Basin, France), the largest mtDNA sample obtained from a single archaeological site for the Early/Middle Neolithic period, showed strikingly low and balanced differentiation with farmers associated to both the Danubian and Mediterranean Neolithic migration routes, as well as with hunter-gatherers. To test whether this pattern of differentiation could be obtained in a single unstructured population, we used serial coalescent simulations. This permitted us to assess if drift alone could explain the genetic differences measured between ancient groups, under a single expanding population model. We explore female effective population size parameter combinations at the time of the colonization of Europe 45 000 years ago and the most recent of the Neolithic samples analyzed in this study 5 900 years ago, and identify conditions under which population continuity between hunter-gatherers/Early-Middle Neolithic farmers and Gurgy cannot be rejected. In relation to other studies on the current debate of the origins of Europeans, these results suggest increasing hunter-gatherer admixture into farmers' group migrating farther west in Europe.

Key words: genetic drift, European Neolithic, serial coalescent, ancient DNA, mtDNA

INTRODUCTION

The introduction of farming into Europe around 8 600 years ago – a period referred to as the Neolithic transition – led to fundamental changes in subsistence strategy and social organization, and left signatures of population turnover¹⁻⁴. It is widely believed that farming spread into Europe from the Aegean along both Mediterranean and Danubian routes^{1,5}. The extent to which the spread of farming into and across Europe was mediated by a migration of people, or the spread of ideas to indigenous hunter-gatherers, has been debated extensively⁶⁻⁸. Recent archaeological e.g. (ref. 9) and palaeogenetic evidence^{2-4,10,11} indicate a crucial role for migration, with only sporadic hunter-gatherer admixture into early Neolithic populations, but increasing towards the Late Neolithic^{4,10,12}. However, these inferences are based on a limited number of samples and still permit spatiotemporal heterogeneity in hunter-gatherer admixture between the Early and Late Neolithic.

In this context, the mtDNA diversity of the Gurgy "Les Noisats" group, located south of the Paris Basin and dated from 7 000 to 6 000 years ago, is striking since descriptive analyses¹³ indicated that the Gurgy mtDNA sample had affinities with early farmer samples associated with either the Danubian and Mediterranean migration routes, and to the mtDNA sequences from European hunter-gatherer samples. More specifically, the maternal haplogroups traditionally associated with hunter-gatherer groups occurred at a higher proportion in Gurgy than in Neolithic groups from further east or south (Neolithic groups more ancient or contemporaneous to Gurgy, i.e. dating before 5 900 years cal. BP). Surprisingly, we observed a relatively low differentiation between Gurgy and European hunter-gatherers ($F_{ST} = 0.08$) when compared to other published levels of differentiation between farmers and hunter-gatherers e.g. $F_{ST} = 0.163$ (ref. 2) and $F_{ST} = 0.18$ (ref. 14).

Computer simulations are an essential analytical tool that helps to test alternative hypotheses and explore empirical data¹⁵. More specifically, the stochasticity of the genealogical process needs to be accounted for when interpreting genetic data¹⁶. The coalescent is an extremely efficient mathematical construct that deals precisely with gene genealogy stochasticity. We consequently used serial coalescent simulations that allows sampling of ancient DNA at different point backward in time to test whether genetic drift alone within a single panmictic population could explain observed patterns of mtDNA differentiation between ancient hunter-gatherers, central (Central-F) and southern Neolithic (South-F) farmer samples and Gurgy.

MATERIAL AND METHODS

* Ancient mtDNA samples

We compiled 282 available ancient HVR-I sequences, encompassing nucleotide positions 16024-16380 (357bp) of the mtDNA (see details in Table S1). Following Rivollat et al. 2015, ancient mtDNA samples were partitioned into 4 population groups: (i) the Gurgy Les Noisats necropolis group (hereafter referred to as "Gurgy") composed of 39 individuals, (ii) the group of Neolithic farmers from south Europe (referred to as South-F group) composed of 56 individuals belonging to 4 chronologically defined sub-groups, (iii) the group of Neolithic farmers from central Europe (referred to as Central-F group) composed of 147 individuals belonging to 5 chronological sub-groups, and (iv) the hunter-gatherer group (referred to as HG group) composed of 40 individuals belonging to 16 chronological sub-groups. Each sub-

group was constituted according to shared geographic location and calibrated C14 dates (see Figure 1 and Figure 2).

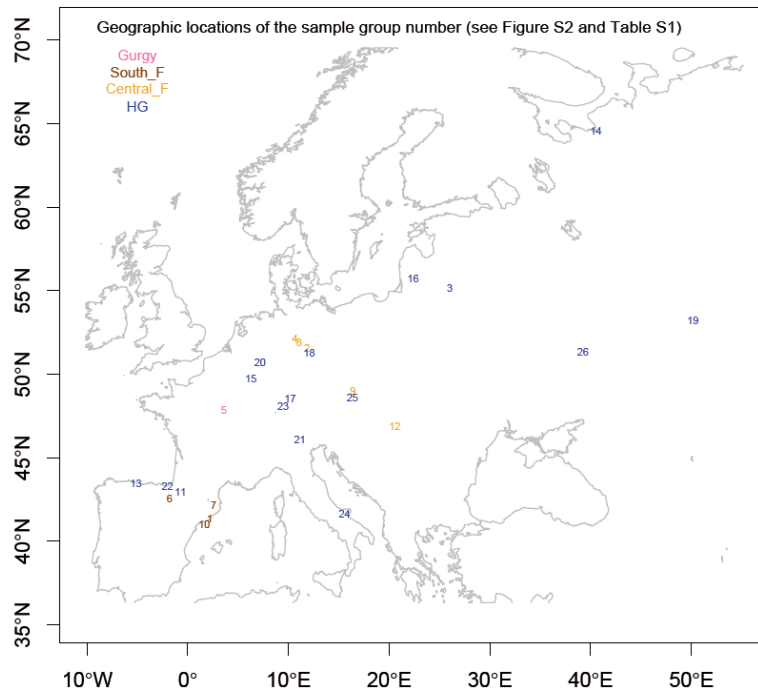


Figure 1. Geographic locations of the sites sampled for ancient mtDNA in the current analysis. 1 refers to the most recent sample group in the gene genealogy and 26 to the most ancient. Groups were categorized based on time, archaeological context and geographic similarities; one group can consequently be sampled from more than one geographic location; for those groups with more than one location, only the location of the largest sample size group is displayed on the map (details in Figure 2 and Table S1).

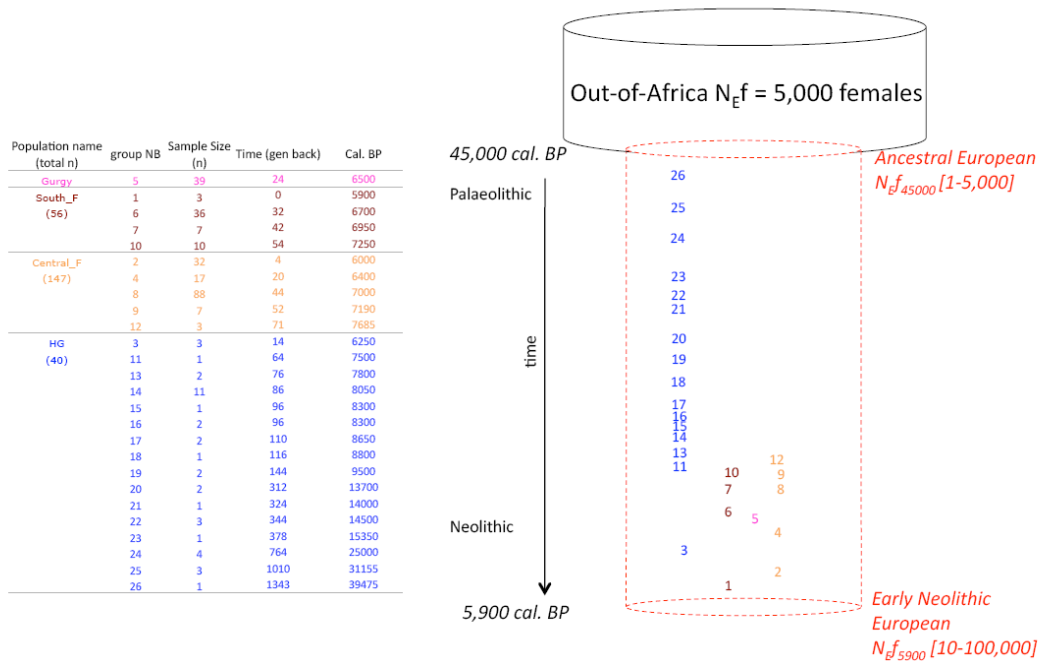


Figure 2. Demographic model considered. Time is given in generation and in median calibrated C14 years before present (cal BP) backward in time from ‘t0’, where ‘t0’ refers to 5 900 years cal. BP, the median C14 date of the youngest ancient mtDNA sample. Groups are numbered backward in time from the most recent to the most ancient.

* Descriptive statistics

Genetic differences between the four groups were measured by pairwise F_{ST} , calculated at the 'GROUP_LEVEL' with ARLSUMSTAT version 3.5.1.2 (a modified version of Arlequin for computing summary statistics on linux operating system)¹⁷. Observed pairwise F_{ST} values are given in Figure 3.

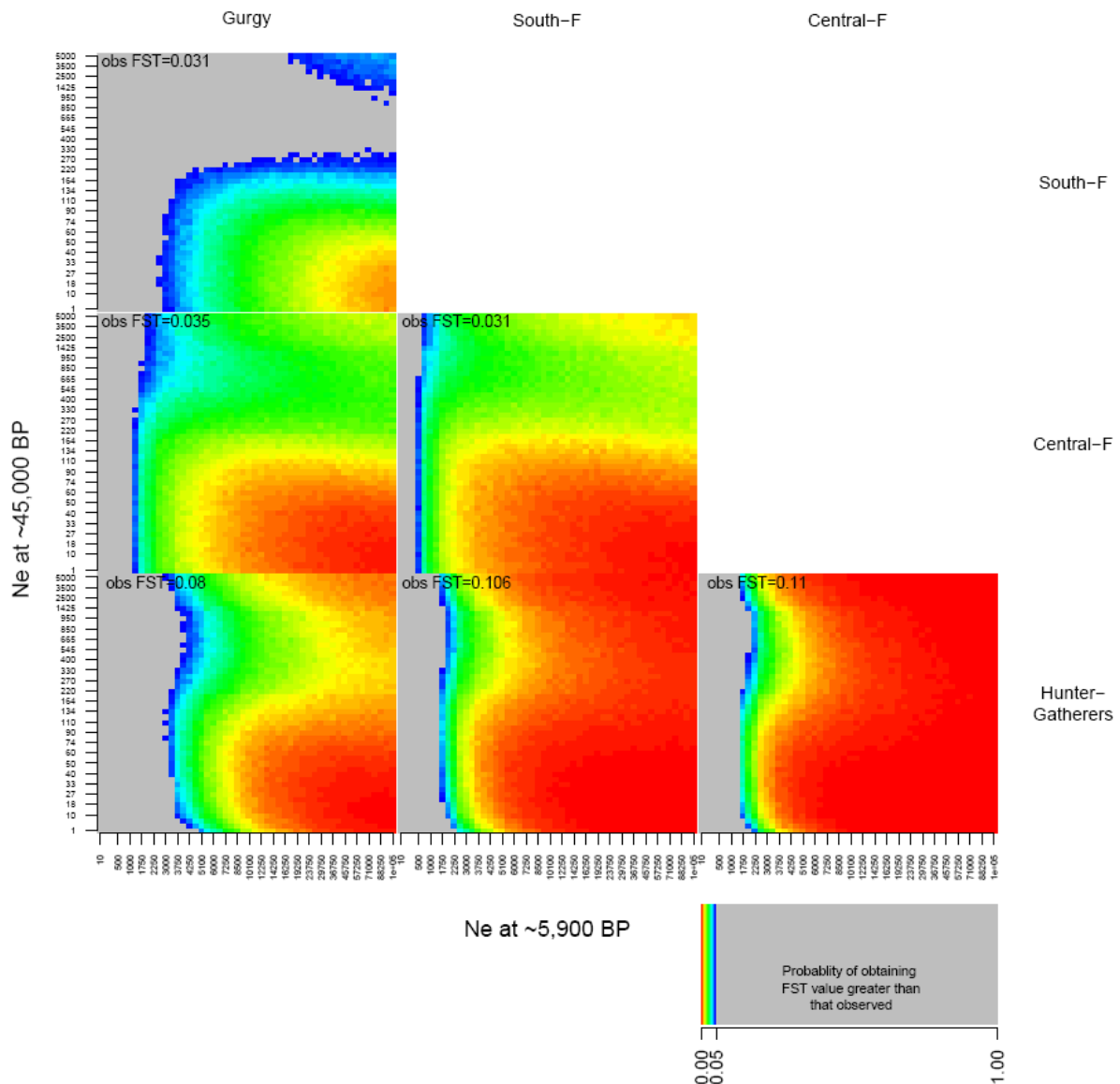


Figure 3. Probability of obtaining simulated F_{ST} value greater than that observed in the four pairwise population group compared (see text for details). Corresponding observed pairwise F_{ST} are shown in the top left corner.

The 50x50 grids show values of assumed effective population size N_e at ~5,900 BP on the x-axis and values of parameterized N_e at ~45,000 BP on the y-axis (note that 25 values are shown on each axis for clarity, see Table S2). Grey shows proportions of observed F_{ST} greater than observed (proportion > 0.05), for which continuity cannot be rejected. Color-scale represents significance level from blue (proportion lower or equal to 0.05) to red (proportion close to 0). Proportions were obtained over 50 000 simulated pairwise F_{ST} per combination of N_e at ~5,900 BP and N_e at ~45,000 BP value.

* Serial Coalescent Simulations

In order to assess whether the observed genetic differences between any pair of population groups could be explained by genetic drift alone, we performed serial coalescent simulations. We used the serial coalescent algorithm *fastsimcoal* version 2.5.1 (ref. 18) to simulate mitochondrial genealogies of samples collected at different times in a single continuous population^{2,12}, where those samples have sample sizes and time collections similar to those observed (Figure 2).

We assume a constant effective population size (N_{ef}) of 5 000 females prior to 45 000 years cal. BP, when Europe was first colonized by modern humans. From then a phase of exponential growth was assumed; from the founding population of European mtDNA diversity of effective population size $N_{ef45000}$ to N_{ef5900} , the Neolithic transition in western Europe 5 900 years cal. BP. The latter date determines the “ t_0 ” in our coalescent simulations, as it is the median calibrated C14 date of the youngest ancient mtDNA sample used here, see Table S1.

$N_{ef45000}$ and N_{ef5900} are the two parameterised effective population sizes. We explored 50 values for $N_{ef45000}$ ranging between 1 and 5 000, and 50 values of N_{ef5900} ranging between 10 and 100 000 (Table S2). We generated 50 000 gene genealogies under each combination of $N_{ef45000}$ and N_{ef5900} values, and sampled four ancient mtDNA groups at collection times and with sample sizes corresponding to the observed data (Table S1). We used a fixed mutation rate of 5.10^{-6} /bp/generation, assuming 25 years for one generation or 2.10^{-7} /bp/year¹⁹ to simulate mtDNA polymorphism over sequences of 357bp. As a test statistic we computed the six pairwise F_{ST} between the simulated population samples (Figure 2). We finally recorded the proportion of simulated F_{ST} values that were greater than those observed for each parameter combination (Figure 3).

Results were analysed and plotted using the statistical analysis programming language R, version 2.15.1 (ref. 20). Simulations were performed using the UCL Legion High Performance Computing Facility (Legion@UCL).

RESULTS AND DISCUSSION

Our results indicate that genetic drift alone is sufficient to account for the mtDNA differentiation observed between (i) hunter-gatherers and Gurgy and (ii) Central-F and South-F Neolithic groups and Gurgy when N_{ef5900} is up to around 1000 females. This implies that we cannot exclude continuity from any of these three groups to the population from which Gurgy mtDNA was sampled. Our results indicate that Gurgy might be one of the Early/Middle Neolithic samples studied with appreciable admixture between pre-Neolithic hunter-gatherers and Early/Middle Neolithic farmers from both streams of Neolithization in Europe (i.e. Danubian/Central_F and Mediterranean/South_F).

Testing local population continuity relies on the assumption of panmixia, which will not account for any population structure present at the time. This is relaxed in the current analysis as the ancient samples analyzed here cover a wide geographical area and grouping is based on cultural affinities (Figure 1).

While we apply a rather simple model of single panmictic population, it permits to lay the ground for building up on more complex ones¹⁵, e.g. associated with a larger number of parameters or spatially explicit models. Nevertheless, the current analysis permits us to hypothesize that (i) hunter-gatherers may have contributed substantially to Gurgy's

mitochondrial diversity, and (ii) that there may be increasing hunter-gatherer admixture into farmers' group migrating farther west. Our conclusions rely on a single locus, the mtDNA, which can only inform on the female-specific component of a population's genetic history. Genomic data on the Gurgy sample should provide a more nuanced picture of European population history in the region.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by a ministerial grant from the Research National Agency as a program of prospects investments (ANR-10-LABX-52, DHP project; dir: SR; Université de Bordeaux 1, LaScArBx-ANR; 2012-14; and ANR-10-IDEX-03-02 to MR for work in UCL) and a Leverhulme Programme grant to A.M. Migliano (UCL Anthropology) and M.G. Thomas (RP2011-R-045). The authors acknowledge the use of the UCL Legion High Performance Computing Facility (Legion@UCL), and associated support services, in the completion of this work.

REFERENCES

- 1 Childe, V. *The Dawn of European Civilization*. Vol. 674 Kegan Paul, 1925.
- 2 Bramanti, B., Thomas, M., Haak, W. et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science* 2009; 326, 137-140, doi:10.1126/science.1176869.
- 3 Lazaridis, I., Patterson, N., Mittnik, A. et al. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 2014; 513, 409-413.
- 4 Haak, W., Lazaridis, I., Patterson, N. et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 2015; 552, 207-211.
- 5 Whittle, A. W. *Europe in the Neolithic: the creation of new worlds*. Cambridge University Press, 1996.
- 6 Zvelebil, M. The agricultural transition and the origins of Neolithic society in Europe. *Documenta Praehistorica* 2001; XXVIII.
- 7 Richards, M., Macaulay, V., Hickey, E. et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *American Journal of Human Genetics* 2000; 67, 1251 - 1276.
- 8 Currat, M. & Excoffier, L. The effect of the Neolithic expansion on European molecular diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2005; 272, 679-688.
- 9 Bocquet-Appel, J.-P., Naji, S., Vander Linden, M. & Kozłowski, J. K. Detection of diffusion and contact zones of early farming in Europe from the space-time distribution of 14C dates. *Journal of Archaeological Science* 2009; 36, 807-820.
- 10 Brandt, G., Haak, W., Adler, C. J. et al. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science* 2013; 342, 257-261, doi:10.1126/science.1241844.

- 11 Skoglund, P., Malmström, H., Raghavan, M. et al. Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. *Science* 2012; 336, 466-469.
- 12 Bollongino, R., Nehlich, O., Richards, M. P. et al. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. *Science* 2013; 342, 479-481, doi:10.1126/science.1245049.
- 13 Rivollat, M., Mendisco, F., Pemonge, M.-H. et al. When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin. *PLoS One* 2015; 10, e0125521, doi:10.1371/journal.pone.0125521.
- 14 Szécsényi-Nagy, A., Brandt, G., Haak, W. et al. Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 2015; 282, 20150339.
- 15 Currat, M. & Silva, N. M. Investigating European genetic history through computer simulations. *Human heredity* 2013; 76, 142-153.
- 16 Barbujani, G. Genetic evidence for prehistoric demographic changes in Europe. *Human heredity* 2013; 76, 133-141.
- 17 Excoffier, L. & Lischer, H. E. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources* 2010; 10, 564-567.
- 18 Excoffier, L. & Foll, M. Fastsimcoal: a continuous-time coalescent simulator of genomic diversity under arbitrarily complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics* 2011; 27, 1332-1334.
- 19 Scally, A. & Durbin, R. Revising the human mutation rate: implications for understanding human evolution. *Nature Reviews Genetics* 2012; 13, 745-753.
- 20 R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2012.

4. L'apport de la paléogénétique à l'étude du site de Gurgy

En ce qui concerne l'analyse de l'organisation du site de Gurgy, nous avons également cherché à aller plus loin. Les conclusions de notre premier article, publié dans *PLoS ONE*, ne nous permettaient pas d'observer d'organisation évidente corrélée aux données mitochondriales obtenues. Nous avons voulu nous donner tous les moyens possibles pour exploiter les données fournies par notre étude paléogénétique. Nous avons donc choisi d'utiliser un SIG afin de systématiser les recherches de corrélations avec un maximum de données issues du site, qu'elles soient archéologiques, biologiques, funéraires ou encore chronologiques. Pour cela, nous avons collaboré avec M. Le Roy, doctorante, puis post-doctorante à PACEA - UMR 5199, qui maîtrise l'utilisation de cette approche.

L'objectif était d'accéder à de nouvelles informations à deux niveaux de lecture différents : (i) observer le lien entre les pratiques funéraires et les données biologiques d'une part et les lignées mitochondriales à l'échelle individuelle d'autre part ; (ii) observer le lien entre les pratiques funéraires et les données biologiques d'une part et l'ancestralité d'un ensemble d'individus définie grâce à l'analyse phylogéographique que nous avons effectuée dans notre premier article. Nous avons ainsi proposé un nouvel article à *Journal of Archaeological Science*, qui s'attache à éclaircir cette organisation interne du site de Gurgy "Les Noisats".

Article : *Distinct ancestries for similar funerary practices? A GIS analysis that compares funerary with biological and aDNA data from the Middle Neolithic necropolis Gurgy "Les Noisats" (Yonne, France)* - Mélie Le Roy‡, **Maïté Rivollat‡**, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pemonge, Clément Coutelier, Christine Couture, Anne-marie Tillier, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux

État : Soumis à *Journal of Archaeological Science* le 19 octobre 2015.

‡ Ces deux auteurs ont contribué également à l'écriture de l'article.

Supplementary content disponibles dans l'Annexe 5.

Distinct ancestries for similar funerary practices? A GIS analysis that compares funerary with biological and aDNA data from the Middle Neolithic necropolis Gurgy “Les Noisats” (Yonne, France)

Mélie Le Roy ^{1,‡} and Maïté Rivollat ^{1,‡,*}, Fanny Mendisco ¹, Marie-Hélène Pemonge ¹, Clément Coutelier ², Christine Couture ¹, Anne-marie Tillier ^{1,3}, Stéphane Rottier ¹, Marie-France Deguilloux ¹

¹ De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie - UMR 5199, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, CS 50023, 33615 Pessac cedex, France

² Ausonius - UMR 5607, Université Bordeaux Montaigne, Maison de l'Archéologie, 8, esplanade des Antilles, 33607 Pessac cedex, France

³ Museum of Archaeology and Anthropology, University of Pennsylvania, 3260 South St, Philadelphia, PA 19104, USA

‡ These authors contributed equally to this work.

* Corresponding author - maite.rivollat@u-bordeaux.fr ; maite87@live.fr

Abstract

The French Paris Basin is well known as a complex cultural area of the Early/Middle Neolithic, particularly with respect to funerary practices. Gurgy “Les Noisats”, which is an important necropolis in the southern Paris basin, was the site of the burials of 128 individuals associated with the first Neolithic groups established in the area. The understanding of the necropolis composition and organization remains complicated given the substantial homogeneity of the site’s spatial organization in relation to an important diversity of characterized funerary elements. The unprecedented quantity of genetic (mitochondrial DNA), biological (sex, age), and archaeological (funerary) data obtained for the Gurgy necropolis facilitates the search for potential correlations between cultural and biological diversity at the site level. Despite the application of the powerful geographic information system, no correlation could be detected (i) between individual maternal lineages and specific bio-archaeological profiles (ii) or between maternal lineages and spatially identified bio-archaeological clusters. Therefore, analyses were performed to test for a correlation between the maternal ancestries of the individuals (i.e., hunter-gatherer/Central European farmer and Southern European farmer ancestries) and specific funerary elements. Again, the striking homogeneity of the funerary treatment of all of the individuals regardless of their potential maternal ancestries could be noted. Taken together, our results regarding the manner in which the Gurgy necropolis functioned provide strong evidence for the acculturation of all maternal ancestries groups, at least in terms of funerary treatment. In addition, the demonstration of a recurrent association of adult men and children suggests a patrilocal system, which would be consistent with the detected acculturation of women who present a hunter-gatherer ancestry.

Keywords: GIS, aDNA, Funerary practices, France, Neolithic, population admixture

1. Introduction

The Middle Neolithic period in France (starting around 4900 BC and ending around 3600 BC; Voruz, Nicod, De Ceuninck 1995; Allard, Bostyn, Zimmermann 2006; Sénépart et al. 2014) is characterized by an important diversification of cultures. In the Paris Basin, this cultural wealth can be particularly well perceived in the funerary world (Chambon, Leclerc 2003; Chambon et al. 2013) with contemporaneous sites that include either single burials (grouped or isolated next to domestic structures) or the first collective graves, the first funerary monuments and necropolises of various sizes. The main culture of the Middle Neolithic in the Paris Basin is the Cerny, which is characterized by impressive long monuments known as the Passy Structures (Duhamel, Presteau 1997). These monuments generally contain only one or a small number of single burials, and archaeo-anthropological studies have presented persuasive arguments in favor of selection of the individuals buried in these structures (Thomas, Chambon, Murail 2011). These Passy monuments are contemporaneous with the Malesherbes tombs (which are also quite common in the region and consist in simple pits recovered with a large stone slab; Verjux, Simonin, Richard 1998), and numerous small necropolises (Chambon, Leclerc 2003).

Our study focuses on the Middle Neolithic necropolis of Gurgy “Les Noisats”, which was excavated from 2004 to 2007 and is located in the department of Yonne in the southern Paris Basin (Figure 1A-B). In the Middle Neolithic context, the Gurgy site is particularly interesting because (i) it is associated with the first farmer groups established in the southern Paris Basin and can therefore provide important information concerning processes involved in the regional Neolithization and (ii) it represents one of the most important, expansive necropolises excavated in the Paris Basin region (together with the necropolis of Monéteau; Augereau, Chambon 2011), grouping 134 pits and representing 128 buried individuals. The exceptional size of the Gurgy necropolis is linked to its long period of use, which ranges between 5000 and 4000 BC, with the most intensive occupation level ranging between 4900 and 4500 BC (Rottier et al. 2005). Based on the special character of the Gurgy necropolis, a multidisciplinary study was developed to better understand the necropolis organization and to clarify its functioning. The study initially focused on archaeological and biological data and enabled us to note an interesting diversity of funerary practices (e.g., position, orientation, grave goods; Figure 1C-G) despite a highly homogeneous spatial organization (Rottier et al. 2005; Le Roy 2015).

More recently, a paleogenetic study conducted on the site obtained the largest mitochondrial (mtDNA) gene pool from a single archaeological site for the Early/Middle Neolithic period, with 39 HVS-I (hyper-variable sequence I) mitochondrial sequences and haplogroups for 55 individuals (Rivollat et al. 2015). The phylogeographic analyses performed on the Gurgy gene pool suggested a mixture of maternal lineages associated with farmers linked to the Danubian and the Mediterranean Neolithic migration routes. The agreement of these genetic arguments with archaeological data that indicate material exchange between northern and southern French Neolithic groups during the period may represent the most ancient evidence of admixture between farmers from the Danubian and Mediterranean spheres in the European Neolithization debate. The question of hunter-gatherer (descendants') participation in the Gurgy gene pool also arose because lower genetic differentiation between ancient hunter-gatherers and the Gurgy group than ever observed with other Early Neolithic populations could be noted (Rivollat et al. 2015).

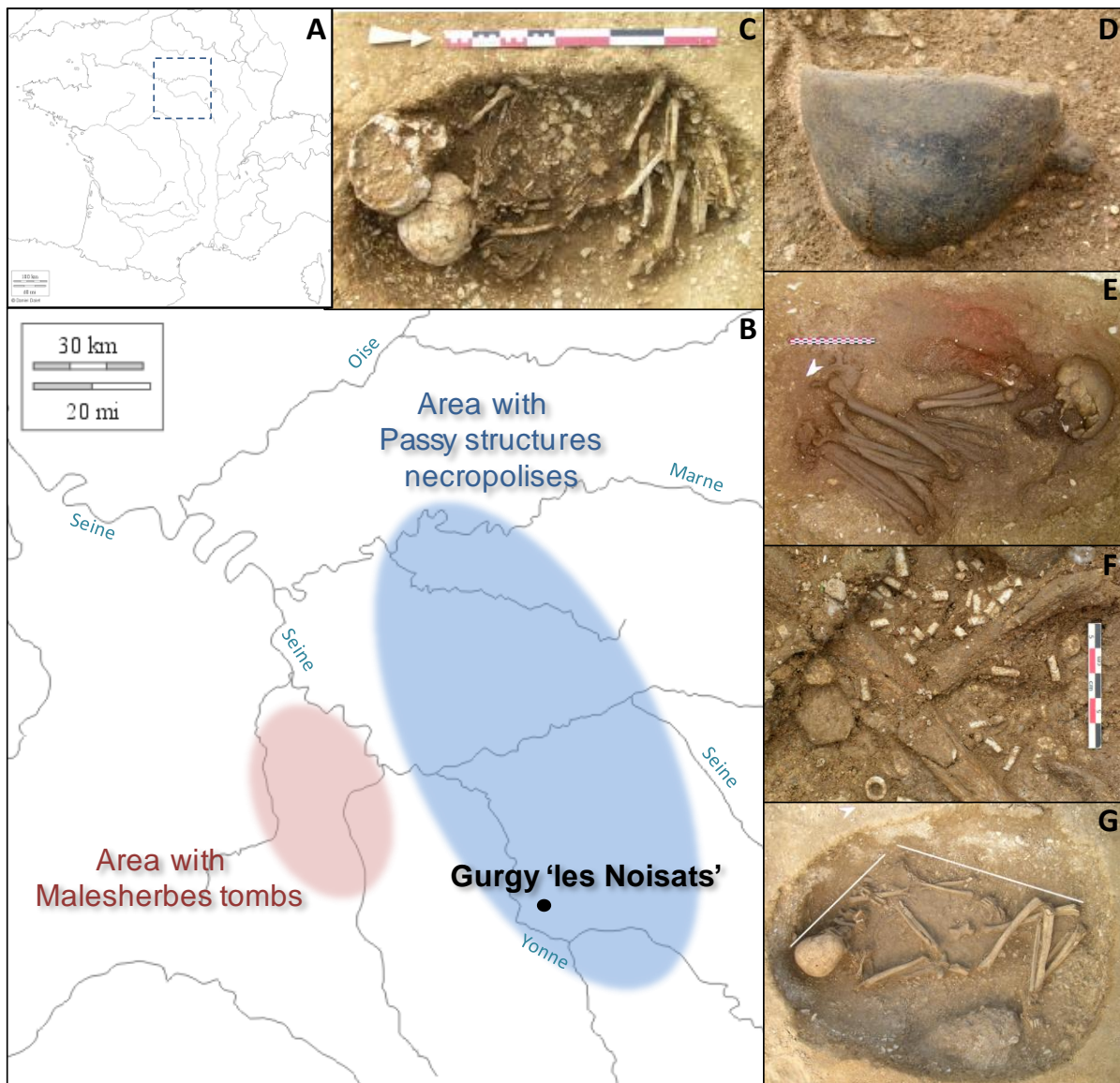


Figure 1: Paris Basin localization in France (A), the Gurgy necropolis location and the schematic repartition of distinct funerary practices encountered in the Paris Basin (after Thomas 2011) (B). Illustration of the funerary variability encountered in the Gurgy necropolis: double burial st_211 (C), ceramic cup discovered in burial st_249 (D), ochre in burial st_298 (E), a large number of beads in burial st_294 (F) and evidence of a wall effect in burial st_249 (G)

The unprecedented number of archaeological, anthropological and genetic data available for the Gurgy necropolis represents a unique opportunity to test potential correlations between cultural and biological diversity at the site level. In the Neolithic context, the confrontation of such a diversity of data has been primarily used to investigate potential kinship between individuals deposited in multiple or collective burials (Haak et al. 2008; Lacan et al. 2011a; Lee et al. 2012b; Keller et al. 2015). For example, the multidisciplinary analysis of the Corded Ware Culture site of Eulau (Germany; Haak et al. 2008) provided the oldest molecular genetic evidence of a nuclear family deposited in a multiple burial. Paleogenetic data obtained a few years later for the Late Neolithic collective burial of Les Treilles (France; Lacan et al. 2011a) provided a persuasive argument regarding the patrilocality of the concerned farmer group and highlighted funerary practices including the grouping of

individuals who were paternally linked. To our knowledge, only one multidisciplinary study including aDNA data and focusing on the Neolithic period addressed the more general correlation between funerary diversity and individual identities and origins. This approach was used for the early Neolithic site of Vedrovice (LBK period, in Czech Republic; Zvelebil, Pettitt 2013). In this study, the combination of archaeological arguments with aDNA, stable isotopes and dental micro-wear evidence provided unprecedented insight into the life history of the LBK farmers (including diet, migrations, ancestry, personal identity, social position and life experience). However, only sixteen mitochondrial profiles could be obtained for the Vedrovice burials (Bramanti 2008), and the important characterized genetic diversity did not facilitate conclusions regarding the organization of the necropolis.

The status of the Gurgy necropolis in the Paris Basin during the Middle Neolithic combined with the large mitochondrial gene pool obtained for this farmer group encouraged us to develop a general approach that aims to test for statistical links between archaeological, anthropological and genetic features. The use of a geographic information system (GIS) appeared particularly suited for this type of global study because it enabled us to perform geostatistical analyses on and rapid, effective comparisons of a large variety of characters. The relevance of the GIS approach to prehistoric sites is well known, and GIS is generally applied to the analysis of artifact distribution in discussions on the organization of settlements and to identify potential specialized areas (Allen, Green, Zubrow 1990). In France, the first application of GIS analysis to a funerary context was performed by Guillot and Guy (1996) for the collective grave of Saint-Sauveur (Late Neolithic; France), who clearly noted the time efficiency and the completeness of such an approach. To date, the rare GIS studies which focused at the scale of a necropolis (including Gurgy) have only considered biological and archaeological data (Lacombe et al. 2014; Le Roy et al. 2014; Le Roy 2015). Therefore, to our knowledge, our analysis is innovative in that it seeks potential correlations between funerary elements (e.g., pits forms, individual positions, grave goods, and chronological data), biological characters (e.g., sex, age-at-death) and maternal lineages (mtDNA). The approach enables us to test for evidence of maternal kinship or maternal ancestry implication in the necropolis organization or in the establishment of specific funerary practices.

2. Materials and methods

2.1. Biological data

The biological data considered in the GIS analysis included sex assessment and age-at-death. The primary sexual diagnosis was performed using two methods: probabilistic sexual diagnosis (Murail et al. 2005) and a morphological method (Bruzek 2002). Due to the poor preservation of certain skeletal remains, a secondary sexual diagnosis (Murail, Bruzek, Braga 1999) was conducted whenever possible. The method of age-at-death estimation provides reliable results (Schmitt 2005). Sex assessment of the youngest individuals was not performed due to the non-reliability of the methods (Bruzek, Murail 2006). Age assessment of children was performed according to maturational stages of deciduous or/and permanent teeth (Moorrees, Fanning, Hunt 1963a; 1963b). In several cases, bone maturation was also used because of bone fragmentation (Scheuer, Black 2000).

Among the 128 individuals uncovered in the Gurgy necropolis, biological analyses enabled us to identify 57 immature skeletons with mixed age ranges, which indicates that there was no strict exclusion of a specific age class. Among the adult (N=53) and sub-adult (N=18) samples,

sex was assessed for 34 males and 20 females. The sex of 25 individuals remains undetermined (Table 1; Le Roy 2015).

2.2. Funerary practices

The data relative to the funerary practices of the Gurgy group and included in the GIS analysis encompassed burial type, pit type, deposit position, grave goods and radiocarbon dating. Most of the burials were single (N=114), but, a small number of possibly double or voluntarily associated burials occurred (N=6). The pit inhumations assumed different forms and exhibited two types: simple (N=110) and complex (N=12). The complex pits were represented by either a wattle or an alcove. The majority of the corpses were buried in perishable coffins (N=86), whereas a small number of other corpses were directly deposited into the pit. However, all archaeo-anthropological evidence support a decay in a void for all of the individuals (Le Roy 2015). The deposits were primary as defined by H. Duday (2009). Immature and adult individuals exhibited approximately the same burial position (lying on the left side with hyperflexed or flexed limbs), but A number of atypical cases also occurred (for example, two female individuals were in a ventral position; Table 1).

Grave goods were found associated with 82 buried individuals, whereas other graves were empty of such goods (N= 48). The most frequently occurring goods were ochre, fauna remains and flint stones. Rare goods were also found, such as a ceramic cup, a green stone pendant and a large number of beads (N= 10).

Radiocarbon dating was performed on 39 individuals chosen from across the necropolis and provided 30 reliable dates that ranged between 5100 and 3980 cal BC. We provide the dates for the genotyped individuals (N=13) (SI_1).

	Number	Body position			Upper limbs			Lower limbs		
		Left side	Dorsal	Other	Flexed	Hyperflexed	Other	Flexed	Hyperflexed	Other
Male	34	19	14	1	2	17	15	10	23	1
Female	20	11	5	4	3	6	11	9	10	1
Undetermined	74									
Adults	53	34	16	3	5	24	24	17	32	4
Sub adults	18	9	4	5	0	5	13	6	9	3
Children	57	37	8	12	9	13	35	25	18	14
Total	128	80	28	20	14	42	72	48	59	21

Table 1: Summary of the primary data concerning biological (age-at-death and sex assessment) data and individual deposit positions from Gurgy "Les Noisats"

2.3. Paleogenetic analyses

We added the mitochondrial data obtained for 55 individuals from the necropolis (Rivollat et al. 2015) to the GIS analysis. Among the 102 genetically analyzed individuals, 55 mitochondrial haplogroups could be characterized. Of these 55 individuals, 39 provided

HVS-I sequences (which define mitochondrial haplotypes; Table 2) that met all requested aDNA authenticity criteria. The sequences are accessible at the Genbank database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>; accession numbers KP863031-KP863069). In first steps of the GIS analyses, the funerary and biological features were confronted to individuals' mitochondrial haplogroups and haplotypes to establish the presence of specific links between funerary elements and maternal lineage (i.e., more or less close relatives).

	Number of Haplogroups	Number of Haplotypes	Potential ancestry
H	20	13	South_F
H1	10	7	
H3	4	3	
U	9	6	South_F HG
U4	1	0	HG
U5	7	5	HG
K	11	7	Undetermined
T	2	1	Central_F
J	6	5	Central_F
X	2	2	South_F
N1a	3	3	Central_F
V	2	2	Central_F
Total	55	39	

Table 2: Details of the mitochondrial haplogroups and/or haplotypes and their potential ancestry (see 2.3. for ancestry attribution) characterized on Gurgy individuals

In the second part of our analyses, the funerary and biological data were correlated with the potential maternal ancestry of the individuals (in term of descendants of ancient groups) to detect ancestry-specific funerary features. In fact, the large existing mtDNA dataset on ancient populations facilitated a clear association of specific mitochondrial haplogroups with either hunter-gatherer or farmer maternal ancestry (proposed by Brandt and colleagues 2013). The associations of specific mtDNA haplogroups with European hunter-gatherers, farmers from central Europe or farmers from southern Europe (SI_2) could be confirmed through the principal component or multidimensional scaling analyses conducted by Rivollat et al. (2015; SI_3 and SI_4). Therefore, we proposed three distinct ancestry groups: (i) a group with hunter-gatherer (HG) ancestry characterized by haplogroups U4 and U5; (ii) a group that derives from central European farmers (Central_F) characterized by HV, V, T, J, N1a; and (iii) a group that descends from southern European farmers (South_F), who present haplogroups H, X, and other U. Individuals who present the haplogroup K could not be linked with any specific ancestry and were classed in the "Undetermined" group.

Based on this classification scheme, we grouped 8 individuals in the HG ancestry group (14.5%), 13 individuals in the Central_F ancestry group (23.6%) and 23 individuals in the South_F group (41.8%). The frequencies of mitochondrial lineage U4 and U5 (1.8% and 12.7%, respectively) associated with the proposed HG ancestry are significantly higher in the Gurgy group than in previously studied groups from the Early and Middle Neolithic (Brandt et al. 2013).

We used Arlequin software (version 3.5.1.2; Excoffier, Laval, Schneider 2005) to calculate the genetic diversity of the specific groups included in our sample (according to archaeological elements or maternal ancestry). An exact test of differentiation based on haplotype frequencies (Raymond, Rousset 1995) was used to check for any group's genetic distinction.

2.4. GIS

A spatial analysis was performed using ArcGIS software. This approach facilitated the rapid performance of a high number of cartographic and statistic analyses and the subsequent simultaneous testing of numerous hypotheses. Potential statistically significant spatial associations between each specific funerary/biological attribute and each maternal haplogroup/haplotype/ancestry group were checked.

To analyze the dispersion of the burial pits inside the necropolis of Gurgy "Les Noisats", a centroid (or geographical center of the feature) that represents each individual average x- and y-coordinate was calculated. The global characteristics of the site were defined according to the mean center and the standard deviational ellipse and used to compare the distributions of selected characters. Then, the standard deviation ellipse of each character (funerary, biological and genetic) was measured. The orientation and size of the ellipse indicated where the studied features were distributed, at one standard deviation. Next, spatial distance analysis was used to highlight clusters within the entire assemblage (K Ripley and Hotspot Analysis; Zaninetti 2005) using CrimeStat software. Additionally, the nearest neighbor index was measured to identify the difference of the mean distance from the expected distance compared with the mean distance for a hypothetical random distribution. This index is calculated using the ratio between the two mean distances. According to the results, the distribution can be clustered, random, or dispersed (Zaninetti 2005). Using only on biological and archaeological data, several clusters were previously identified (Le Roy et al. 2014). Among them, only three spatial clusters (adult, male and immature individual clusters) included individuals who share a common pattern in funerary practices (e.g., same position of the body, same type of pit). All of the other identified clusters always exhibited only one shared attribute (e.g. the same position of the upper limb, the same type of pit...; Le Roy 2015). Finally, the correlations were examined between the detected biological/archeological clusters and the maternal haplogroups/haplotypes/ancestry groups.

3. Results

3.1. Correlation of funerary and biological attributes with individual maternal lineages

First, we tested if each mitochondrial haplogroup/haplotype identified in the Gurgy necropolis (that could be a potential indicator of kinship or origins of the individuals) could be statistically associated with a specific funerary element and/or biological character. No statistical association could be established in this first set of analyses, which revealed the absence of links between funerary attributes, biological traits and specific maternal lineage

(all p-values >0.05; SI_5). For example, among the group of individuals who share the H lineage (the most common haplogroup found in the necropolis, n=20; Table 2), no specific body position (p=0.77) or grave good (p=0.98) predominated (SI_5). The analysis of the radiocarbon dating enabled us to demonstrate the presence of this haplogroup H in Gurgy from the time the necropolis was established (between 4943-4355 BC; SI_1). This result was not unexpected because this haplogroup has been recognized since the Mesolithic period in Western Europe (Di Benedetto et al. 2000; Hervella et al. 2012; de la Rua et al. 2015), and may have reached its extant high frequency during the Middle Neolithic (Brotherton et al. 2013).

No funerary character was revealed to be statistically linked to the N1a haplogroup considered to be the most characteristic mitochondrial haplogroup of the Early Neolithic of Central Europe (LBK groups; Haak et al. 2005; Haak et al. 2010). This haplogroup is shared by three individuals (Table 2). Radiocarbon dating indicates that these individuals were present during the main stage of use of the funerary site, between 4539-4367 BC (SI_1).

No statistically significant correlation between body position and mitochondrial lineage could be identified (SI_5). In fact, five main body positions were noted across the entire necropolis. However, (Le Roy 2015) no one position appeared to be specifically associated with a maternal lineage (Figure 2).

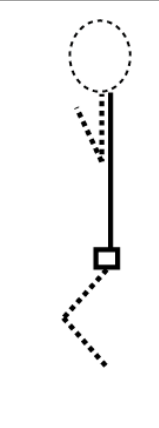
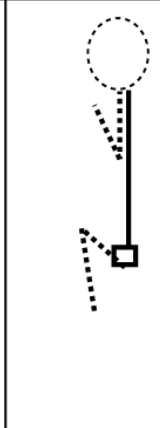
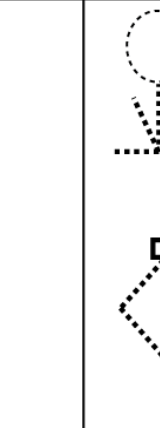
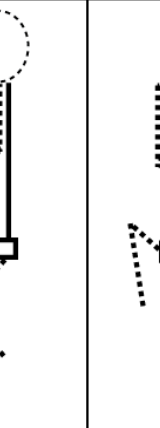
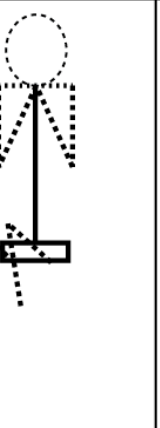
Body positions					
Total of individuals	n=6	n=26	n=3	n=5	n=3
Haplogroups (Concerned Individuals)	H (x2)	H (x7); J(x2); K (x2); N1a (x1); U (x3)	H (x2)	J (x2); H (x1); X (x1); K (x1)	N1a (x1); H (x1)
Potential maternal ancestries	South_F	Central_F ; South_F ; HG	South_F	Central_F ; South_F	Central_F ; South_F

Figure 2: Representations of the five main body positions observed in the necropolis of Gurgy “Les Noisats” and the mtDNA haplogroups/potential maternal ancestries characterized for each group

Concerning the potentially significant spatial grouping of burials that share specific mitochondrial lineage, only one spatial cluster could be characterized for burials that present haplogroup K (Figure 2). This cluster includes three individuals: one male adult and two

children aged between 1 and 6 years. Because these three individuals share the same haplotype K_16224C, they were probably maternally related. Although the association of these three individuals appears to be clearly intentional (because two of the burials are superposed), no significant sharing of other funerary elements could be noted. Unfortunately, no radiocarbon dating was available for these samples, which hinders discussion concerning the structure's chronology. Other direct associations between burials were also observed (i.e., either double burials or superposed structures). However, none of these burials shared a common mitochondrial lineage (Figure 3). In addition, a high proportion of male adult - child associations was observed. These associations concerned 22 male adults whose burial pits were either directly connected with or closer than 1 meter to an immature individual's pit. This observation is not exclusive because associations between men and women were also noted. Additionally, no selection according to age-at-death could be detected because all of the immature age classes were concerned. Except for the previously discussed group that shares the same haplotype K_16224C, all other adult male - child groups for which aDNA data were available presented distinct mitochondrial haplogroups/haplotypes.

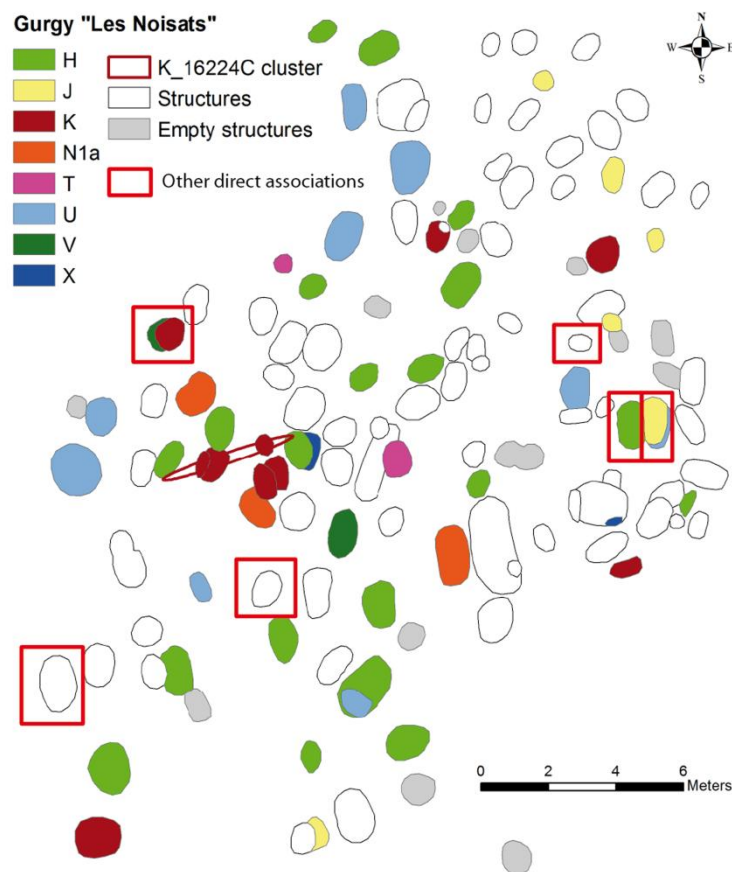


Figure 3: Localization of the spatial cluster of individuals who share the K_16224 haplotype (brown ellipse) and of the double burials or superposed structures (red squares)

3.2. Correlation of funerary/biological clusters with mitochondrial lineages

Although no spatial hot spot could be identified for the different mitochondrial lineages characterized in Gurgy, several specific spatially defined clusters based on funerary and/or

biological features were detected in the necropolis (Le Roy et al. 2014). We checked for correlations between these clusters and specific maternal groups.

First, a spatially defined cluster based on the character "adult" was detected, which grouped 11 individuals (six males, two females and three undetermined; Figure 4A, Cl.1). No common features could be identified as strictly linked to this group (SI_6). Another spatial cluster could also be defined according to the character "male" that overlapped with the adult cluster (Figure 4A, Cl.2). This second cluster included five adult individuals. Although these male individuals were all found with their lower limbs hyperflexed, they presented distinct body positions (two individuals were buried on their backs, two others on their left side and the last one was insufficiently preserved to enable its position to be determined). This succession of clusters in the same area of the necropolis suggests that this area was preferentially used to bury male adult individuals. Interestingly, these concentrations are not linked to a specific maternal lineage (Figure 4A).

Then, considering the "immature" character, a spatial cluster was highlighted in the southwest section of the necropolis. The cluster included four individuals. Two belonged to the [1-4] age class, the two others belonged to the [1-9] age group. Three immature individuals were deposited on their left sides, whereas the fourth individual was lying on his back. In three cases, the upper and lower limbs were flexed (the fourth individual was insufficiently preserved to enable a conclusion to be drawn). All four individuals were buried in containers, and three of the observed structures were complex (the fourth structure was a simple pit). Whereas the burials that form this "immature" cluster presented quite homogenous funerary patterns, they did not share a specific mitochondrial haplogroup (Figure 4B, Cl.3).

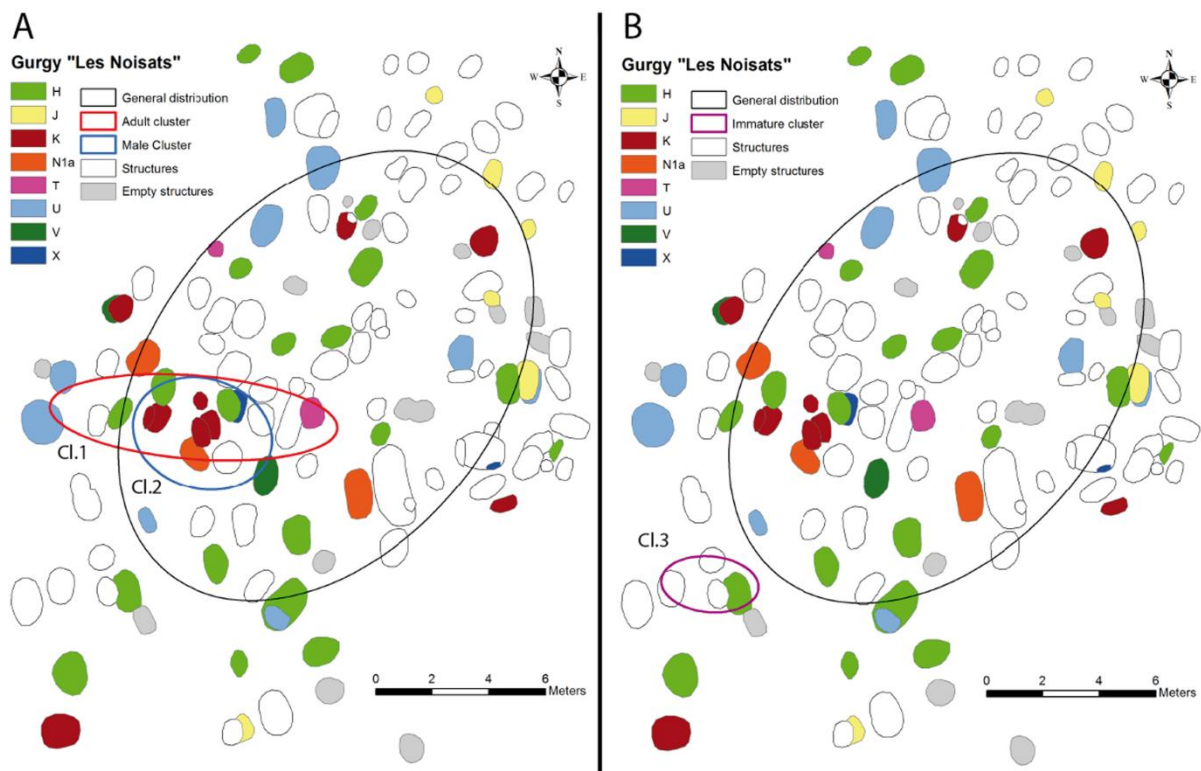


Figure 4: Localization of spatially defined clusters based on biological characters and distribution of mitochondrial lineages. A) Defined clusters based on the characters "adult" (Cl.1) and "male" (Cl.2). B) Defined clusters based on the character "immature" (Cl.3)

Therefore, it clearly appears that all of the spatial clusters identified through biological and archaeological characters do not reflect a specific maternal link between individuals.

To proceed in the analyses, we checked for potential genetic differentiation between the groups associated with these funerary/biological clusters and the remainder of the Gurgy group (with aDNA data available, SI_7). The diversities measured for the groups inside the clusters were systematically higher than those measured outside the clusters, which indicates that no intentional association according to maternal lineage guided the spatial groupings. However, when we only consider the defined cluster based on the feature "individuals with the head orientated to the south", we find a statistically significant differentiation between this group and the remainder of the Gurgy population (exact test of population differentiation: $p=0.03167+-0.0050$). This outcome indicates that the genetic composition of this archaeologically defined cluster may not be a coincidence. However, this feature (i.e., the head orientated to the south) is the most common orientation encountered in the necropolis and thus may not be culturally informative.

3.3. Correlation of funerary/biological characters with maternal ancestries

Previous studies have proposed the association of different mtDNA haplogroups with potential distinct ancestries (ie. HG vs. farmer ancestries; Brandt et al. 2013; Rivollat et al. 2015). In addition, summary statistics obtained for the Gurgy gene pool suggested the admixture of maternal lineages with distinct farmer ancestries linked to the Danubian and the Mediterranean Neolithization routes (Central_F vs. South_F; Rivollat et al. 2015). Bearing in mind that this classification is not exclusive, we found it interesting to check for a potential correlation between cultural/biological features and proposed maternal ancestries. No specific funerary character could be found that statistically correlated with any ancestry group (SI_5). For example, the five main body positions encountered in the Gurgy necropolis did not appear specifically linked to any ancestry although we could note that the group with HG ancestry appeared specifically deposited on the left side, with upper and lower limbs hyperflexed (Figure 2).

The spatial distribution of the ancestry groups appeared to be quite homogenous, with no specific necropolis area dedicated to one particular ancestral group (Figure 5). However, the individuals potentially attributed to HG ancestry appeared to be slightly marginalized because the circular shape of the deviational ellipse suggested a specific distribution on the periphery of the necropolis (Figure 5). The results tend to indicate that these individuals who share HG ancestry were excluded from the center of the necropolis. Because most of the defined clusters based on biological characters were detected in this center area, we could note that no individual with proposed HG ancestry belonged to the archaeologically or biologically defined clusters (except for two clusters based on two elements that were overwhelmingly predominant in the necropolis: the head oriented to the south and the lower limbs hyperflexed).

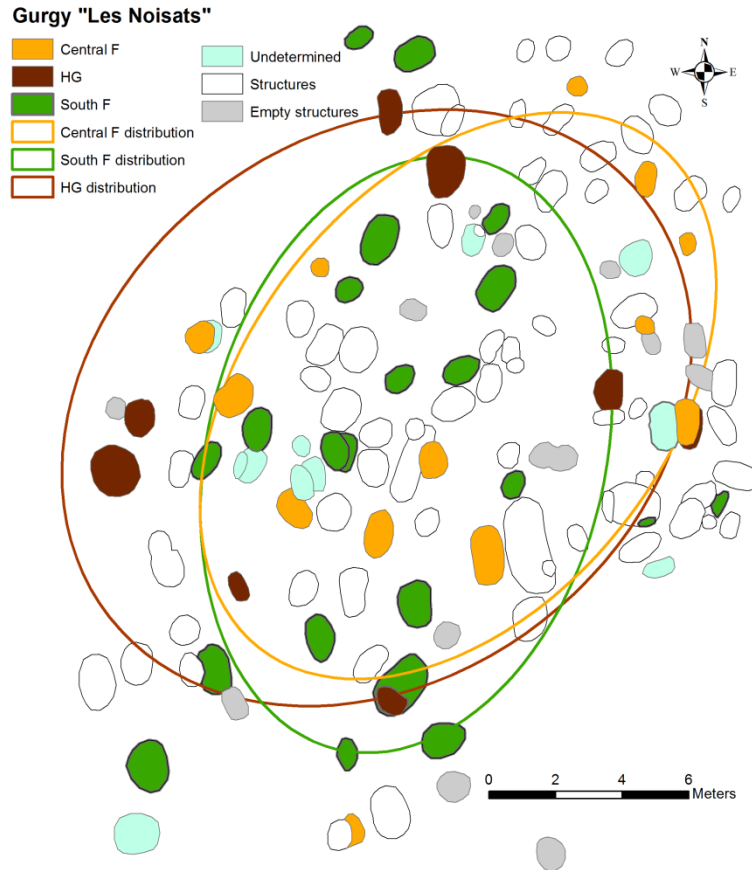


Figure 5: Spatial distribution of the groups defined according to their potential ancestry: HG/Central_F/South_F

Finally, despite the low frequency of grave goods encountered in the Gurgy burials, several grave goods were considered to be rare and exceptional based on their scarce presence in the necropolis and in the regional context, e.g., green stone pendants, a ceramic cup, a beaver-tooth set, etc. Among the ten individuals who were associated with such rare grave goods, four individuals presented potential HG ancestry, which corresponded to 50% of this ancestry group (compared with 17.4% for the South_F group and 7.9% for the Central_F one). Subsequently, we tested for the potential genetic differentiation of this specially defined group based on the character "association with rare grave goods". The genetic diversity of the group associated with rare goods (0.9333 +/- 0.1217) was not significantly different from the group without rare goods (0.9508 +/- 0.0273). In addition, both groups could not be genetically differentiated using the exact test of differentiation ($p = 0.59287 \pm 0.0148$), which indicates no clear maternal specificities for this group (SI_7).

4. Discussion

The necropolis of Gurgy "Les Noisats" is characterized by apparent global homogeneity in funerary practices but exhibits variable funerary features in terms of body position, orientation, and grave goods (Le Roy 2015). The analyses conducted in this study demonstrate that none of these variable funerary characters was significantly associated with a specific maternal lineage. This result was systematically confirmed whether the analyses were run on the individual scale or on the archaeological/biological clusters scale. Only one case of a small cluster of burials, which grouped three probably maternally related

individuals (who shared haplotype K_16224), could be highlighted. Thus, despite (i) the use of an effective, powerful GIS approach and (ii) the application of this approach to an unprecedented number of archaeological/biological and genetic data collected for one archaeological site, we did not establish clear indications of the influence of maternal relationships on the functioning of the Gurgy necropolis. Because no data have been yet obtained on the Y-chromosome variability of the Gurgy group, the question of an influence of paternal relationships in the necropolis organization remains open. The picture that clearly emerged from our analyses was that of a genetically diverse (that presented substantial maternal genetic diversity) but culturally homogeneous group. It is interesting to note that this cultural/biological uniformity has been recently similarly demonstrated in connection with the diet of the Gurgy group. Preliminary isotope results obtained for the group indicated a surprisingly low variability of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ levels, which reveals a diet homogeneity that has been rarely observed for one ancient population (Rey, Goude, Rottier 2014).

The rare and slight evidence of associations between particular funerary characters and specific genetic groups was observed when the potential maternal ancestries of the individuals were considered. In fact, we noted that the individuals who share HG ancestry (i.e., who present U4 and U5 haplogroups) were significantly more frequently associated with goods that rarely occur in the region and the period (e.g., a ceramic cup or green stone pendants). Additionally, we demonstrated that the spatial dispersion of the HG ancestry group was preferentially located on the site's periphery, whereas individuals associated with farmer ancestries appeared randomly distributed across the entire necropolis. The potential exclusion of the individuals with HG ancestry from the center of the necropolis and their association with uncommon grave goods suggests a slightly different status for this specific ancestry, although they could not be distinguished through other funerary or biological features. Except for these rare observations, we could not detect any other funerary specificity for the groups distinguished through potential HG or farmer ancestries. Such an important uniformity of treatment of the population suggests the complete acculturation in Gurgy of individuals who originated in diverse source populations, i.e., hunter-gatherers and farmers who derived from the Danubian and Mediterranean diffusion routes.

A clear genetic discontinuity between the mitochondrial gene pools of hunter-gatherers and early farmers has been consistently observed at the advent of farming in Central Europe and in the Iberian Peninsula (Bramanti et al. 2009; Haak et al. 2010; Hervella et al. 2012; Brandt et al. 2013). aDNA evidence obtained for the Middle and Late Neolithic in Germany suggests a slow but steady increase in hunter-gatherer assimilation following an initial period of cohabitation (Brandt et al. 2014b). The slight funerary distinction of the individuals who share HG ancestry can be interestingly read in conjunction with the apparently important HG heritage in Gurgy. In fact, the maternal haplogroups traditionally associated with hunter-gatherer groups were found in a significantly higher proportion in the Gurgy group than in Neolithic groups further east or south (more ancient than or contemporaneous with Gurgy, i.e., groups that date from 5500 to 4000 BC). According to the data compiled in a previous study (Rivollat et al. 2015), Gurgy's U4 and U5 frequencies reached 1.8% and 12.7%, respectively, whereas lower frequencies were measured for farmer groups from Central Europe (0% and 4.1%, respectively) or from Southern Europe (0% and 5.3%, respectively). Because the Gurgy necropolis welcomed the burials of the most ancient farmer groups established in the region, these observations support a more significant hunter-gatherer/farmer admixture at the advent of farming in the southern Paris Basin than

previously found in Central or Southern European regions. The aDNA data obtained for the Gurgy necropolis, which demonstrate a significant hunter-gatherer contribution to the group genetic make-up, strongly support a scenario of increasing hunter-gatherer admixture with increasing geographic distance from the Near East. This scenario finds particular resonance in the conclusions of the model-based studies conducted by Rasteiro and Chikhi (2013).

Patrilocality has been regularly proposed to explain the progressive assimilation of the hunter-gatherer maternal lineages in farmer gene pools. For example, Bollongino et al. (2013) observed the co-existence of an agriculturalist and a fisher-hunter-gatherer group in the Blätterhöhle site (4th millennium cal BC, Hagen, Germany) 2000 years after the arrival of farmers in Central Europe. The progressive contribution of maternal hunter-gatherer lineages to the farmer gene pool was explained by potential patrilocality, which implies the progressive integration of hunter-gatherer women in the group. The patrilocal pattern was already suggested by more ancient archaeological studies that proposed that the exchanges of ceramics, stone tools and livestock between hunter-gatherer and farmer communities may have occurred in parallel with individual exchanges through marriages (Gronenborn 1999). In addition, strontium isotope analyses conducted in the Neolithic context which regularly conclude in allochthonous origin for the farmer group women provided important evidence of a patrilocality system (Bentley et al. 2003; Bentley et al. 2012). In these cases, a correlation between funerary treatments and individual origins could be established (based on ground stone adzes reserved for local individuals). Finally, ethnographic and genetic studies on sub-current or current populations have provided arguments for a forager patrilocal system in several societies (Marlowe 2004). For example, the Efe Pygmy hunter-gatherer group in tropical African forest marries its women to the Balese farmer group according to an elaborate socio-economical system of exchanges of goods (Terashima 1987). Ethnological data enable one to estimate that 30% of Balese women share Efe ancestry, a result that has been confirmed by genetic studies that reveal a long-standing maternal gene flow from hunter-gatherers to agriculturalists (Quintana-Murci et al. 2008).

Interestingly, the question of a patrilocal system was also raised in the Gurgy region by archaeological evidence (Thomas, Chambon, Murail 2011; Le Roy 2015). The preferential grouping of males and immature individuals encountered in the Gurgy necropolis has also been noted in the Passy Structures. Although the sex of the immature individuals could not be determined in these cases, the grouping of children with men suggests the strong social power of male adults in the human group, as expected for groups that present the patrilocal system. In summary, the archaeological and genetic data compiled for the Gurgy necropolis agree with the patrilocal pattern, including the assimilation of allochthonous hunter-gatherer and farmer women in the group. This patrilocal system may have permitted women exchanges with more or less distant groups, permitting the maintenance of villages too small to employ an endogamic system (Passard 1983). The funerary homogeneity observed in the Gurgy necropolis supports a complete acculturation of all of the individuals who present potentially distinct maternal ancestries.

5. Conclusion

The unprecedented number of archaeological, biological and aDNA data available for the necropolis of Gurgy “Les Noisats” represented a unique opportunity to use an innovative GIS approach to test for special correlations between cultural and biological features. We studied the spatial distribution of the individuals from this new perspective to confirm or

identify hypotheses presented in classic studies. This multidisciplinary approach should soon include stable isotopes and dental micro-architecture to complete the understanding of the functioning of the Gurgy necropolis.

The Gurgy necropolis gathered the burials of individuals who present distinct maternal origins or ancestries but share the same funerary practices (even with a long use that ranges from 5000 to 4000 BC). Individuals with hunter-gatherer, Central European farmer or South European farmer maternal ancestries seem to have benefited from a common treatment in death. This funerary homogeneity, observed since the establishment of the necropolis, could represent early evidence of a complete admixture and acculturation of groups which encountered one another in Gurgy. The complete integration of individuals who shared a hunter-gatherer ancestry into the Gurgy farmer group is noteworthy, and these results could illustrate an increasing hunter-gatherer admixture with farmer groups that were migrating in Western Europe. However, because comparable data are not available for the regional and cultural context, the results obtained for the Gurgy group could represent a special case in the Paris Basin context. Nevertheless, these observations should initiate a discussion concerning the processes implied in the Paris Basin Neolithization and encourage similar analyses for the first farmer groups to reach different regions of French territory. Currently, model-based analyses are being conducted to test the continuity between the Gurgy group and the different hunter-gatherer/farmer ancestries groups proposed in this study. Finally, the paleogenomic analysis of the Gurgy group may provide important evidence of the specific ancestry of each Gurgy individual and quantify the contribution of each hunter-gatherer/farmer population to the Gurgy group make-up. Of course, the significant acculturation proposed for the Gurgy site may not be considered to represent a norm for the Neolithic period in the Paris Basin given the diversity of funerary practices observed for the period in this area. To advance the understanding of the hunter-gatherers/farmers relationships at the advent of farming in Europe, additional multidisciplinary studies appear necessary. We believe that the large diversity of funerary structures encountered in the Paris Basin provides a wide playground to test various practices of cultural and biological interbreeding between human groups.

Acknowledgments

Many thanks to Léonie Rey for discussions and to Lucy van Dorp and Catherine Walker for bibliographic assistance. This study benefited from excavation grant support from the region of Bourgogne, France, and the Service Régional de l'Archéologie de Bourgogne (89 198 008). This research is funded by a ministerial grant from the Research National Agency as a program of prospects investments ANR-10-LABX-52 (project 'Diversité biologique et culturelle de l'Homme de la fin de la Préhistoire à la Protohistoire'; dir: SR; Université de Bordeaux 1, LaScArBx-ANR; 2012–14) and could be performed thanks to a PhD research grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche for MLR and MR.

References

- Allard P., Bostyn F., Zimmermann A., 2006. Contribution des matériaux lithiques dans la chronologie du Néolithique ancien et moyen en France et dans les régions limitrophes, Session de l'EAA. Lyon, sept. 2004, BAR IS, 1494, 83 pages.
- Allen K., Green S., Zubrow E., 1990. Interpreting space : GIS and Archaeology. Applications of Geographic Information Systems, Taylor and Francis, Londres, 398 pages.
- Augereau A., Chambon P., 2011. Les occupations néolithiques de Macherin à Monéteau (Yonne), Société préhistorique française, Paris, Collection Mémoires, 53, 431 pages.
- Bentley R., Krause R., Price T., Kaufmann B., 2003. Human mobility at the early Neolithic settlement of Vaihingen, Germany: evidence from strontium isotope analysis, *Archaeometry* 45 (3), 471-486, doi:10.1111/1475-4754.00122.
- Bentley R.A., Bickle P., Fibiger L., Nowell G.M., Dale C.W., Hedges R.E.M., Hamilton J., Wahl J., Francken M., Grupe G., Lenneis E., Teschler-Nicola M., Arbogast R.-M., Hofmann D., Whittle A., 2012. Community differentiation and kinship among Europe's first farmers, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (24), 9326-9330, doi:10.1073/pnas.1113710109.
- Bollongino R., Nehlich O., Richards M.P., Orschiedt J., Thomas M.G., Sell C., Fajkošová Z., Powell A., Burger J., 2013. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe, *Science* 342 (6157), 479-481, doi:10.1126/science.1245049.
- Bramanti B., 2008. Ancient DNA: Genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection, *Anthropologie* 46 (2-3), 153-160
- Bramanti B., Thomas M., Haak W., Unterlaender M., Jores P., Tambets K., Antanaitis-Jacobs I., Haidle M., Jankauskas R., Kind C.-J., 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers, *Science* 326 (5949), 137-140, doi:10.1126/science.1176869.
- Brandt G., Haak W., Adler C.J., Roth C., Szécsényi-Nagy A., Karimnia S., Möller-Rieker S., Meller H., Ganslmeier R., Friederich S., Dresely V., Nicklisch N., Pickrell J.K., Sirocko F., Reich D., Cooper A., Alt K.W., Consortium T.G., 2013. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity, *Science* 342 (6155), 257-261, doi:10.1126/science.1241844.
- Brandt G., Szécsényi-Nagy A., Roth C., Alt K.W., Haak W., 2014. Human paleogenetics of Europe. The known knowns and the known unknowns, *Journal of human evolution* 79, 73-92, doi:10.1016/j.jhevol.2014.06.017.
- Brotherton P., Haak W., Templeton J., Brandt G., Soubrier J., Adler C.J., Richards S.M., Der Sarkissian C., Ganslmeier R., Friederich S., 2013. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans, *Nature communications* 4, 1764, doi:10.1038/ncomms2656.
- Bruzek J., 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone, *American journal of physical anthropology* 117 (2), 157-168, doi:10.1002/ajpa.10012.
- Bruzek J., Murail P., 2006. Methodology and reliability of sex determination from the skeleton, *Forensic anthropology and medicine*, Springer, 225-242.

Chambon P., Leclerc J., 2003. Les pratiques funéraires néolithiques avant 3500 av. J.C. en France et dans les régions limitrophes. , Société Préhistorique Française, Paris, Mémoire 33, 333 pages.

Chambon P., Rottier S., Augereau A., Bonnardin S., Meunier K., Pariat J.-G., 2013. Evolution, coexistence et confrontation de pratiques funéraires entre 4700 et 4000 av. J.-C. sur un microterritoire dans la vallée de l'Yonne, in: Jaubert J., Fourment N., Depaepe P. (Eds.), Transition, ruptures et continuité durant la Préhistoire, 27e Congrès préhistorique de France, Société Préhistorique Française, Paris, 213-228.

de la Rúa C., Izagirre N., Alonso S., Hervella M., 2015. Ancient DNA in the Cantabrian fringe populations: A mtDNA study from Prehistory to Late Antiquity, *Quaternary International* 364, 306-311, doi:10.1016/j.quaint.2015.01.035.

Di Benedetto G., Nasidze I.S., Stenico M., Nigro L., Krings M., Lanzinger M., Vigilant L., Stoneking M., Pääbo S., Barbujani G., 2000. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps, *European journal of human genetics* 8 (9), 669-677

Duday H., 2009. The archaeology of the dead: lectures in archaeoethanatology, Oxbow, 158 pages.

Duhamel P., Presteau M., 1997. Emergence, développement et contacts de la société Cerny en bassin d'Yonne: Point des connaissances et voies de recherche, *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France* 6, 111-134

Excoffier L., Laval G., Schneider S., 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis, *Evolutionary bioinformatics online* 1, 47

Gronenborn D., 1999. A variation on a basic theme: the transition to farming in southern central Europe, *Journal of World Prehistory* 13 (2), 123-210, doi:10.1023/A:1022374312372.

Guillot H., Guy H., 1996. L'utilisation d'un système d'information géographique (SIG) pour l'étude d'une sépulture collective : l'exemple de Saint-Sauveur (Somme). *INTERNEO* 1, 103-112

Haak W., Forster P., Bramanti B., Matsumura S., Brandt G., Tänzer M., Villems R., Renfrew C., Gronenborn D., Alt K.W., Burger J., 2005. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites, *Science* 310 (5750), 1016-1018, doi:10.1126/science.1118725.

Haak W., Brandt G., de Jong H.N., Meyer C., Ganslmeier R., Heyd V., Hawkesworth C., Pike A.W., Meller H., Alt K.W., 2008. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (47), 18226-18231, doi:10.1073/pnas.0807592105.

Haak W., Balanovsky O., Sanchez J.J., Koshel S., Zaporozhchenko V., Adler C.J., Der Sarkissian C.S., Brandt G., Schwarz C., Nicklisch N., 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities, *PLoS biology* 8 (11), e1000536, doi:10.1371/journal.pbio.1000536.

Hervella M., Izagirre N., Alonso S., Fregel R., Alonso A., Cabrera V.M., de la Rúa C., 2012. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe, *PLoS One* 7 (4), e34417, doi:10.1371/journal.pone.0034417.

Keller M., Rott A., Hoke N., Schwarzberg H., Regner-Kamlah B., Harbeck M., Wahl J., 2015. United in death—related by blood? Genetic and archeometric analyses of skeletal remains

- from the neolithic earthwork bruchsal-ae, *American journal of physical anthropology* 157 (3), 458-471, doi:10.1002/ajpa.22738.
- Lacan M., Keyser C., Ricaut F.-X., Brucato N., Duranthon F., Guilaine J., Crubézy E., Ludes B., 2011. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (24), 9788-9791, doi:10.1073/pnas.1100723108.
- Lacombe J.P., Daugas J.P., Murail P., Cochard D., Sbihi-Alaoui F.Z., 2014. La nécropole Néolithique de Skhirat (Maroc) : caractérisation de la population inhumée et organisation spatiale, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 26 (1-2), 78-87, doi:10.1007/s13219-013-0082-x.
- Le Roy M., Rottier S., de Becdelievre C., Thiol S., Coutelier C., Tillier A.-M., 2014. Funerary behaviour of Neolithic necropolises and collective graves in France. Evidence from Gurgy "les Noisats" (Middle Neolithic) and Passy/Veron "la Truie Pendue" (Late Neolithic), *Archäologisches Korrespondenzblatt* 44 (3), 337-351
- Le Roy M., 2015. Les enfants au Néolithique. Du contexte funéraire à l'interprétation socioculturelle en France de 5700 à 2100 ans av. J.-C., Université de Bordeaux, PhD thesis, 609 pages.
- Lee E.J., Renneberg R., Harder M., Krause-Kyora B., Rinne C., Müller J., Nebel A., von Wurmb-Schwark N., 2012. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA, *Journal of Archaeological Science*, 174-180, doi:10.1016/j.jas.2012.08.037.
- Marlowe F., 2004. Marital residence among foragers, *Current Anthropology* 45 (2), 277-284, doi:10.1086/382256.
- Moorrees C.F., Fanning E.A., Hunt E.E., 1963a. Formation and resorption of three deciduous teeth in children, *American journal of physical anthropology* 21 (2), 205-213, doi:10.1002/ajpa.1330210212.
- Moorrees C.F.A., Fanning E.A., Hunt E.E., 1963b. Age Variation of Formation Stages for Ten Permanent Teeth, *Journal of Dental Research* 42 (6), 1490-1502, doi:10.1177/00220345630420062701.
- Murail P., Bruzek J., Braga J., 1999. A new approach to sexual diagnosis in past populations. Practical adjustments from Van Vark's procedure, *International Journal of Osteoarchaeology* 9 (1), 39-53, doi:10.1002/(SICI)1099-1212(199901/02)9:1<39::AID-OA458>3.0.CO;2-V.
- Murail P., Bruzek J., Houët F., Cunha E., 2005. DSP: a tool for probabilistic sex diagnosis using worldwide variability in hip-bone measurements, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 17 (3-4), 167-176
- Passard F., 1983. Achitectures de la fin du Néolithique en Franche-Comté et en Suisse occidentale: contexte culturel et social, *Dialogues d'histoire ancienne* 9 (9), 7-64
- Quintana-Murci L., Quach H., Harmant C., Luca F., Massonnet B., Patin E., Sica L., Mougouma-Daouda P., Comas D., Tzur S., 2008. Maternal traces of deep common ancestry and asymmetric gene flow between Pygmy hunter-gatherers and Bantu-speaking farmers, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (5), 1596-1601, doi:10.1073/pnas.0711467105.

- Rasteiro R., Chikhi L., 2013. Female and male perspectives on the neolithic transition in Europe: clues from ancient and modern genetic data, *PLoS One* 8 (4), e60944, doi:10.1371/journal.pone.0060944.
- Raymond M., Rousset F., 1995. An exact test for population differentiation, *Evolution*, 1280-1283
- Rey L., Goude G., Rottier S., 2014. Comportements alimentaires au Néolithique : nouveaux résultats isotopiques dans le Bassin parisien, Colloque annuel de la Société d'anthropologie de Paris, 28-31 janvier 2014, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 26 (suppl. 1), 32.
- Rivollat M., Mendisco F., Pemonge M.-H., Safi A., Saint-Marc D., Brémond A., Couture-Veschambre C., Rottier S., Deguilloux M.-F., 2015. When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin, *PLoS One* 10 (4), e0125521, doi:10.1371/journal.pone.0125521.
- Rottier S., Mordant C., Chambon P., Thevenet C., 2005. Découverte de plus d'une centaine de sépultures du Néolithique moyen à Gurgy, les Noisats (Yonne), *Bulletin de la Société préhistorique française* 102 (3), 641-645
- Scheuer L., Black S., 2000. *Developmental Juvenile Osteology*, Elsevier, 587 pages.
- Schmitt A., 2005. Une nouvelle méthode pour estimer l'âge au décès des adultes à partir de la surface sacro-pelvienne iliaque, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 17 (1-2), 89-101
- Sénépart I., Léandri F., Cauliez J., Perrin T., Thirault E., 2014. Chronologie de la Préhistoire récente dans le Sud de la France. *Actualités de la recherche.*, Archives d'Ecologie Préhistorique, Toulouse.
- Terashima H., 1987. Why Efe girls marry farmers? Socio-ecological backgrounds of inter-ethnic marriage in the Ituri Forest of central Africa, *African study monographs Supplementary issue*
- Thomas A., Chambon P., Murail P., 2011. Unpacking burial and rank : the role of children in the first monumental cemeteries of Western Europe (4600-4300 BC). *Antiquity* 85, 772-786, doi:10.1017/S0003598X00068307.
- Verjux C., Simonin D., Richard G., 1998. Des sépultures mésolithiques aux tombes sous dalles du Néolithique moyen I en région Centre et sur ses marges, *Sépultures d'Occident et genèses des mégalithes (9000-3500 avant notre ère)*, 61-70
- Voruz J.-L., Nicod P.-Y., De Ceuninck G., 1995. Les chronologies néolithiques dans le Bassin rhodanien: un bilan, *Chronologies néolithiques de 6000 à 2000 avant notre ère dans le Bassin rhodanien*, 381-404.
- Zaninetti J.M., 2005. *Statistique spatiale. Méthodes et applications géomatiques.*, Lavoisier, Paris.
- Zvelebil M., Pettitt P., 2013. Biosocial archaeology of the Early Neolithic: Synthetic analyses of a human skeletal population from the LBK cemetery of Vedrovice, Czech Republic, *Journal of Anthropological Archaeology* 32 (3), 313-329, doi:10.1017/S0003598X00068307.

5. Discussion générale sur le site de Gurgy

Un total de 55 profils mitochondriaux et de 39 haplotypes a donc pu être obtenu à partir des vestiges humains de Gurgy "Les Noisats". Cette quantité très importante de résultats montre avant tout l'intérêt d'une anticipation de l'étude paléogénétique impliquant des prélèvements propres et une conservation directe au froid, permettant un très bon taux d'obtention de séquences endogènes. Les différents articles présentés ci-dessus ont montré l'importance de ces données inédites et uniques dans le paysage paléogénétique français et européen en tant que plus important pool génétique pour un seul et même site de cette période.

Le premier élément capital que nous avons mis en évidence est la participation des deux courants de Néolithisation, continental et méditerranéen, dans la constitution du groupe inhumé à Gurgy, ainsi que la détection d'une part non négligeable de lignées de chasseurs-cueilleurs. Ceci n'a pas été infirmé par les modélisations par coalescence, qui ne rejettent pas l'hypothèse d'une continuité entre les trois groupes considérés et Gurgy. Ces résultats sont surprenants à deux niveaux.

Tout d'abord, la situation du Bassin parisien est avant tout dans la zone de diffusion du courant danubien, premier arrivé dans la région, bien que le sud du Bassin parisien soit soumis à de nombreuses influences culturelles notamment du sud plus tard vers la fin du VSG (Lichardus-Itten 1986 ; Duhamel et Presteau 1997). Il semblait donc logique d'avoir des lignées directement issues des groupes danubiens connus plus à l'est (entre autres Haak *et al.* 2005 ; Haak *et al.* 2010 ; Brandt *et al.* 2013), or nous avons obtenu des lignées beaucoup plus métissées, avec des proportions d'haplogroupes à mi-chemin entre groupes néolithiques de l'est et du sud et avec des distances génétiques plaçant le groupe de Gurgy également à mi-chemin entre les deux précédents (Figures 43 et 44). Cela positionne donc Gurgy à un point de rencontre entre ces deux courants. Si l'on considère le début de l'occupation de Gurgy, cet argument est porté par quelques rares traces archéologiques montrant la remontée du Néolithique du sud vers le Bassin parisien à des périodes précoces de la Néolithisation (voir résumé dans Sidéra 2010).

La deuxième surprise réside dans l'impact des chasseurs-cueilleurs que nous détectons à Gurgy. En effet les proportions de lignées observées uniquement dans les groupes chasseurs-cueilleurs sont étonnamment importantes à Gurgy. Ces lignées, exclusivement féminines (puisque nous n'avons pas obtenu de lignés masculines), nous indiquent un métissage de ces femmes descendant de chasseurs-cueilleurs avec les groupes néolithiques et une intégration qui ne laisse plus de traces archéologiques visibles de cette ancestralité quelques générations plus tard dans la nécropole de Gurgy. En revanche, cela fait écho à la théorie d'acculturation lente des groupes mésolithiques dans les sociétés néolithiques dès le Rubané jusqu'au Cerny où les dernières manifestations de ces groupes chasseurs-cueilleurs sont visibles dans les pratiques funéraires (Sidéra 2000).

Les données issues des statistiques descriptives que nous avons conduites jusqu'à présent montrent donc une différence entre Gurgy et les autres groupes néolithiques, que ce soit en Europe centrale ou en Europe du sud. Ce constat demande à être approfondi afin de confirmer cette particularité de Gurgy. La modélisation par coalescence répond une fois encore parfaitement à notre attente. La nécessité d'établir un modèle plus complexe qui se rapproche au plus près de la constitution réelle de notre groupe s'est fait sentir. Il s'agit cette fois de chercher à quantifier l'apport de chacun des trois groupes constitutifs du pool génétique de Gurgy, avec un modèle qui prendrait globalement en compte les événements démographiques depuis l'arrivée de l'homme moderne en Europe jusqu'à l'arrivée des groupes néolithiques. Ainsi un schéma avec les proportions les plus probables de participation de chaque groupe pourrait être mis en place.

Bien évidemment, poursuivre ces investigations avec des analyses paléogénomiques reste un objectif pour accéder à un niveau plus fin à l'ancestralité de chaque individu de la nécropole. Ces données permettraient également de positionner Gurgy en perspective avec toutes les données paléogénomiques obtenues à ce jour en Europe et de faire de Gurgy un site d'autant plus majeur dans le paysage de l'ADN ancien en Europe.

L'objectif initial sur le plan interne du site était d'apporter des éléments de compréhension à l'organisation encore non éclaircie du site (cf. I.3). Nous l'avons vu, et ce malgré une analyse approfondie avec un SIG, les données génétiques n'apportent pas d'éléments majeurs à cette compréhension, si ce n'est un léger indice d'exclusion, par rapport au centre de la nécropole, des individus porteurs de lignées chasseurs-cueilleurs. Ceci étant dit, les individus en question ne présentent aucun autre signe particulier qui pourrait les différencier du restes des inhumés de la nécropole. Nous avons affaire à une nécropole dont les différences en termes de pratiques funéraires ou de données biologiques ne sont pas corrélables à une volonté d'organisation particulière, elle est donc extrêmement homogène de ce point de vue. Les différents découpages chronologiques testés en fonction des datations ne trouvent également aucune résonance dans nos données génétiques. Il faut de plus mentionner les problèmes de datations signalés sur les sites voisins, comme Monéteau (Augereau et Chambon 2011), poussant à considérer avec précaution ces séries de datations.

Différents travaux, comme nous l'avons mentionné précédemment (cf. III.3-1), sont menés depuis quelques années sur le site, cherchant à dégager par différentes méthodes ou approches les particularités du site. Les travaux sur la microstructure dentaire de M. Le Luyer, docteur à PACEA (UMR 5199), s'intéressent à la microévolution dentaire et montrent une homogénéité importante en terme d'usure pour les populations néolithiques, interprétée comme le résultat d'une alimentation homogène avec des techniques de préparation similaires pour ces populations, alors que les populations de chasseurs-cueilleurs ont une alimentation et/ou des techniques plus hétérogènes (Le Luyer *et al.* 2014 ; Le Luyer 2016). Ceci étant dit, les usures ne sont pas tout à fait identiques entre Gurgy et le site des Bréguières daté du Néolithique ancien dans le sud de la France, ce qui semble indiquer un régime alimentaire

différent (Le Luyer 2016), sans doute lié aux différents modes de subsistance qui fournissent des ressources également différentes (pastoralisme dans la région méditerranéenne). Des études isotopiques sont par ailleurs actuellement en cours pour préciser ce régime alimentaire (Rey *et al.* 2014). Il est d'ores et déjà possible d'observer que le groupe de Gurgy présente une alimentation très homogène basée sur les ressources animales locales, d'après les analyses réalisées sur le carbone (^{13}C) et l'azote (^{15}N). L'homogénéité observée à Gurgy est exceptionnelle à l'échelle de l'Europe et semble être caractéristique des groupes du nord de la France.

Lorsque l'on regarde au niveau de l'organisation du site, les proportions des tissus dentaires et la morphologie de la jonction émail-dentine ont permis de mettre en évidence des proximités biologiques entre individus partageant les mêmes types de tombe (alcôve ou cuvelée) et les individus les plus anciens ou les plus récents se distinguent des individus de la phase d'occupation principale du site (Le Luyer 2016). Il a malheureusement été impossible de corréliser les proximités observées entre individus grâce à la microarchitecture dentaire avec les données génétiques, dans la mesure où les individus pour lesquels nous avons obtenus des résultats génétiques ne correspondent pas aux individus échantillonnés pour les analyses dentaires. Les analyses isotopiques ont par ailleurs montré de légères différences entre hommes et femmes, et entre individus de moins et de plus de quinze ans (Rey *et al.* 2014). Nous n'avons pas trouvé non plus de parallèle avec ces observations dans les données génétiques observées sur les individus de Gurgy. Par ailleurs, une analyse de la place des enfants dans le site de Gurgy a également été menée et apporte un regard sur une part du fonctionnement social du site (Le Roy 2015). Elle démontre un traitement différentiel en fonction des classes d'âge des individus immatures, notamment les individus morts entre huit et douze ans inhumés sans mobilier.

Malheureusement aucun rapprochement ne peut être directement fait entre les études que nous venons de citer et nos résultats paléogénétiques, ce qui ne facilite pas la compréhension du site, malgré une volonté d'approche interdisciplinaire. Il convient cependant de rappeler l'une des observations majeures que nous avons faites dans le troisième article sur Gurgy présenté ici, à savoir les indices de patrilocalité que nous avons détectés (importante diversité mitochondriale, association récurrente homme/individu immature). Cela impliquerait une société intégrant des femmes exogènes, tant originaires de populations de fermiers que descendants de chasseurs-cueilleurs, tels que des exemples ethnoarchéologiques ont pu le montrer (par exemple les populations pygmées Efe, chasseur-cueilleur, de forêt tropicale africaine dont les femmes se marient avec les hommes des Balese, tribus agricultrices voisines, voir Terashima 1987 ; Quintana-Murci *et al.* 2008). De plus l'hypothèse d'une société patrilocale avait déjà été proposée pour les groupes néolithiques de la région (Thomas *et al.* 2011 ; Le Roy 2015). Ces éléments vont dans le sens d'une société fonctionnant avec une figure masculine forte, cohérente dans un système patrilocal.

LA NÉCROPOLE DE GURGY "LES NOISATS"

Gurgy "Les Noisats" (Yonne) : la plus grande nécropole Néolithique ancien/moyen du Bassin parisien (5 100 - 4 000 cal. BC), sans monument, pas d'attribution culturelle claire

- 134 fosses regroupant 128 individus (30 hommes, 20 femmes et 62 sujets immatures)

Importante variabilité des gestes funéraires, organisation de la nécropole non éclaircie

➤ 102 individus analysés, caractérisation de 55 haplogroupes et 39 haplotypes mitochondriaux / aucun résultat exploitable au niveau des lignées paternelles (SNPs du chromosome Y)

➤ Diversité mitochondriale importante, cohérente avec système patrilocal

Association funéraire récurrente homme/enfant : organisation sociale centrée sur la figure masculine

➤ Pool mitochondrial composite suggérant l'implication de groupes fermiers issus des deux courants de néolithisation, ainsi que de descendants de chasseurs-cueilleurs dans la constitution du groupe

Fréquences de lignées héritées des chasseurs-cueilleurs plus importantes qu'observé dans autres groupes de fermiers européens : métissage chasseurs-cueilleurs - fermiers croissant vers l'ouest du continent ?

➤ Modélisations par coalescence confirmant une continuité entre groupes chasseurs-cueilleurs / fermiers d'Europe centrale et d'Europe du sud et Gurgy

➤ SIG confirmant l'absence de corrélation entre lignées maternelles, distribution spatiale des sépultures et gestes funéraires = totale acculturation d'individus d'origines diverses

GURGY "LES NOISATS" NECROPOLIS

Gurgy "Les Noisats" (Yonne): the largest Early/Middle Neolithic necropolis in the Paris Basin (5 100 - 4 000 cal. BC), no monuments or clear cultural attribution

- 134 pits grouping 128 individuals (30 males, 20 females and 62 immature individuals)

Substantial variability of funerary practices, no clear organization of the necropolis

➤ On 102 analyzed individuals, 55 mitochondrial haplogroups and 39 haplotypes characterized / no exploitable result for paternal lineages (Y chromosome SNPs)

➤ Important mitochondrial diversity, consistent with a patrilocal kinship system

Recurrent funerary male/child association suggests social organization centered on male group members

➤ Mixed mitochondrial pool suggesting the input of farmer groups connected with both Neolithic expansions waves, as well as individuals with hunter-gatherer ancestry in the group constitution

More important frequencies of lineages inherited from hunter-gatherers than in other European farmer groups: increasing admixture between hunter-gatherers and farmers to the west of the continent?

➤ Coalescent simulations confirm continuity between hunter-gatherers, farmer groups from central or southern Europe and Gurgy

➤ GIS analysis confirms no correlation between maternal lineages, the spatial distribution of burials and funerary practices = total acculturation of individuals from different origins

Chapitre 4. La nécropole Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" de type Passy - Nouvelles perspectives sur le nord de la France, résultats préliminaires

1. Introduction et questionnements

Le site de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" est situé dans le Calvados, en Normandie, dans le sud de l'agglomération de Caen (Figure 7). Il comporte principalement une nécropole monumentale datée du Néolithique moyen et un certain nombre de structures de la Seconde Guerre Mondiale. Repéré dans les années 1990 par J. Desloges (SRA de Basse-Normandie) par photographie aérienne, ce dernier a fouillé trois tombes à cette période. Pendant les années 2000, D. Flotté (Inrap) a fouillé deux monuments et découvert des cairns plus tardifs un peu plus à l'est. Une grande partie de la nécropole, malheureusement pas sa totalité, a bénéficié d'une opération d'archéologie préventive de mai à novembre 2014 dans le cadre d'un projet d'aménagement de quartier d'habitation par l'Agglomération Caen-La Mer. L'Inrap a été chargé de l'opération, avec une double responsabilité en raison du caractère funéraire particulier du site : E. Ghesquière (Inrap) a coordonné l'ensemble des travaux et des études et P. Chambon (CNRS - UMR 7041) a coordonné les travaux relatifs aux sépultures. Cette dernière campagne est encore inédite à ce jour mais le rapport de fouille étant en cours de rédaction, nous avons pu en extraire toutes les informations nécessaires à la compréhension de cet ensemble et à notre réflexion (Ghesquière en préparation).

Comme nous l'avons mentionné, une partie de la nécropole ne fait pas partie de l'emprise de la campagne de fouille 2014, elle sera fouillée en 2016 lors d'une nouvelle campagne préventive. Les données concernant les monuments, les sépultures et les individus auxquelles nous avons accès ne sont donc pas exhaustives. La nécropole est actuellement composée de 42 monuments, en considérant ceux qui ont été fouillés pendant les campagnes précédentes et la campagne de 2014, ainsi que ceux détectés sur les parcelles alentour. Ces monuments consistent en un espace délimité par deux fossés parallèles, espacés de 5 à 15 mètres, et mesurant de 8 à 400 mètres de long (Figure 45). Certains comportent une ou deux fosses sépulcrales sur l'axe longitudinal. Ce ne sont donc pas des monuments mégalithiques, mais bien les mêmes types de structures de types Passy (STP) connues dans le Bassin parisien au Cerny (Figure 13). La typologie des monuments de Fleury-sur-Orne correspond en partie à celle des monuments du Bassin parisien, mais deux types supplémentaires s'y rencontrent (allongés rectilignes et trapézoïdaux). Des parallèles peuvent

également être faits avec les monuments de Rots, autre site normand à STP, concernant notamment la typologie des monuments et les pratiques funéraires (Desloges 1997). On y trouve aussi plusieurs sépultures collectives dans des cairns ou des dolmens. La nécropole est datée par radiocarbone (36 datations ont été effectuées sur os). Son occupation commence autour de 4 700 cal. BC, au Néolithique Moyen I (phase ancienne du Cerny), mais l'ensemble de l'occupation couvre largement le début du Néolithique Moyen II et un certain nombre de STP est également attribué à des périodes postérieures à 4 000 cal. BC (monuments 8 et 24). Les cairns sont dans l'ensemble plus récents que les STP (le monument 40 est daté au radiocarbone à 3490-3140 cal. BC mais cette date reste à confirmer) et plusieurs sépultures isolées (29-5, 26-6) sont plus tardives, allant jusqu'à l'Âge du Bronze où un des monuments a été réutilisé pour l'installation d'une sépulture (monument 26). 20 sépultures sont recensées au total, avec 21 individus en sépultures individuelles ou double, et deux sépultures collectives en cairn avec un nombre total d'individus indéterminé. Néanmoins, les problèmes de conservation sur le site sont importants, et au moins un monument sur deux ne présente pas de sépulture conservée. Le biais lié à cette conservation partielle doit donc être gardé à l'esprit. Un seul individu immature a été identifié dans les fouilles de J. Desloges, tous les autres sont des adultes. Là encore, il se peut que ce soit un problème de conservation différentielle.

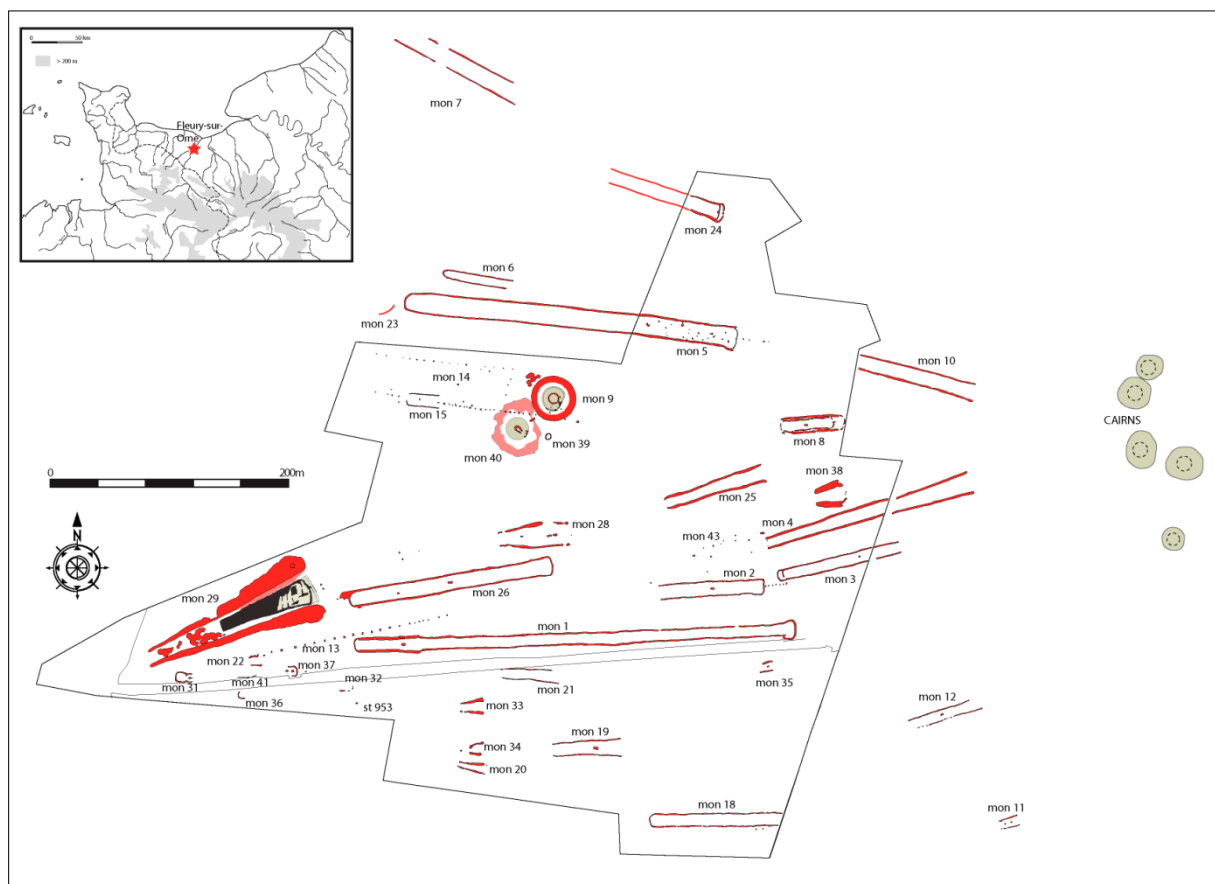


Figure 45. Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados), plan de l'emprise de fouille de la nécropole néolithique moyen.
(Inrap)

Un certain nombre de traits sont partagés entre différentes sépultures présentes dans les STP du site. Elles sont très majoritairement orientées est-ouest, tête à l'ouest. Quand les vestiges osseux l'ont permis, la mise en évidence d'un contenant souple ou rigide a pu être proposée, mais il s'agit d'un trait difficilement observable à l'échelle de la nécropole. En effet, de nombreuses fosses montrent des traces de dispositif architectural pour accueillir les corps, tant au fond que sur les parois. Les fosses sépulcrales sont surdimensionnées, certaines pouvant atteindre 4 mètres de long (26-5). Les corps sont majoritairement placés en décubitus latéral, avec les membres fléchis ou hyper-fléchis.

Un élément important de la nécropole de Fleury-sur-Orne est le mobilier présent dans les tombes. En effet, le mobilier lithique est dominé par les armatures de flèches, présentes dans plusieurs sépultures, dont la disposition fait souvent penser à un probable carquois. Celles-ci ne montrent dans l'ensemble pas de traces d'utilisation ou d'usure et il est possible qu'elles aient été fabriquées uniquement à des fins d'inhumation. Le statut de l'individu peut donc être questionné et, à l'image des nécropoles Cerny du Bassin parisien, celui-ci peut être qualifié de "chasseur posthume" selon l'expression de P. Chambon et J.-M. Pétilion (2009 ; p. 781) : " Puisqu'on ne peut pas assurer qu'il [...] était [chasseur] de son vivant et que dans quelques cas il ne pouvait manifestement pas l'être, c'est donc avant tout un chasseur posthume." Dans le Bassin parisien, l'analyse de vestiges osseux issus de ces contextes ont cependant permis d'identifier des indicateurs morphologiques et/ou pathologiques spécifiques à l'activité d'archer (Thomas 2014). Ainsi les individus enterrés avec des armatures de flèches, se révèlent être exclusivement des hommes, pouvant présenter des indices biologiques spécifiques des archers. À Fleury-sur-Orne, l'état de conservation des ossements n'a pas permis de telles observations. Le cas d'un individu avec une flèche fichée dans le bassin (26-5) pousse F. Charraud, qui a réalisé l'étude lithique, à proposer une mort par violences interpersonnelles. Il propose donc un environnement de conflits pour ces populations, dans un contexte social en mutation. Il préfère donc le terme de "chasseur/guerrier" pour les individus inhumés à Fleury-sur-Orne. La présence dans certaines tombes d'un grand nombre d'animaux complets, agencés de manière très codifiée et dont les peaux ont visiblement été prélevées, parfois avec les bucranes, pour être possiblement placées de façon visible sur la tombe, donne un caractère spectaculaire à la nécropole (Figure 46). La réutilisation postérieure de l'espace funéraire pour la mise en place d'au moins trois sépultures (deux du Néolithique Moyen II et une de l'Âge du Bronze) laisse à penser que les monuments étaient toujours visibles et leur fonction toujours connue à ces périodes. Ils ont en effet été réutilisés volontairement pour des individus auxquels était également associé du mobilier de guerrier, or, notamment au Néolithique Moyen II, les sépultures collectives étaient utilisées dans le même espace funéraire dans un même site. Les inventeurs du site proposent que "durant la période néolithique et le début de l'âge du Bronze (au moins), la nécropole de Fleury-sur-Orne aurait pu être considérée comme une nécropole de guerriers du passé, éventuellement glorifiés par un culte des ancêtres héroïsés sur plusieurs milliers d'années." (Ghesquière en préparation). La taille de certains monuments impliquerait une organisation sociale particulière, où la

communauté se rassemble dans la construction pour un seul individu, en échange d'une fête ou d'une réunion organisée par ce même individu ou ses proches, sur un schéma de société à "big men", selon A. Testart (2012). Ceci étant, le site comporte également des monuments de petite taille, n'ayant pas impliqué la même mise en œuvre, où l'on trouve également des armatures de flèches. Il semble donc que, quelle que soit la taille des monuments, le type de mobilier ne lui soit pas corrélé, si bien que les archéologues proposent l'hypothèse d'une nécropole dédiée à des guerriers victimes de conflits, aux rangs sociaux diversifiés, et non à des leaders du groupe forcément influents.



**Figure 46. Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" (Calvados), sépulture 26-5, avec notamment 20 ovi-caprins disposés autour du corps.
(Cl. Inrap)**

Dès le diagnostic effectué en 2012, le potentiel exceptionnel du site a été mesuré et une étude interdisciplinaire sans précédent sur une nécropole Cerny a été mise en place. Le responsable d'opération E. Ghesquière est entré en contact avec des spécialistes de nombreux domaines : paléogénétique, isotopes, parasitologie, phytologie, micromorphologie... Ainsi pendant la campagne de terrain, tous les prélèvements ont été effectués au fur et à mesure de la fouille dans les conditions idéales. Sur l'ensemble des 22 individus identifiés, nous avons pu en analyser quatorze, auxquels nous avons ajouté deux individus de la sépulture collective 2101 du monument 40, les autres étant trop peu conservés pour permettre un prélèvement. Douze ont été obtenus dans les conditions que nous venons de décrire et quatre autres ont été dans un premier temps considérés comme trop mal conservés macroscopiquement pour des analyses. Cependant, étant donnée la bonne conservation de l'ADN mise en évidence sur le site, ils ont été prélevés dans un second temps et ajoutés dans le but de tester les associations d'individus par monument. Ces quatre échantillons n'ont donc pas bénéficié des conditions idéales de prélèvement et de conservation. Dans un avenir proche, nous aurons accès aux vestiges mis au jour précédemment par J. Desloges et D. Flotté, ainsi qu'à ceux de la

prochaine campagne, ce qui permettra une étude exhaustive des individus inhumés à Fleury-sur-Orne.

Le caractère exceptionnel du site tant d'un point de vue funéraire que chronologique nous met face à différents questionnements. Il semble que les différentes structures funéraires (STP, cairn, dolmen) soient le fait de groupes à fonctionnement social différent, les uns (STP) où le groupe se mobilise pour un individu, les autres (cairn, dolmen) où le monument sert à la communauté sans distinction de rang, de sexe ou d'âge. Les données paléogénétiques peuvent établir si nous avons affaire à un ou plusieurs groupes biologiquement différenciés. Il sera ainsi possible d'observer les relations biologiques entre ces groupes aux pratiques funéraires si différentes (STP *vs* dolmen) mais contemporaines ou quasiment contemporaines, puisque l'utilisation des STP s'échelonne de 4 700 (monument 29) à 3 500 cal. BC (monument 24) et couvre la période d'utilisation du dolmen 40 notamment. La question des liens biologiques entre les individus occupant ces deux types de structures apparaît donc cruciale, les premiers fonctionnant avec des structures individuelles monumentales et ostentatoires (bucranes, élévation...), alors que les seconds occupent des structures collectives.

Au regard des individus inhumés dans les STP, d'autres questions se posent. En effet, certains monuments abritent plusieurs sépultures (de deux à trois pour certains). Quelles sont donc les relations entre ces individus ? Sont-ils directement apparentés ? Si l'ADN nucléaire est conservé, nous pourrions à la fois déterminer le sexe génétique des individus, ainsi que les potentielles relations de parenté maternelles et paternelles. La question de l'organisation interne des STP a été largement abordée dans le Bassin parisien. La mise en évidence de regroupements d'individus de même sexe dans un monument, lui-même associé à un monument abritant des individus du sexe opposé (Chambon 1997 ; Mordant 1997), rend légitime ce type de questionnement dans la nécropole de Fleury-sur-Orne. Les questions de patrilocalité et/ou de patriarcat dans cette société, adaptées à ce type funéraire, pourront également être abordées. Enfin l'utilisation des siècles plus tard des mêmes monuments ou la création de nouveaux monuments du même type jusqu'à 3 500 cal. BC comme le monument 24 interroge sur la continuité biologique de ces groupes sur le long terme. La tradition funéraire a-t-elle perduré sur une si longue période ? Si les monuments étaient toujours visibles comme le proposent les inventeurs du site, cette supposition est tout à fait valable. Il s'agit donc de tester les relations biologiques entre les derniers inhumés dans les STP et leurs prédécesseurs.

D'un point de vue plus général, la constitution du pool génétique de Fleury-sur-Orne correspond-elle aux groupes néolithiques connus dans les régions voisines (Bassin parisien, Alsace et plus loin Allemagne) ? Le statut particulier de cette nécropole abritant de nombreux individus qualifiés de "chasseurs" interpelle également sur la question de l'héritage des chasseurs-cueilleurs, que l'on peut chercher au niveau génétique. En effet, quelle part de lignées descendantes des chasseurs-cueilleurs peut-on trouver à Fleury-sur-Orne, quand les

données du Bassin parisien à Gurgy "Les Noisats" en donnent des proportions supérieures à ce qui est trouvé plus à l'est (cf. III.3) ?

2. Résultats

Nous avons appliqué le protocole usuel de nettoyage, de broyage et d'extraction sur les douze individus échantillonnés proprement, et porté une attention particulière à la décontamination des quatre individus prélevés non proprement. Après typage des SNPs à l'aide du multiplex M28 (cf. II.2-2.4.1.2) et du séquençage des régions HVR-I, nous avons obtenu des haplogroupes mitochondriaux pour quatorze individus et une séquence HVR-I consensus pour neuf d'entre eux. Étant donnée la très mauvaise conservation macroscopique des vestiges osseux, ces résultats sont étonnamment bons. En revanche, aucun profil du chromosome Y n'a pu être obtenu. Les résultats sont présentés dans le tableau 8.

Nous avons également typé l'ensemble des manipulateurs de ces vestiges, tant sur le terrain que pendant les analyses en laboratoire (Tableau 9). En les comparant aux séquences anciennes obtenues, un seul cas de correspondance est observé sur l'échantillon de la sépulture 26-5, fouillée notamment par l'archéologue 9. Dans la mesure où ce prélèvement a été effectué proprement, où le profil SNPs ne donne pas de résultats pour le chromosome Y (alors que l'archéologue 9 est de sexe masculin) et où les des traces de déaminations sont présentes sur les fragments obtenus en PCR, nous considérons cette séquence comme authentique.

Les résultats préliminaires de l'étude, à savoir les données issues du typage des SNPs, ont été intégrés dans le rapport de fouille de la campagne de 2014, qui doit paraître en juillet 2016 (Ghesquière en préparation).

Ensemble	Individu	Sexe	Age	Période/Culture	Date radiocarbone		Prélèvement	Échantillon	Hg HVS-I HVS-I sequence			SNP Hg SNPs					
					BP	cal. BC											
					Code laboratoire												
Mon 8	Fleury 8-5	I	Adulte	Cerny	5150 ± 30	4045-3965	non propre	esquille tibia				J(1)	3010A	12612G	12705C		
					Beta-416654												
	Fleury 8-6	I	> 20 ans	Cerny	5320 ± 30	4330-4080	propre	fragment d'os	U5a1	16189C	16256T	16270T	U5	11467G	12705C	13617C	
					Beta-416655												
Mon 19	Fleury 19-5	H	> 20 ans	Cerny	5610 ± 30	4630-4495	propre	mandibule					J	12612G	12705C		
					Beta-416656												
Mon 24	Fleury 24-5	I	20 - 50 ans	NMII/Néo final	5040 ± 30	3640-3520	propre	dent isolée	K1a	16093C	16224C	16311C	K	10550G	11467G	12705C	
					Beta-413156												
Mon 26	Fleury 26-5	H	> 20 ans	Cerny	5700 ± 30	4675-4490	propre	hémi-mandibule gauche	K	16224C	16311C		K	10550G	11467G	12705C	
					Beta-413158												
	Fleury 26-6	I	20 - 50 ans	Âge du bronze	3560 ± 30	2130-1930	propre	hémi-mandibule gauche	H	16129A			H1	2706A	3010A	12705C	14766C
					Beta-413157												
Mon 28	Fleury 28-6	I	> 15 ans	Cerny	5550 ± 30	4450-4340	propre	fragment d'os					T	1888C	12705C		
					Beta-416659												
Mon 29	Fleury 29-5	H	30 - 50 ans	NMII	4850 ± 30	3690-3540	propre	dents isolées	H / U	rCRS			H	2706A	12705C	14766C	
					Beta-407174												
Mon 31	Fleury 31-5a	I	> 15 ans	NMII	5120 ± 30	3975-3805	propre	fragment de mandibule					U	11467G	12705C		
					Beta-416660												
	Fleury 31-5b	I	> 20 ans	Cerny	5650 ± 30	4540-4405	propre	fragment de mandibule									
					Beta-413162												
Mon 37	Fleury 37-5	H	> 20 ans	Cerny	5500 ± 30	4365-4330	propre	hémi-mandibule droite	J	16069T	16126C	16291T	J1	3010A	12612G	12705C	
					Beta-416661												
	Fleury 37-6	I	> 15 ans	Cerny	5580 ± 30	4460-4350	non propre	esquille fémur					H1	2706A	3010A	12705C	14766C
					Beta-413165												
Sép 953	Fleury 953a	I	20 - 50 ans	Cerny	5520 ± 30	4445-4335	propre	hémi-mandibule droite	U5b2a1	16189C	16192T		U5	11467G	12705C	13617C	
					Beta-416662												
	Fleury 953b	I	> 20 ans	Cerny	5510 ± 30	4440-4330	non propre	esquille fémur									
					Beta-416663												
Mon 40	Fleury 2101 n°83	I		NMII			propre	dent isolée	K1a	16093C	16224C	16311C	K	10550G	11467G	12705C	
	Fleury 2101 n°247	I		NMII			non propre	dent isolée	K	16224C	16311C		K	10550G	11467G	12705C	

absence de résultats
uniquement hg SNPs
HVR-I + SNPs

Sexe :
I = Indéterminé
F = Femme
H = Homme

Tableau 8. Résultats des analyses paléogénétiques effectuées sur les individus du site de Fleury-sur-Orne

Code	Haplotype HVR-I	Haplogroupe	Sépulture
Manipulateur 1	16209C	H	toutes
Manipulateur 2	16093C, 16189C, 16270T, 16274A	U5	toutes
Manipulateur 3	16189C, 16234T	H	toutes
Manipulateur 4	16069T, 16126C, 16145A	J1c*	toutes
Archéologue 1	16189C, 16270T	U5 ?	8-6, 26-5, 40 (2101)
Archéologue 2	16148T	H	26-5, 40 (2101)
Archéologue 3	16140C, 16183C, 16189C, 16270T, 16288C, 16311C	U5b1c2a	8-5, 26-5, 37-5, 37-6, 40 (2101)
Archéologue 4	16051G, 16092C, 16129C, 16189C, 16270T, 16311C, 16336A	U2	toutes
Archéologue 5	16183C, 16189C	H2	19-5, 24-5, 26-5
Archéologue 6	16298C	HV0	8-6, 24-5, 26-5
Archéologue 7	16069T, 16126C	J	19-5, 24-5, 26-5
Archéologue 8	16156A	??	19-5, 26-5
Archéologue 9	16224C, 16311C	K	26-5
Archéologue 10	16129A, 16156A, 16183C, 16189C, 16223T, 16249C, 16311C, 16359C	M1a1	3-5, 26-5
Archéologue 11	16096T, 16172C, 16223T, 16231C, 16292T	W	26-5
Archéologue 12	16188A, 16189C, 16209C, 16311C	R30 / H1	953, 26-5, 26-6
Archéologue 13	CRS	H / U	26-5, 28-5, 28-6
Archéologue 14	16299G	H39	26-5
Archéologue 15	16126C, 16294T, 16296T, 16304C	T2b	toutes
Archéologue 16	16291T	H1	toutes
Archéologue 17	16069T, 16126C, 16145A, 16189C, 16231C, 16256T, 16261T	J2a1a1e	26-5

Tableau 9. Séquences des manipulateurs des vestiges de Fleury-sur-Orne

3. Discussion

L'ensemble des résultats a été projeté sur le plan de la nécropole ci-dessous (Figure 47). Pour le groupe principal des individus liés aux STP, nous avons pu déterminer les haplotypes de cinq individus et les haplogroupes mitochondriaux de cinq autres individus. L'obtention de séquences HVR-I pour les deux individus échantillonnés dans le dolmen 40 ont également permis la caractérisation de leurs haplotypes, ainsi que la sépulture néolithique tardive 29-5. Enfin, l'haplotype de l'individu de l'Âge du Bronze enterré dans le monument 26 a également pu être déterminé.

Le premier élément surprenant que l'on observe à l'échelle de la nécropole est le partage d'haplotypes entre des individus inhumés dans les STP et dans le dolmen 40. En effet, la dent n°247 de la structure collective 2101 (monument 40) présente le même haplotype K_16224C_16311C que l'individu 26-5 enterré dans la tombe la plus riche de la nécropole. De même, la dent n°83 de la même structure collective 2101 a fourni la même séquence K1a_16093C_16224C_16311C que l'individu inhumé dans le monument 24. Ces observations suggèrent donc une certaine continuité biologique (maternelle) entre les groupes d'individus inhumés dans ces deux types de structures, pourtant différenciés d'un point de vue funéraire et, de fait, social. Cette information est d'autant plus surprenante qu'il s'agit de l'une des tombes les plus spectaculaires de la nécropole, avec une accumulation massive d'ovi-caprins complets et de pièces lithiques, dont 25 armatures de flèche, conférant à l'individu 26-5 un statut de chasseur/guerrier indéniable. Il devient dès lors difficile de parler de groupes biologiquement différents qui utiliseraient chacun une tradition sépulcrale propre, mais plutôt d'un groupe biologique à plusieurs niveaux sociaux. Il faut néanmoins préciser la chronologie

de ces différents individus : la sépulture 26-5 est l'une des plus anciennes du site, donc l'une des sépultures fondatrices de cette nécropole "des guerriers du passé". En revanche, la deuxième sépulture concernée par ce partage d'haplotype, 24-5, est l'une des plus récentes parmi les STP, datée d'environ 1 000 ans plus tard. Le monument 40, quant à lui, a donné des dates radiocarbone entre 3490 et 3140 cal. BC, mais des éléments mobiliers contenus dans cette structure laissent penser à une date plus ancienne, avant 4 000 cal. BC (E. Ghesquière comm. pers.). Sur une période de 1 000 ans, on observe donc une utilisation de ces deux types de structures par des individus qui, si l'on ne peut parler de relations de parenté strictes sur une période aussi longue, sont du moins biologiquement proches. On peut avancer l'hypothèse qu'au-delà d'un lieu funéraire qui symbolise les figures guerrières des temps passés, il y ait également la conservation d'une identité biologique forte des groupes postérieurs. Il faut noter que ce constat n'est pas observable pour l'individu daté de l'Âge du Bronze (26-6), qui est H1_16129A. Aucun autre individu ne porte cette séquence, bien que nous ne puissions exclure la présence du même haplotype pour l'individu 37-6 dont l'haplogroupe H1 a pu être déterminé, mais dont la séquence HVR-I n'est pas disponible. Il nous est donc impossible de discuter de continuité biologique entre individus STP et l'individu 26-6, plus de 2 000 ans après l'utilisation de la nécropole monumentale.

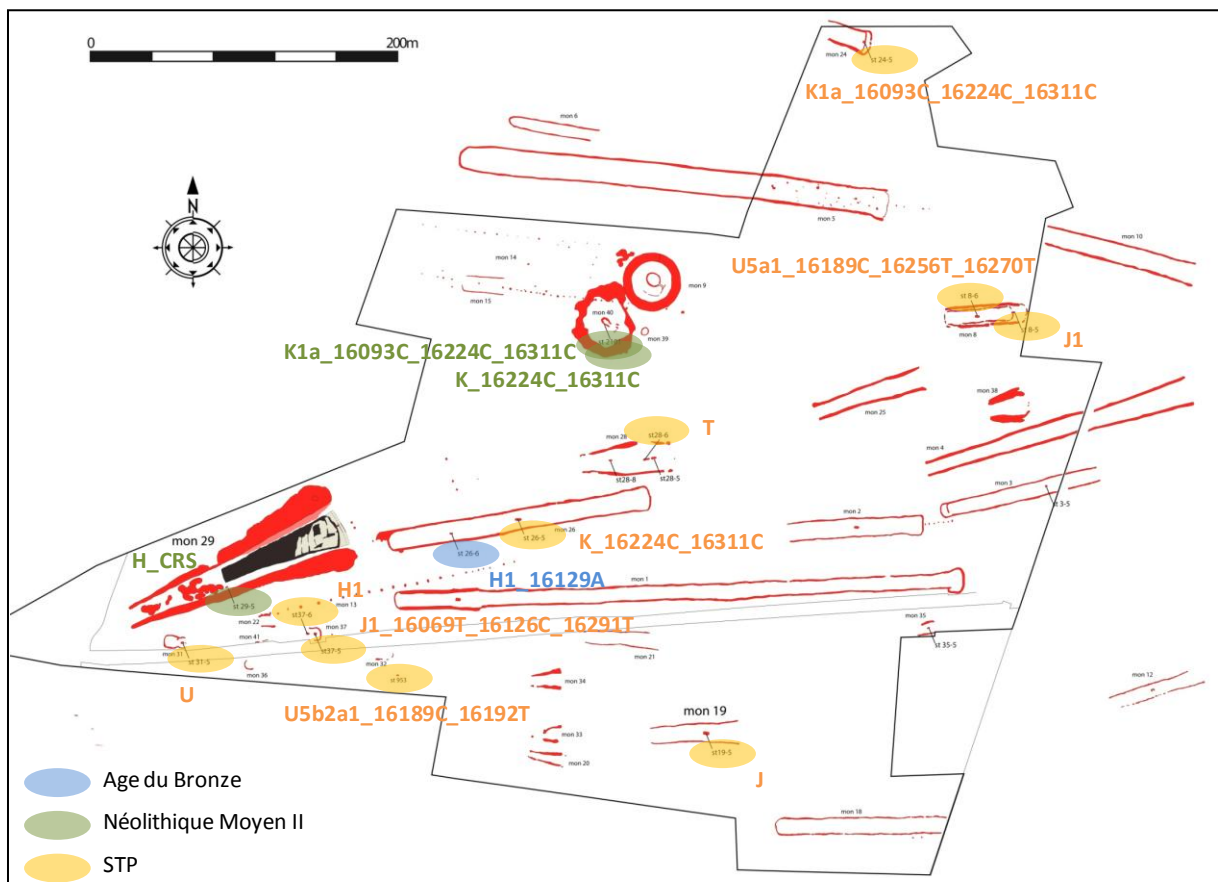


Figure 47. Distribution des séquences HVR-I (haplotypes) et des haplogroupes obtenus sur le site de Fleury-sur-Orne. (modifié d'après la figure 45, Inrap)

Un point cependant complique la lecture de ces données. En effet, si l'on observe une continuité maternelle entre les individus des différents types de monument, elle n'existe pas entre les individus enterrés dans les STP. Sur les dix profils mitochondriaux obtenus, seuls les individus 8-5 et 37-5 présentent une potentielle relation de parenté : tous deux présentent un haplogroupe J1, mais nous n'avons pas pu obtenir la séquence HVR-I pour 8-5, ce qui laisse ouverte la possibilité d'une séquence identique. Mis à part ces deux individus, la diversité mitochondriale du groupe STP est très importante. En France, les deux études du présent travail portant sur les sites d'Obernai et de Gurgy ont également permis de pointer une diversité mitochondriale importante, nous amenant à proposer l'existence de système patrilocal, où les femmes issues de groupes extérieurs sont intégrées dans la communauté. Cette vision est cohérente avec le système social considéré ici, où les hommes représentent apparemment la figure centrale, avec la symbolique du chasseur/guerrier très présente, et une majorité des individus sexés comme masculins (à la fois biologiquement et grâce au mobilier notamment les armatures de flèche). Cette société patriarcale est tout à fait cohérente avec la diversité mitochondriale observée au sein du groupe STP. Une fois de plus, les données du chromosome Y pourraient apporter de précieuses informations sur la structuration masculine du groupe, ce que nous ne sommes actuellement pas en mesure de discuter.

La constitution globale du groupe néolithique est typique de celle connue chez les groupes pionniers néolithiques en Europe (cf. I.2), avec les deux haplogroupes K très communs (K1a_16 093C_16 224C_16 311C et K_16 224C_16 311C), ainsi qu'un H1, un T et trois J. Un network (Figure 48) a été construit en considérant les haplotypes de Fleury-sur-Orne (en jaune), ainsi que toutes les séquences anciennes mitochondriales disponibles jusqu'à 3 600 cal. BC, date la plus récente de l'utilisation des STP. 523 séquences HVR-I, des positions 16 057 à 16 380, ont été considérées, dont les séquences obtenues dans ce travail pour Obernai et Gurgy "Les Noisats". Trois haplotypes caractérisés à Fleury-sur-Orne sont uniques au sein de l'échantillon de Fleury-sur-Orne. J1_16069T_16126C_16291T (37-5) n'a en effet été retrouvé ni dans les populations anciennes, ni dans les populations actuelles. Cet haplotype est néanmoins directement dérivé de l'haplotype ancestral J_16069T_16126C, très fréquent dans les populations néolithiques (30 occurrences dans l'ensemble des séquences néolithiques disponibles). Les deux haplotypes U5 sont également uniques dans les populations anciennes : U5b2a1_16189C_16192T (953a) existe seulement avec la mutation 16270T en plus et U5a1_16189C_16256T_16270T (8-6), est également unique dans les populations anciennes. Tous deux sont dérivés d'haplotypes présents à la fois dans les groupes néolithiques et dans les groupes de chasseurs-cueilleurs. On ne peut déterminer de filiation directe pour l'un ou l'autre par rapport aux données disponibles actuellement. Ces deux haplotypes contribuent donc à la documentation de l'haplogroupe U dans les groupes anciens.

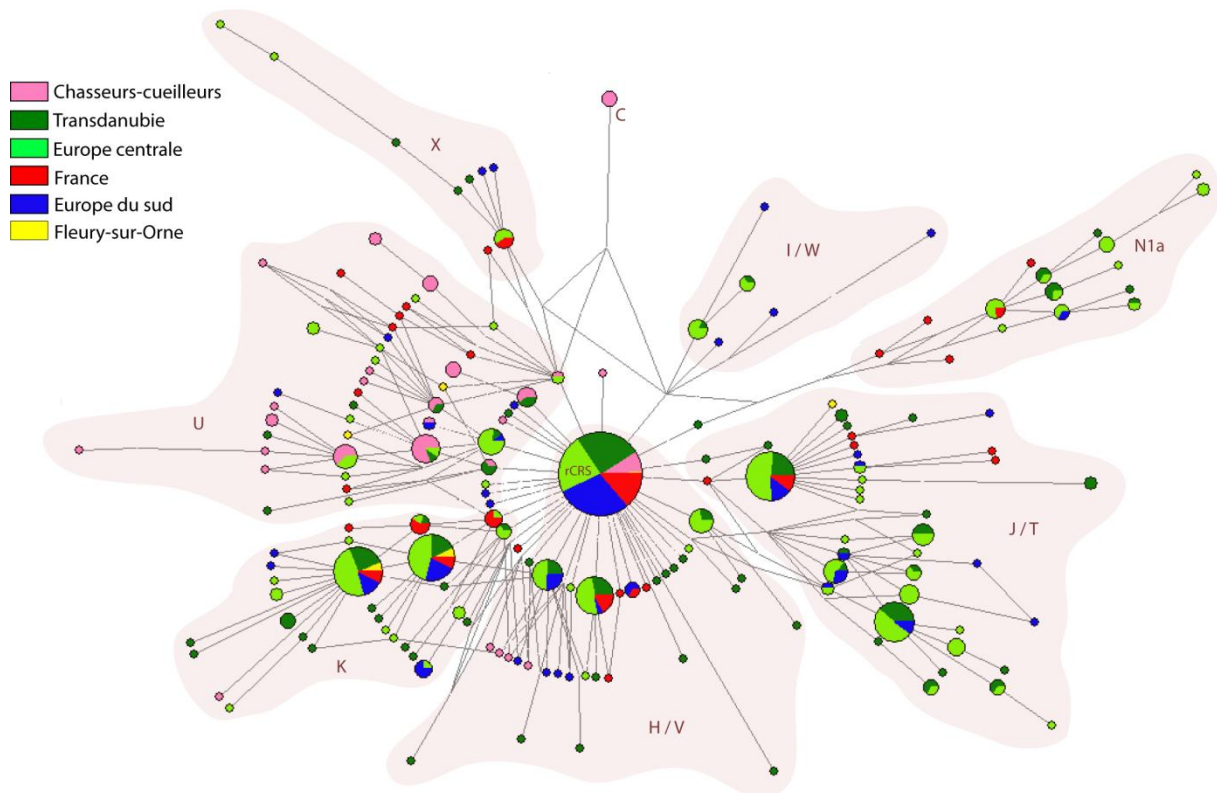


Figure 48. Network effectué selon la méthode *Median-Joining* sur les séquences mitochondriales HVR-I disponibles pour les populations néolithiques et chasseurs-cueilleurs antérieures à 3 600 cal. BC.

Les haplogroupes décrits à Fleury-sur-Orne sont donc globalement courants dans les groupes néolithiques, mais il faut néanmoins souligner la présence de trois U, dont les deux U5. Sur treize individus, cela constitue une fréquence remarquable pour un groupe néolithique (15,4 %). En effet, ces haplogroupes d'origine chasseur-cueilleur ne se trouvent pas à d'aussi fortes fréquences dans les groupes de fermiers, à l'exception de Gurgy "Les Noisats" qui, nous l'avons montré, possède une fréquence très importante de U4 et U5 (14,5 %), relativement aux autres groupes néolithiques (3,9 % en Transdanubie, 3,3 % en Europe centrale et 5,6 % en Europe du sud ; cf. III.3). La diversité mitochondriale observée à Fleury-sur-Orne, nous l'avons évoqué, indique une société patrilocale. La présence de ces haplogroupes d'origine chasseur-cueilleur pourrait démontrer une intégration dans ces groupes de femmes descendantes de chasseurs-cueilleurs dans les siècles suivant l'arrivée des Néolithiques, de même que nous l'avons observé à Gurgy. La différence avec les groupes situés plus à l'est semble confirmer l'hypothèse selon laquelle un gradient de dilution du pool néolithique de l'est vers l'ouest de l'Europe que nous avons soulignée lors de l'étude du pool mitochondrial de Gurgy, modélisée par ailleurs par R. Rasteiro et L. Chikhi (2013). Ces deux individus porteurs d'un haplogroupe U5 font partie des plus anciens de la nécropole (4 400 - 4 000 cal. BC environ) et ne se démarquent en rien des autres individus inhumés à Fleury-sur-Orne, ni du point de vue du mobilier, ni des pratiques funéraires en général. L'individu 953a est même enterré dans une sépulture double simultanée, mais les données génétiques du deuxième individu (953b) sont malheureusement indisponibles. Cette sépulture double est par ailleurs

l'une des rares sépultures sans monument de la nécropole. De manière générale, on ne peut donc pas faire de lien direct entre un certain type de mobilier et une ancestralité maternelle chasseur-cueilleur. Il en va d'ailleurs de même pour une ancestralité maternelle néolithique. Ce type de lien pourrait être tout à fait intéressant à observer entre l'ensemble des données funéraires et les lignées paternelles (chromosome Y), qui apporteraient un autre regard sur la constitution de ce groupe et sur l'ancestralité de ses inhumés.

La nécropole de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" offre un terrain d'étude exceptionnel pour des analyses paléogénétiques, avec des données funéraires soulevant de nombreuses questions concernant les relations entre individus au sein du groupe, ou entre différents groupes, et dans un contexte complexe d'utilisation du site d'un point de vue chronologique. Nous avons pu apporter des indices de continuité entre les groupes utilisant différents monuments quelles que soient les périodes néolithiques. Nous avons également pu confirmer le schéma patrilocal du groupe, avec des traces d'intégration de femmes à ancestralité chasseur-cueilleur.

L'étude va prochainement être augmentée des futurs échantillons provenant des fouilles précédentes (J. Desloges) et des fouilles à venir (Inrap, 2016). Ce sera autant de nouvelles informations à intégrer à l'échelle du site pour préciser toutes ces questions.

L'étape suivante consiste ensuite à accéder aux données paléogénomiques. Elles permettraient (i) de préciser les relations de parenté entre les individus ; (ii) de mieux caractériser la constitution du pool génétique de Fleury-sur-Orne (et l'héritage génétique de chaque individu déposé au sein de ces structures extraordinaires) et ainsi de mieux en comprendre l'organisation sociale en regard des monuments ; (iii) d'accéder à une lecture phylogéographique plus complète pour mieux percevoir l'héritage chasseur-cueilleur de ce groupe et le mettre en perspective avec les données européennes disponibles.

LA NÉCROPOLE DE FLEURY-SUR-ORNE

Fleury-sur-Orne (Calvados), Néolithique moyen (4 700 - 3 600 cal. BC), Cerny

- Nécropole constituée d'une quarantaine de monuments de type Passy (STP) contenant jusqu'à 3 sépultures

Découverte de plusieurs sépultures isolées, plus tardives, installées dans les monuments existants → monuments visibles pendant plusieurs millénaires

Installation de plusieurs dolmens (sépultures collectives) dans la phase tardive de l'occupation

- Présence de nombreuses flèches, d'animaux complets, de blessures → inhumés considérés comme guerriers (site qualifié de "nécropole de guerriers du passé")

➤ 16 individus analysés → caractérisation de 14 haplogroupes et 9 haplotypes mitochondriaux / aucun résultat exploitable au niveau des lignées paternelles (SNPs du chromosome Y)

➤ Pool mitochondrial typique des groupes fermiers du Néolithique ancien

➤ Importante proportion d'haplogroupes d'ancestralité chasseur-cueilleur corroborant une participation plus importante des chasseurs-cueilleurs dans la constitution des groupes néolithiques à l'ouest de l'Europe

➤ Absence de liens maternels entre individus déposés au sein d'un même monument

➤ Identification de partages d'haplotypes entre individus découverts dans différents types de monuments successifs (STP - dolmen) → continuité biologique entre groupes caractérisés par un fonctionnement social différent ?

➤ Diversité mitochondriale importante cohérente avec société patriarcale et patrilocale

FLEURY-SUR-ORNE NECROPOLIS

Fleury-sur-Orne (Calvados), Middle Neolithic (4 700 - 3 600 cal. BC), Cerny culture

- Necropolis comprises approximately forty Passy-type structures (STP) grouping up to 3 burials

Several later isolated burials or burials incorporated in existing STP → monuments visible for thousands of years

Development of several dolmens (collective burials) during the later occupation phase

- Presence of numerous arrowheads, complete animal skeletons, and injuries: individuals considered as warriors (site interpreted as a "cemetery of past warriors")

➤ 16 individuals analyzed → 14 mitochondrial haplogroups and 9 haplotypes obtained / no exploitable result for paternal lineages (Y chromosome SNPs)

➤ Mitochondrial gene pool typical of Early Neolithic farmer groups

➤ Important proportion of haplogroups with hunter-gatherer ancestry corroborating an increasing participation of hunter-gatherers in the composition of western European Neolithic groups

➤ Absence of maternal links between individuals buried in a single monument

➤ Identification of shared haplotypes between individuals from different types of successive monuments (PTS - dolmen) → biological continuity between groups with different social systems?

➤ Important mitochondrial diversity consistent within a patriarchal and patrilocal society

Chapitre 5. La tombe de Germignac, "Le Bois du Bourg" - La plus ancienne sépulture néolithique du Centre Ouest (5 200 - 4 800 cal. BC)

1. Introduction et questionnements

La commune de Germignac est située en Charente-Maritime, dans le Centre Ouest de la France (Figure 7). Le site de Germignac "Le Bois du Bourg" est un gisement de plein air, découvert fortuitement dans un champ au cours de labours et dégagé sans enregistrement par le propriétaire en mai 1980. Une fouille de sauvetage a ensuite été conduite par J. Gaillard (Société d'Archéologie et d'Histoire de Jonzac). Des restes osseux, ainsi qu'un très grand nombre de disques en coquille (3 288) et deux anneaux-disques ont été mis au jour (Gaillard *et al.* 1984). R. Riquet et A. Gilbert ont effectué l'étude anthropologique des vestiges humains (Gaillard *et al.* 1984). Une datation radiocarbone a été plus récemment effectuée sur les ossements (non définis) et a livré une date entre 5 217 et 4 831 cal. BC (Laporte et Gomez de Soto 2001), plaçant ainsi cette sépulture pendant le Néolithique ancien, la plus ancienne connue à ce jour dans la région.

En raison des conditions de mise au jour des vestiges, aucune information n'est disponible sur leur disposition. Aucune trace de fosse n'a pu être mise en évidence dans le substrat, mis à part une cupule qui a été interprétée comme l'emplacement des restes crâniens, sans preuve. Nous n'avons donc pas d'élément pour discuter de l'architecture de la sépulture, ou même de l'existence de sépulture. Le dépôt est néanmoins interprété comme primaire grâce à la présence des disques percés en test de lamellibranche en lots fixés les uns aux autres (Taborin, dans Gaillard *et al.* 1984).

Lors de l'analyse ostéologique menée par R. Riquet et A. Gilbert en 1984 (Laboratoire d'Anthropologie, Université Bordeaux 1), deux individus ont été identifiés, une jeune femme adulte et un enfant de neuf - dix ans (Riquet et Gilbert, dans Gaillard *et al.* 1984). Après une observation approfondie des restes dentaires et osseux récupérés, par ailleurs très fragmentés, avec M. Le Luyer (doctorante PACEA - UMR 5199), il s'avère qu'il n'y a aucune trace de vestiges immatures, ni parmi les restes osseux, ni parmi les restes dentaires. Il semble que la dégradation importante des racines de deux molaires et d'une prémolaire aient pu induire en erreur les deux anthropologues, leur faisant penser à des racines en formation (Le Luyer 2016). Nous révisons donc l'estimation à un seul individu adulte. D'autre part, le sexe de cet individu adulte a été attribué à partir d'un fragment d'os occipital. La méthode de diagnose sexuelle la plus fiable à partir des ossements a été démontrée sur les os coxaux (Bruzek 2002 ;

Murail *et al.* 2005). La caractérisation du sexe par les autres os que les coxaux est applicable par une diagnose sexuelle secondaire sur un ensemble de mesures ayant été établies au préalable comme diagnostiques sur les individus de la même population (Murail *et al.* 1999). Or ici nous n'avons aucune idée de la variabilité de cette population, n'ayant qu'un seul individu à notre disposition. Nous considérons donc imprudent de retenir ici le sexe féminin pour cet individu de Germignac et parlerons d'un individu de sexe indéterminé (du fait de la trop forte fragmentation des vestiges à disposition).

Germignac "Le Bois du Bourg" est la seule et la plus ancienne sépulture interprétée comme telle et connue à ce jour dans le Centre Ouest de la France pour le Néolithique ancien. Son caractère unique et l'absence d'élément diagnostique rend son attribution culturelle difficile à certifier (Roussot-Larroque et Burnez 1992 ; Laporte et Gomez de Soto 2001). Sur la base de la richesse de la parure en coquille (Figure 49) et anneaux en pierre (Figure 50), les premiers auteurs attribuent les vestiges de Germignac au courant de tradition danubienne Cerny qui se serait diffusé vers la façade atlantique (Gaillard *et al.* 1984). Par la suite, d'autres auteurs ont vu dans les anneaux de Germignac un trait typique du Cardial atlantique (Roussot-Larroque et Burnez 1992). En l'absence d'autres éléments de discussion sur l'architecture de la tombe, la position du corps ou l'individu lui-même, L. Laporte et J. Gomez de Soto (2001) proposent une étude un peu plus approfondie du mobilier. La chaîne opératoire utilisée sur les disques en coquille n'est pas comparable à celle connue dans le Cardial ou dans le Bassin parisien. Le Cardial présente généralement des sépultures pauvres en mobilier. Cependant un parallèle peut être fait entre Germignac et la sépulture de l'îlot V de la Balance à Avignon, datée du Néolithique ancien, qui possède également plusieurs milliers de perles discoïdes en coquillage, de tests de dentales et de *Columbella rustica* perforées. Les tombes présentant ce type de mobiliers sont plus fréquentes dans le Rubané et le VSG, mais avec des quantités de perles sans commune mesure avec ces deux tombes exceptionnelles. Les anneaux-disques quant à eux sont très fréquents dès le Néolithique ancien, mais la fabrication de ceux de Germignac ne correspond pas à celle que l'on trouve dans le nord ou dans le sud de la France. Les auteurs proposent plutôt des parallèles avec l'ouest de la France et la Bretagne, bien que les chronologies soient encore mal définies. Ils proposent finalement de voir dans la richesse de la tombe de Germignac un parallèle avec les rites funéraires mésolithiques de la façade atlantique.

Le débat concernant l'attribution culturelle de cette tombe n'est donc pas clos et l'analyse paléogénétique proposait donc d'apporter d'éventuelles informations sur l'origine de cet individu exceptionnel. Le rattachement de cet individu aux groupes pionniers néolithiques d'un des deux courants de Néolithisation ou, éventuellement, à des ancêtres mésolithiques, pouvait donc potentiellement apporter des éléments de discussion concernant les modalités de développement du Néolithique dans le Centre Ouest. Les seules données paléogénétiques mitochondriales disponibles pour la période néolithique et la façade atlantique française proviennent de trois individus du tumulus de Prissé-la-Charrière, présentant les haplogroupes N1a, X et U5b (Deguilloux *et al.* 2010). Malgré leur date beaucoup plus récente (deuxième

moitié du V^e millénaire), la caractérisation d'un haplogroupe N1a et d'un haplogroupe U5b a permis de poser la question d'un lien avec les groupes fermiers du courant danubien ainsi qu'avec les chasseurs-cueilleurs autochtones (et leur implication dans l'émergence de tels monuments funéraires). L'identification des lignées maternelle et paternelle de l'individu de la sépulture de Germignac, un demi-millénaire plus ancienne, avait donc le potentiel d'éclairer les modalités d'installation et de constitution des groupes néolithiques dans la région.

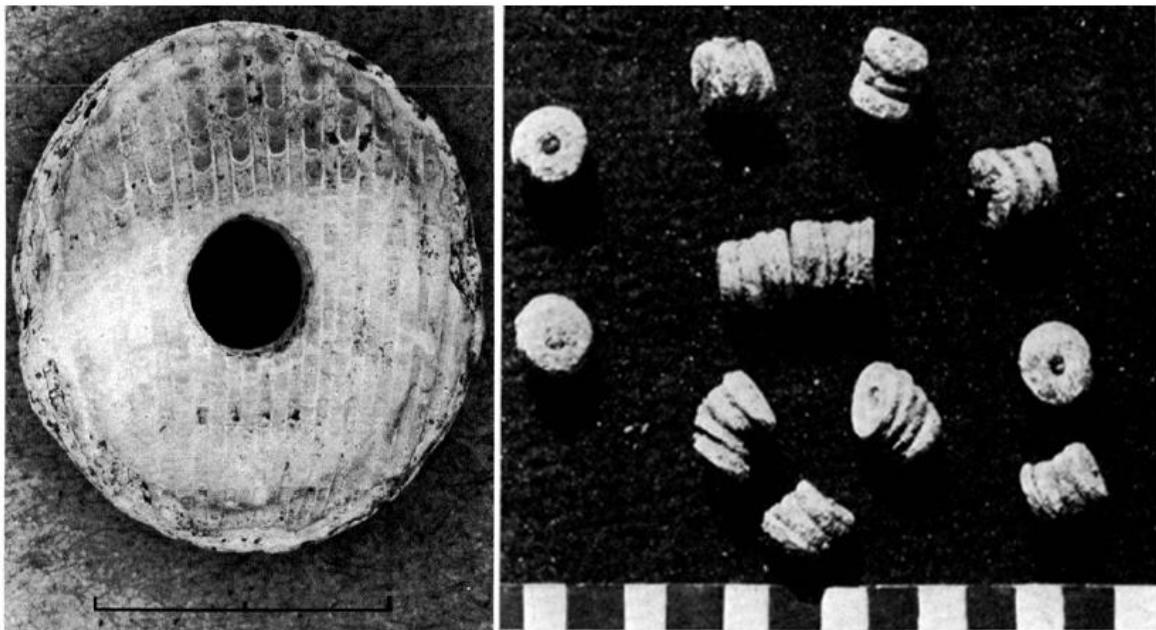


Figure 49. Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime), disques en test de lamellibranche. (Gaillard *et al.* 1984)

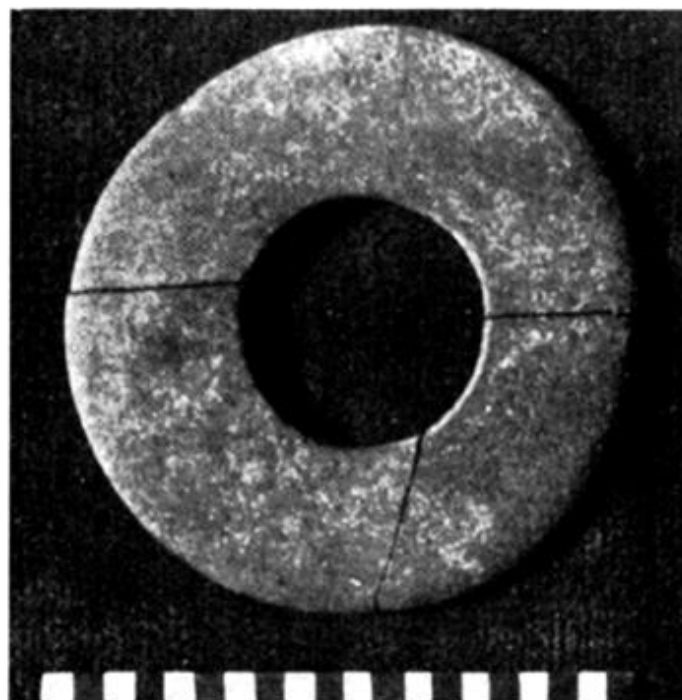


Figure 50. Germignac "Le Bois du Bourg" (Charente-Maritime), anneau-disque. (Gaillard *et al.* 1984)

Les restes dentaires et osseux ont été ramassés sans précaution par l'inventeur du site, puis étudiés par différents chercheurs et enfin conservés au Musée des Carmes à Jonzac. L'ensemble des restes nous a ensuite été confié par B. Boulestin (PACEA - UMR 5199) pour l'analyse paléogénétique. Il est impossible, en considérant le temps écoulé et le nombre de personnes qui ont manipulé les vestiges, de tracer toutes les potentielles sources de contamination. Cela peut donc potentiellement poser un problème d'authentification des séquences avec les analyses paléogénétiques classiques.

2. Résultats

Nous avons appliqué le protocole de nettoyage, de broyage et d'extraction de l'ADN sur l'individu de Germignac. Quatre extraits ont été obtenus à partir de deux dents, puis soumis au typage des SNPs. Nous avons appliqué le multiplex M28 sur ces quatre extraits, pour caractériser les SNPs de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y (cf. II.2-2.4.1.2). Les résultats obtenus, hétérogènes entre extraits, ne permettent pas d'établir d'haplogroupe consensus (mtDNA et Y), dénotant une mauvaise conservation de l'ADN (Tableau 10). L'échantillon 646, le seul qui présente un signal pour presque tous les SNPs, du moins mitochondriaux, possède l'allèle dérivé pour le SNP diagnostique de l'haplogroupe T (1888T). Les autres échantillons présentent des mutations aux SNPs diagnostiques des haplogroupes U* ou H1, mais étant donnée la faible quantité de signaux, ils ont été considérés comme moins fiables. Les SNPs du chromosome Y ne fournissent aucun résultat exploitable.

		SNPs																												
		ADN mt										chr Y																		
		M										E																		
		N										F																		
		R										K																		
		M*										R																		
		M*	N*	N1a	I	W	X	R*	HV*	H	H1	H3	V	J	T	U*	U4	U5	K	E	E1b1b	F	G	I	J	K	R	R1a	R1b	
		10400	10873	13780	10034	3505	6371	12705	14766	2706	3010	6776	4580	12612	1888	11467	11332	13617	10550	L537	M215	M213	M201	M170	M304	M9	M207	M511	M343	
		C/T	C/T	A/G	T/C	A/G	C/T	T/C	T/C	G/A	G/A	T/C	G/A	A/G	G/A	A/G	C/T	T/C	A/G	G/A	A/G	C/T	G/T	A/C	A/C	C/G	A/G	T/C	C/A	
Germignac	Germignac_645					G		C				G								G										CA
	Germignac_646	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	A	A	C	T	A	G										CA
	Germignac_801	C				A	C	TC	T				A																	
	Germignac_808																													CA

Tableau 10. Résultats des SNPs selon le multiplex M28 sur les échantillons de Germignac "Le Bois du Bourg".

Nous avons poursuivi l'étude de l'individu de Germignac en analysant sa séquence HVR-I. Après de multiples PCR (N=14), nous avons laborieusement obtenu des résultats pour deux fragments sur quatre (cf MM), nous donnant une séquence des positions 16 131 à 16 303. Deux mutations sont établies, 16294T et 16296T, correspondant à l'haplogroupe T. Pour confirmer l'appartenance à l'haplogroupe T, il manque au moins la mutation 16126C sur le premier fragment. Il faut ajouter que la mutation 16296T est diagnostique du sous-haplogroupe T2. Bien que ces mutations aient été répliquées et concordent avec l'haplogroupe

obtenu, il faut néanmoins noter que tous ces résultats convergents correspondent à un seul extrait, et qu'ils n'ont pas pu être répliqués sur des échantillons différents. L'impossibilité de génotyper les différents manipulateurs des vestiges humains ajoute encore une incertitude, laissant planer un doute quant à l'authenticité de ce résultat. Cependant, la présence de déaminations sur les fragments de séquences obtenus, ainsi que la difficulté à obtenir des résultats complets et reproductibles donnent des indices de séquences endogènes d'ADN ancien.

3. Proposition de discussion

Bien que ces résultats soient soumis à caution et préliminaires, il est possible d'initier une discussion sur leur fiabilité et leurs implications par rapport au contexte paléogénétique et à la position de la tombe de Germignac dans le paysage culturel néolithique.

Un haplogroupe T entre tout à fait dans la variabilité néolithique connue à ce jour en Europe. Cet haplogroupe est très fréquemment décrit au sein du courant continental dans les groupes du Néolithique ancien et moyen, représenté par une fréquence de 17,4 % en Transdanubie (Hervella *et al.* 2015 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015) et 21,1 % en Europe centrale (Haak *et al.* 2005 ; Bramanti 2008 ; Haak *et al.* 2010 ; Brandt *et al.* 2013 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Lorkiewicz *et al.* 2015) (cf. I.2). Le sous-haplogroupe T2 est par ailleurs le plus courant (70 % de l'haplogroupe T). Deux individus porteurs d'haplogroupe T ont également été identifiés en France dans le Bassin parisien sur le site de Gurgy "Les Noisats" dans ce présent travail. Ce même haplogroupe T est également rencontré chez les groupes de fermiers d'Europe du sud, mais à une fréquence bien moins importante de 6,9 % (Di Benedetto *et al.* 2000 ; Lacan *et al.* 2011a ; Hervella *et al.* 2012 ; Haak *et al.* 2015), et principalement durant le Néolithique moyen, à des périodes postérieures à la tombe de Germignac. Un seul individu pre-T est en effet décrit autour de 5 000 cal BC en Espagne (Els Trocs, Huesca ; Haak *et al.* 2015). Si les données à disposition ne nous permettent pas d'établir une filiation directe, elles nous permettent de proposer l'hypothèse de travail liant cet individu à l'expansion du VSG dérivé lui-même de la culture rubanée. En l'absence d'haplotype complet, il est impossible d'être plus précis. Nous pouvons néanmoins ajouter que l'haplogroupe T n'a jamais été décrit dans les populations de chasseurs-cueilleurs à ce jour (cf. I.2).

Dans la discussion sur l'attribution culturelle de la sépulture de Germignac, ces données apportent une potentielle information sur une influence maternelle plutôt septentrionale que méridionale. En revanche, en l'état actuel des données, on peut exclure une ancestralité maternelle chasseur-cueilleur pour cet individu. Une analyse paléogénomique (shotgun) pourrait confirmer l'authenticité de ces résultats et du même coup l'haplotype de cet individu, ce qui pourrait permettre une discussion plus complète sur son origine et les liens qui existent avec les groupes environnants.

LA TOMBE DE GERMIGNAC "LE BOIS DU BOURG"

Germignac "Le Bois du Bourg", Néolithique ancien (5 200 - 4 800 cal. BC) : la plus ancienne sépulture néolithique du Centre Ouest

- Étude ancienne de la sépulture : 2 individus, 1 jeune femme adulte et 1 enfant de 9-10 ans
Grand nombre de disques en coquille (3288), 2 anneaux-disques associés à la sépulture
- Problème d'attribution culturelle de cette sépulture
- Réexamen des vestiges dentaires et osseux : présence d'un seul individu adulte, de sexe indéterminé
- Caractérisation d'un haplogroupe mitochondrial T2 (séquence HVR-I partielle)
- Haplogroupe plus fréquent chez les fermiers d'Europe centrale (décrit plus tardivement en Europe du sud) → Individu de la tombe de Germignac affilié aux groupes d'Europe centrale ?

THE GERMIGNAC "LE BOIS DU BOURG" BURIAL

Germignac "Le Bois du Bourg", Early Neolithic (5 200 - 4 800 cal. BC): the earliest Early Neolithic burial from west-central France

- Previous study of the burial: 2 individuals, 1 young female adult and 1 child (9-10 years old)
Numerous shell discs (3288) and 2 disc-shape rings associated with the burial
- Problems of cultural attribution
- Re-examination of dental and bone remains: only one adult individual of undeterminable sex
- Characterization of a mitochondrial haplogroup T2 (partial HVR-I sequence)
- Haplogroup more frequent in central European farmer groups (described later in southern Europe) → Germignac Individual affiliated to Central European groups?

Partie IV. Discussion

1. Résumé des données obtenues

Les analyses menées dans ce travail ont permis d'obtenir au total des haplogroupes mitochondriaux pour 88 individus et une séquence HVR-I consensus pour 63 d'entre eux (plus l'individu de Germignac pour lequel nous avons une séquence partielle). En considérant les 145 individus prélevés et analysés, un tel taux de succès de 53,8 % pour ce type d'approche (pour les haplogroupes mitochondriaux) est frappant. L'obtention de tels résultats a sans aucun doute été rendue possible grâce aux conditions idéales de prélèvements qui ont été mises en œuvre dès la phase de terrain (pour la majorité des échantillons). Ils ont ainsi pu bénéficier du protocole de prélèvement adéquat permettant de minimiser les contaminations, et d'une conservation au froid directement après prélèvement limitant les dégradations post-fouilles. De fait, les précautions de prélèvements mises en œuvre ont bien limité les contaminations par de l'ADN exogène (l'absence de contaminations a été systématiquement vérifiée par le typage de toutes les personnes ayant été en contact avec les échantillons), optimisant la fiabilité de l'étude. La conservation des vestiges au froid (+4°C ou -20°C selon les cas) semble avoir également permis de favoriser la préservation post-fouille de l'ADN. La mise en place de telles précautions de conservation a en effet démontré son efficacité par le passé, par rapport à un processus classique de traitement post-fouille des échantillons (Pruvost *et al.* 2007).

Malgré toutes nos précautions, nous avons néanmoins été confrontés à deux cas de contamination, un cas avéré à Loriol-sur-Drôme (A25) et un cas possible à Obernai (OB 4719). Le cas de Loriol-sur-Drôme est clairement dépendant des conditions de prélèvement sans précaution, illustrant parfaitement notre propos. Le cas d'Obernai concerne un profil mitochondrial obtenu par typage des SNPs qui correspond à celui de l'un des fouilleurs. Si ce cas de contamination s'avère réel, il est plus problématique, puisque toutes les étapes visant à préserver l'échantillon des contaminations ont été respectées. Cependant, dans ce cas, même si l'haplogroupe caractérisé n'a pas été pris en compte dans les résultats pour des questions de prudence, la très mauvaise conservation de l'ADN de cet échantillon, pour lequel

aucune séquence HVR-I n'a pu être obtenue, suggère plutôt un hasard de correspondance de lignée maternelle entre le vestige et le fouilleur.

Ces observations confirment l'intérêt majeur d'accéder à des échantillons prélevés dans des conditions idéales pour le succès des analyses paléogénétiques. L'élaboration des projets en amont des opérations de terrain est donc primordiale pour espérer de tels résultats et rend l'étroite collaboration entre archéologues et généticiens d'autant plus importante.

Nous avons choisi, au début de notre étude, de privilégier le prélèvement des dents, choix motivé par la composition très dense de l'émail et du ciment de la dent qui préserve l'ADN des dommages extérieurs (Grimoud *et al.* 2004 ; Adler *et al.* 2011). Récemment, la mise en évidence d'une conservation jusqu'à seize fois supérieure de l'ADN dans l'os pétreux a été publiée (Gamba *et al.* 2014). Si ce type d'échantillon doit être privilégié dans le futur, il apparaît cependant moins problématique de soumettre une ou deux dents qu'un os pétreux aux analyses paléogénétiques destructrices. En effet, le choix de destruction de matériel humain précieux peut demeurer un point délicat selon les sites ou les vestiges.

Sur l'ensemble des vestiges analysés, nous avons pu accéder à l'ADN mitochondrial, mais jamais à l'ADN nucléaire, notamment du chromosome Y. Malgré l'utilisation de méthodes réputées sensibles et adaptées à l'ADN très dégradé (typage des SNPs par méthode iPlex ; Mendisco *et al.* 2011), l'absence d'obtention d'ADN nucléaire suggère une mauvaise conservation de celui-ci. Ce constat nous a poussés à renoncer à toutes les analyses portant sur des marqueurs nucléaires tels que le gène de la persistance de l'activité lactase (LCT), ou les STRs nucléaires permettant de préciser les relations de parenté directes. Nous n'avons donc eu aucun moyen direct de discuter des lignées paternelles ni des questions relatives à la place des hommes dans les groupes étudiés, en particulier par rapport aux questions des modes matrimoniaux. Nous avons ainsi dû adapter notre étude et focaliser notre attention sur les pools mitochondriaux des groupes analysés. Cependant, les échantillons conséquents obtenus et leur confrontation avec les pools mitochondriaux nombreux et déjà publiés pour les groupes européens anciens nous ont permis de documenter de façon inédite les relations maternelles entre ces communautés. Les questions de modes matrimoniaux ont été abordées de façon indirecte via la mise en évidence d'importants niveaux de diversité mitochondriale chez les groupes étudiés.

Une des solutions pour palier les problèmes de contaminations, de conservation et donc d'accès problématique de l'ADN nucléaire est sans conteste l'approche paléogénomique. D'une part de récentes avancées techniques permettent désormais d'isoler l'ADN endogène de l'ADN contaminant, en utilisant les patterns de dégradations post-mortem caractéristiques de l'ADN ancien (Skoglund *et al.* 2014b). Ces avancées devraient donc permettre d'accéder spécifiquement à l'ADN endogène de nos échantillons contaminés, mais aussi de s'affranchir des conditions de prélèvement et de mener des analyses paléogénomiques sur des vestiges

prélevés sans précaution. D'autre part, les avancées récentes de l'approche paléogénomique présentent également l'intérêt majeur de permettre un accès plus aisé à l'ADN nucléaire. En effet, de toutes récentes études, impliquant différentes méthodes de capture, ont permis d'accéder à des centaines de milliers de SNPs sur l'ensemble des génomes mitochondrial et nucléaire (Haak *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015). Même en l'absence d'obtention de génomes complets, la caractérisation d'un grand nombre de SNPs permet de préciser l'héritage de chaque individu. La mise en place d'analyses de routine plus simples et moins coûteuses aujourd'hui permet d'envisager leur application à un très grand nombre d'individus. Ainsi ces analyses paléogénomiques sur les vestiges analysés dans le cadre de notre étude devraient livrer des données inédites sur les pools nucléaires des fermiers néolithiques du territoire français et compléter de façon majeure notre approche exclusivement axée sur les lignées maternelles.

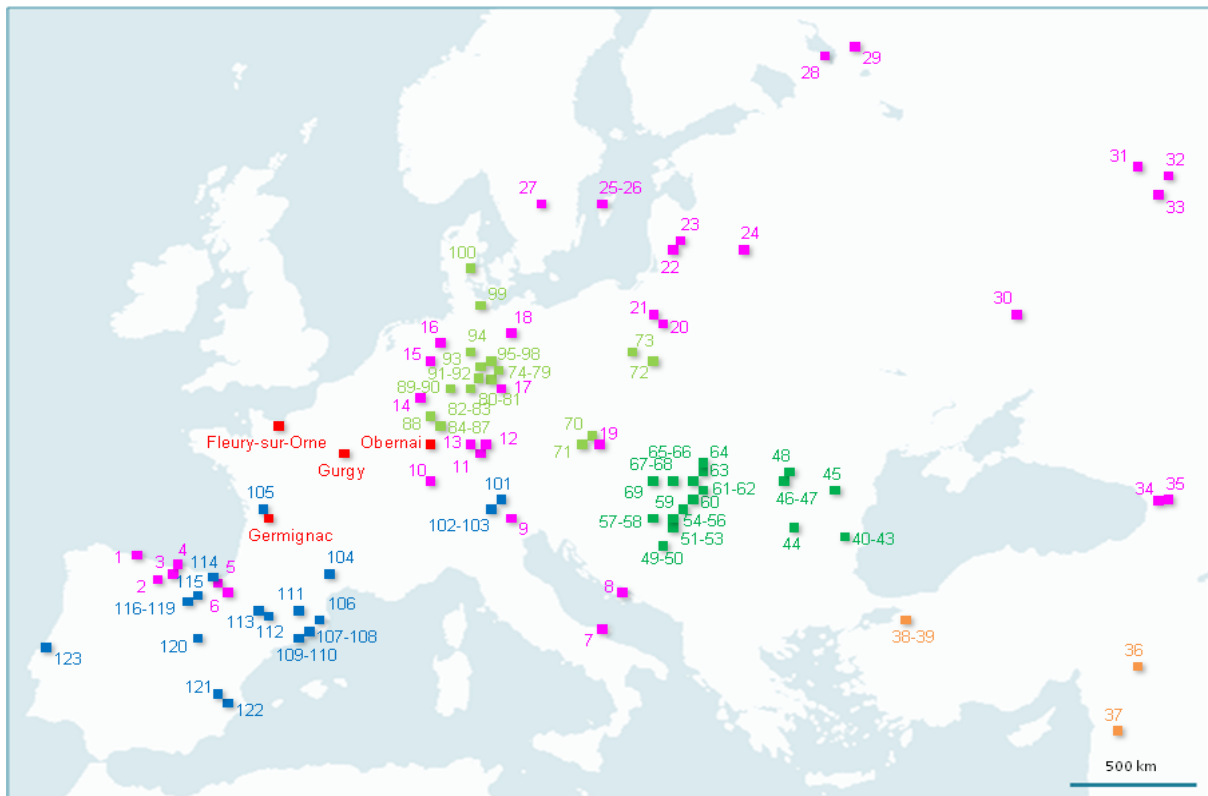


Figure 51. Sites de notre étude en rouge, inclus dans la carte des sites ayant livré des séquences mitochondriales anciennes (voir légende de la figure 33)

Néanmoins, malgré les limites intrinsèques de nos données, nous avons pu caractériser le pool mitochondrial de plusieurs groupes néolithiques de diverses régions françaises. Ces résultats, inédits et importants à l'échelle du territoire de la France (Figure 51), viennent combler un hiatus flagrant initialement visualisé sur la carte des données mitochondriales des groupes néolithiques européens (Figure 32 que nous avons présentée au début de ce travail). Nous avons donc clairement répondu aux objectifs initialement annoncés, visant l'obtention de données paléogénétiques sur des groupes du Néolithique ancien et moyen de France,

associés à différentes cultures, elles-mêmes caractérisées par différentes pratiques funéraires. Cela nous a permis de discuter à l'échelle de chaque site de l'origine des groupes et du lien potentiel entre origine maternelle/relations maternelles et pratiques funéraires (cf. III). Il s'agit maintenant de prendre de la distance et de mettre l'ensemble des résultats obtenus en perspective.

2. Les processus de Néolithisation à l'ouest de l'Europe - Apport des données mitochondriales obtenues sur les groupes fermiers du territoire français

2.1. Une continuité génétique claire avec les groupes du courant danubien

Le premier point qui se dégage de l'étude des groupes d'Obernai et de Gurgy "Les Noisats" est la présence d'individus possédant un héritage maternel directement dérivé des groupes du courant danubien. Les données culturelles disponibles pour ces régions favorisaient clairement ces scénarios, montrant en Alsace une succession des cultures Grossgartach, Planig-Friedberg et Roessen, et dans le Bassin parisien les cultures RRBP, VSG et Cerny, toutes directement dérivées du Rubané. Les données génétiques obtenues dans notre étude confirment pour la première fois au niveau biologique une continuité claire de ces groupes avec les groupes rubanés d'Europe centrale. Le groupe d'Obernai présente un pool mitochondrial typique des groupes néolithiques d'Europe centrale, en raison d'une part des fréquences des différents haplogroupes caractérisés, mais aussi de la présence de deux individus porteurs de l'haplogroupe N1a. Cette lignée N1a est en effet typique des groupes d'Europe centrale (Haak *et al.* 2005 ; Haak *et al.* 2010), et l'un des deux haplotypes spécifiquement rencontrés à Obernai est partagé avec trois autres individus d'Allemagne centrale (Derenburg, Halberstadt et Oberwiederstedt ; Haak *et al.* 2005 ; Brandt *et al.* 2013) et un individu du site allemand de Flomborn, proche de la frontière française (Haak *et al.* 2005). Deux autres haplotypes (X et K) sont partagés exclusivement avec des individus de Transdanubie ou d'Europe centrale. L'ensemble de ces observations renforce bien la vision générale d'une continuité biologique et culturelle des groupes d'Europe centrale et d'Alsace (Whittle 1996 ; Jeunesse 1997, 2003). Concernant le groupe de Gurgy, localisé dans la zone d'influences multiples qu'est le Bassin parisien, nous avons pu démontrer une participation de descendants des groupes néolithiques d'Europe centrale à la constitution de son pool maternel, bien que métissés avec des descendants de groupes néolithiques d'Europe du sud et chasseurs-cueilleurs. Là encore, l'élément qualitatif le plus remarquable de cet héritage issu du courant rubané est la présence de trois individus porteurs d'une lignée N1a, même si les haplotypes rencontrés n'avaient jamais été recensés à ce jour (haplotypes uniques). Les deux haplotypes X et K dont nous venons de parler à Obernai sont également présents à Gurgy, confirmant la position du groupe dans la continuité du courant danubien. Au niveau quantitatif, les diverses

analyses basées sur les *summary statistics* (ACP, MDS) et les simulations par coalescence ont clairement confirmé cet héritage.

Si cet héritage des groupes néolithiques d'Europe centrale est toujours visible dans les groupes de Fleury-sur-Orne et l'individu de Germignac, il est cependant moins net. Le site de Fleury, situé dans la zone d'influence Cerny, culture dérivée du Rubané de même que dans le Bassin parisien, présente en effet un pool mitochondrial moins informatif quant à la présence de potentielles spécificités originaires d'Europe centrale. Cela s'explique sans doute par le fait que l'occupation du site s'étend jusqu'à 3 600 cal. BC et qu'à cette période, des mouvements migratoires à longues distances et donc des métissages importants entre groupes néolithiques ont dilué les spécificités mitochondriales associées à chaque courant de néolithisation (Brandt *et al.* 2013). Si nous trouvons à Fleury un pool clairement néolithique, de par la diversité et le type des haplogroupes mitochondriaux identifiés, on ne peut être beaucoup plus précis quant à leur origine. À Germignac, une continuité culturelle avec les groupes VSG a été proposée (Laporte et Gomez de Soto 2001), culture également issue du Rubané dans le quart nord-est de la France se répartissant ensuite sur une large partie du territoire jusque sur la côte atlantique. Dans cette zone, à Germignac, un haplogroupe T2 a pu être caractérisé sur l'individu déposé avec plus de 3 200 disques en coquille et deux anneaux-disques. Comme nous l'avons expliqué dans le chapitre 5 de la partie III, cet haplogroupe est beaucoup plus fréquemment décrit chez les groupes fermiers d'Europe centrale que d'Europe du sud, où il n'apparaît par ailleurs que bien postérieurement à la tombe de Germignac. Il nous semble donc raisonnable de proposer un lien entre l'individu déposé dans la sépulture extraordinaire de Germignac et les descendants des groupes néolithiques d'Europe centrale. L'hypothèse de la continuité du courant danubien jusque sur la façade atlantique de la France est également soutenue par les données obtenues à Prissé-la-Charrière (Deguilloux *et al.* 2010). Dans cette sépulture collective en tumulus du Néolithique moyen (4 200 cal. BC), les séquences partielles de trois individus ont été caractérisées. Parmi elles, un haplotype N1a, typique comme nous l'avons expliqué du courant d'Europe centrale, et un haplotype X identique (à considérer avec réserve par rapport à la longueur de la séquence disponible) à l'haplotype présent à Halberstadt et à Salzmünde en Allemagne (Brandt *et al.* 2013), ainsi qu'à Obernai et à Gurgy. De plus, le faible nombre d'individus inhumés (N=8) dans une telle structure funéraire implique une sélection sociale, qui peut être reliée à une origine néolithique d'Europe centrale.

Sur l'ensemble des quatre groupes étudiés dans ce travail sur la moitié nord et le Centre Ouest de la France, une continuité maternelle avec les groupes néolithiques d'Europe centrale est donc évidente à Obernai et Gurgy, et perceptible à Fleury et à Germignac. Les données obtenues semblent indiquer un gradient est-ouest de cet héritage, qui se dilue donc au fur et à mesure de l'avancée des fermiers vers l'ouest. Il faut néanmoins noter que la part de cet héritage dans les groupes de la partie sud de la France ne peut être discutée en raison de l'absence de données (et non pas en raison de données différentes).

2.2. *Le métissage de descendants issus des deux vagues de diffusion néolithique*

Depuis longtemps les données archéologiques avaient permis d'observer la rencontre des deux courants de Néolithisation, l'un après avoir traversé l'Europe centrale le long des cours d'eau, l'autre après avoir suivi les côtes méditerranéennes, sur le territoire français (Whittle 1996 ; Price 2000). Les vitesses et les modes de diffusion ont été variables d'un groupe à l'autre et d'une région à l'autre, ainsi que nous l'avons longuement rappelé en introduction (Fort 2015).

Les données paléogénétiques que nous avons obtenues ont permis de préciser certaines modalités de cette diffusion au sein du territoire français. En effet, l'important pool mitochondrial caractérisé sur le groupe de Gurgy "Les Noisats" nous a livré quelques clés de lecture concernant les mouvements de populations ayant eu lieu au début du Néolithique sur le territoire français. Nous avons pu proposer une participation équivalente de descendants de chacun des deux courants de néolithisation à la constitution du groupe de Gurgy, démontrant par là même un métissage biologique ancien dans le Bassin parisien, signe d'un contact précoce entre les deux courants. Certains éléments archéologiques, bien que rares, avaient déjà pointé la présence de matériel semblable ou issu de la sphère méditerranéenne dans le bassin parisien, autour de 5 100 cal. BC (voir dans Sidéra 2010). I. Sidéra ajoute que les régions alsacienne et bourguignonne présentent également des indices de ces influences méditerranéennes précoces. Ses observations sont basées sur la présence dans le Bassin parisien des décors en T sur certaines céramiques (Lichardus-Itten 1986), des parures en coquille de *Glycymeris* (Bonnardin 2009), des colombelles percées (*Columbella rustica* ; Jeunesse 1993), des anneaux en os et de l'industrie osseuse, tous typiques des groupes du sud (Sidéra 2008 ; Figure 52). Par ailleurs, la présence de deux bracelets rubanés en calcaire, dont l'analyse pétrographique a confirmé une origine dans le Vaucluse ou dans le Diois-Valentinois, en contexte cardial, corrobore également fortement l'hypothèse d'échanges entre les deux sphères (Constantin et Vachard 2004). Enfin, de fragiles indices environnementaux sont observés plus à l'est, constitués de graines de pavot (*Papaver somniferum*), découvertes dans plusieurs sites du Rhin et de la Meuse, jusqu'en Bavière, inexistantes pendant le Rubané dans cette région, et dont l'origine n'a pas pu être tracée depuis le Proche-Orient, mais depuis l'ouest de la Méditerranée (Bakels 1982, 1996, 2014). Un contact ou des échanges avec les groupes du sud ont été proposés pour expliquer la présence de ces restes carpologiques.

Nous proposons donc les premières observations d'ordre biologique, à partir des données paléogénétiques obtenues sur le site de Gurgy, suggérant que ces indices archéologiques soient liés à un métissage précoce des groupes néolithiques du sud et de l'est, du moins au vu des lignées maternelles, et non simplement liés à des échanges à longues distances entre ces groupes. Plusieurs arguments concordants nous permettent de consolider notre hypothèse. D'une part les premières observations réalisées sur le pool mitochondrial de Gurgy et la confrontation de ce pool aux données disponibles en 2014 (Rivollat *et al.* 2015) ont été confirmées par de nouvelles analyses effectuées avec les bases de données de

comparaison mises à jour : le même schéma se dessine. Que ce soit en considérant les fréquences d'haplogroupes ou les distances génétiques basées sur les séquences mitochondriales HVR-I, le pool mitochondrial de Gurgy se positionne toujours à équidistance des groupes néolithiques liés aux deux courants de néolithisation. L'insertion du groupe "Transdanubie", nouveau venu dans le paysage paléogénétique européen (Gamba *et al.* 2014 ; Hervella *et al.* 2015 ; Szécsényi-Nagy *et al.* 2015), ne modifie en rien ce schéma. Il s'insère au contraire parfaitement dans la variabilité du groupe néolithique d'Europe centrale, comme attendu puisqu'il se situe comme groupe ancestral (chronologiquement et géographiquement) de celui-ci (Figures 43 et 44). D'autre part les premières modélisations que nous avons appliquées permettant de tester une participation de ces deux groupes à la constitution mitochondriale de Gurgy nous indiquent qu'il n'est pas possible de rejeter cette contribution. Il s'agit désormais d'être plus précis et d'essayer de quantifier l'apport de chacun de ces groupes dans la constitution du pool génétique de ce site. C'est l'objet des prochaines modélisations que nous proposons de tester, toujours avec l'équipe de M. G. Thomas à UCL et en particulier avec P. Gerbault.

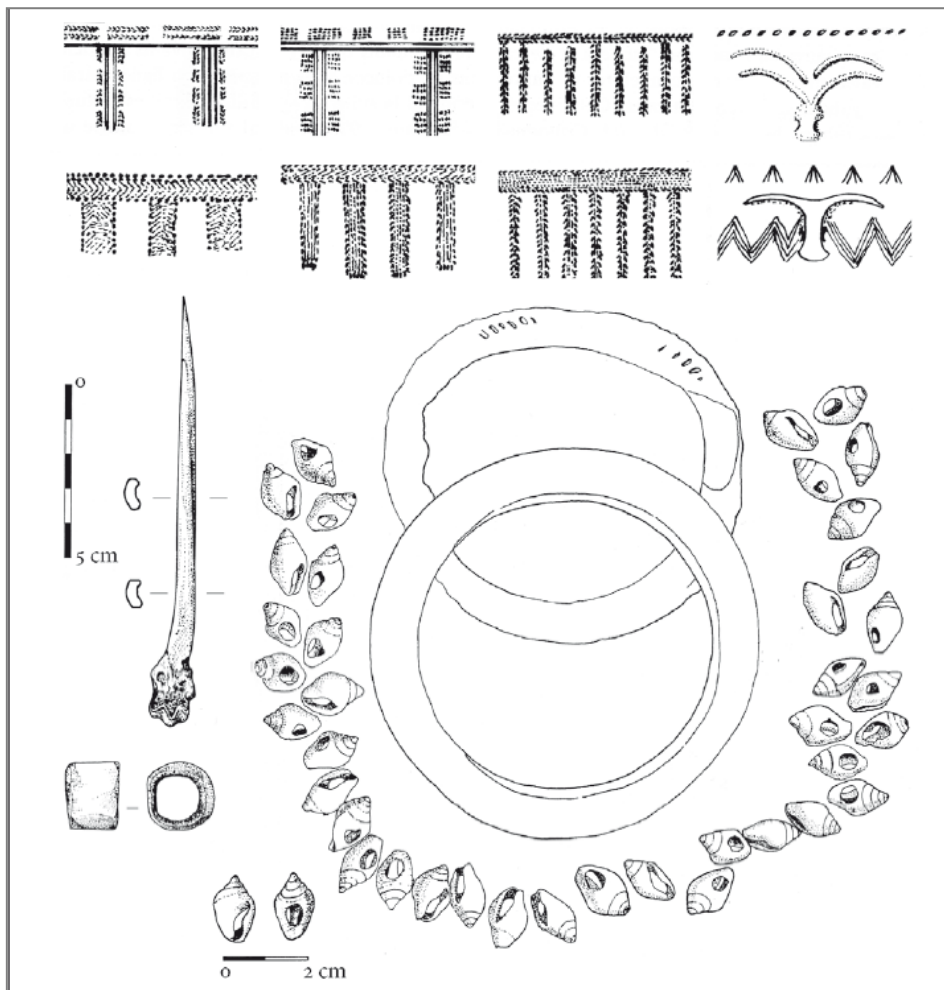


Figure 52. Synthèse des différents éléments d'origine cardiale retrouvés dans le Bassin parisien et en Alsace autour de 5 100 cal. BC. (Sidéra 2010)

L'obtention de données paléogénétiques sur les individus du site de Loriol-sur-Drôme aurait pu apporter des informations inédites sur le pool génétique des groupes liés au courant méditerranéen. Bien que les dates de Loriol soient plus récentes que la principale occupation de Gurgy de quelques siècles (4 230 - 3 960 cal. BC environ), ces données auraient été précieuses pour documenter le pool génétique du sud de la France, qui demeure à ce jour inconnu jusqu'à 3000 BC (site des Treilles, Lacan *et al.* 2011b). Si nous n'avons malheureusement pas pu obtenir ces données via l'approche paléogénétique classique, nous espérons que l'application de l'approche paléogénomique sur ces vestiges précieux permettra d'identifier les séquences endogènes de ces individus (tout au moins de l'individu A25 ayant livré des résultats).

2.3. Un métissage des groupes chasseurs-cueilleurs croissant vers l'ouest de l'Europe

Le métissage entre chasseurs-cueilleurs et groupes néolithiques est très faiblement perçu au Néolithique ancien, du moins au niveau de l'analyse des lignées mitochondriales. Ce métissage a régulièrement été mis en perspective avec la fréquence des lignées U, héritées des groupes chasseurs-cueilleurs, au sein des groupes de fermiers. Ainsi, seulement 1,8 % d'haplogroupes U sont décrits chez ces groupes du Néolithique ancien (Brandt *et al.* 2014b) et la discontinuité mitochondriale entre ces Néolithiques et les groupes chasseurs-cueilleurs (présentant 78,3 % de lignées U) est clairement établie (Bramanti *et al.* 2009). Les données obtenues sur les différents sites de notre étude tendent à montrer un tableau un peu différent sur ces régions localisées globalement plus à l'ouest des régions précédemment étudiées. En considérant uniquement les fréquences des haplogroupes mitochondriaux U4 et U5 (typiques des chasseurs-cueilleurs, 55 % du pool total, 70,2 % des lignées U), dans les groupes néolithiques antérieurs à 4 000 cal. BC, les groupes néolithiques d'Europe centrale sont caractérisés par une faible fréquence de 3,3 % et les groupes néolithiques d'Europe du sud une fréquence de 5,5 %. Si le site d'Obernai présente une fréquence comparable à celles de ces groupes (5,5 %), les groupes de Gurgy et de Fleury-sur-Orne présentent en revanche des valeurs beaucoup plus importantes, respectivement 14,5 % et 15,4 %. Il semble donc que le gradient de métissage croissant de chasseurs-cueilleurs vers l'ouest, perçu via l'analyse du pool de Gurgy (cf. III.3), soit confirmé au niveau des données de Fleury-sur-Orne, se traduisant par une forte présence de lignées maternelles descendant des chasseurs-cueilleurs.

La séquence U5 observée à Obernai est unique (16189C_16270T_16298C), mais dérivée d'une mutation (16298C) d'une séquence largement observée (16189C_16270T) chez les chasseurs-cueilleurs à travers toute l'Europe (Bramanti *et al.* 2009 ; Sánchez-Quinto *et al.* 2012 ; Fu *et al.* 2013) ainsi que chez les groupes néolithiques d'Europe centrale (Brandt *et al.* 2013). Elle ne peut donc pas être rattachée de façon évidente à l'un ou à l'autre groupe (héritage direct ou indirect des groupes chasseurs-cueilleurs). Le groupe de Gurgy inclut sept individus d'haplogroupe U5 et un individu d'haplogroupe U4 (identifiés grâce au typage des SNPs), mais seules cinq séquences HVR-I U5 ont pu être caractérisées. Toutes ces séquences

apparaissent uniques, n'ayant jamais été décrites dans les groupes anciens étudiés à ce jour. Le groupe de Fleury-sur-Orne, enfin, inclut deux individus porteurs de séquences U5 qui sont également uniques dans le paysage génétique européen, que ce soit chez les chasseurs-cueilleurs ou dans les groupes néolithiques, et les séquences dont elles dérivent sont retrouvées dans chacun de ces groupes. Si nous ne pouvons tirer de conclusions quant à l'origine directe des individus porteurs de ces haplogroupes, à Fleury ou à Gurgy, nous pouvons cependant pointer que de telles proportions de lignées caractéristiques des chasseurs-cueilleurs sont tout à fait remarquables. Le network construit pour l'étude du pool mitochondrial d'Obernai, basé sur les séquences HVR-I antérieures à 4 300 cal. BC, montre bien la présence importante des individus français au sein de l'haplogroupe U, directement groupés avec de nombreux individus chasseurs-cueilleurs d'origines et de dates diversifiées (III.1-2). A l'opposé, dans le network proposé pour l'analyse du pool de Fleury, qui considère les séquences HVR-I disponibles jusqu'à 3 600 cal. BC (III.4-3), nous pouvons noter l'augmentation du nombre d'individus fermiers, originaires de diverses régions européennes, dont nos fermiers des sites français, dans le macro-haplogroupe U. Ces observations s'accordent en tous points avec la résurgence des lignées mitochondriales de chasseurs-cueilleurs observée par G. Brandt et collègues (2014b) au Néolithique moyen en Europe centrale, et confirmée par les données paléogénomiques récemment publiées (Skoglund *et al.* 2012 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Skoglund *et al.* 2014a ; Haak *et al.* 2015). Cette résurgence a été interprétée comme résultant de l'assimilation de descendants chasseurs-cueilleurs dans les groupes fermiers, et ce, après un temps parfois conséquent de cohabitation. Dans ce contexte européen, nos données démontrent que cette assimilation d'individus porteurs de lignées maternelles héritées des chasseurs-cueilleurs européens aurait été plus précoce et peut-être plus rapide, dès l'arrivée des groupes fermiers sur le territoire français.

Ainsi, nous proposons un gradient est-ouest, caractérisé par une dilution progressive des lignées mitochondriales néolithiques et une participation croissante des lignées de chasseurs-cueilleurs dans la constitution des groupes de fermiers (Figure 53). Ce scénario s'accorde avec le modèle publié par R. Rasteiro et L. Chikhi (2013), basé sur la modélisation de la mise en place graduelle du pool mitochondrial européen et proposant un métissage croissant des groupes de chasseurs-cueilleurs avec les fermiers Néolithiques au fur et à mesure de l'éloignement du point de départ des groupes néolithiques au Proche-Orient. Les premières modélisations par coalescence réalisées dans notre étude, vont également dans ce sens, dans la mesure où elles ne permettant pas de rejeter une continuité mitochondriale entre les groupes de chasseurs-cueilleurs et le groupe de Gurgy et donc de rejeter leur implication dans la constitution du pool de Gurgy. La poursuite de simulations impliquant de nouveaux modèles plus complexes et plus réalistes vise à tester plus précisément, voire à quantifier la participation de ce groupe chasseur-cueilleur dans la constitution de Gurgy.

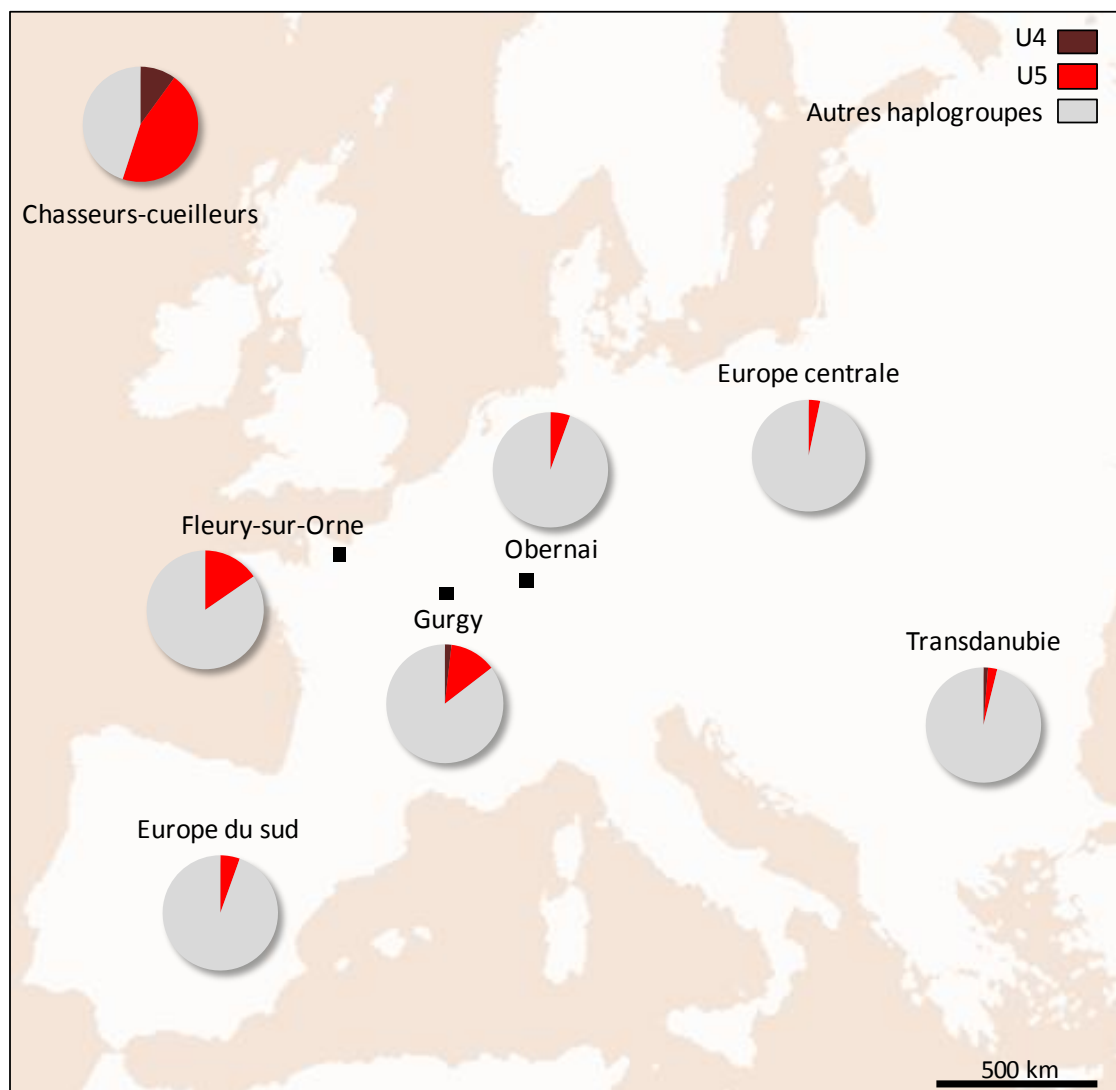


Figure 53. Fréquences d'haplogroupes U4 et U5 au sein des populations néolithiques antérieures à 4 000 cal. BC

Nos observations impliquent des modalités d'interactions entre groupes chasseurs-cueilleurs et fermiers au niveau du territoire français différentes de ce qui avait pu être proposé jusqu'à présent pour l'Europe centrale et du sud, c'est-à-dire un temps de cohabitation souvent long des deux groupes avant métissage. Que ce soit à Gurgy ou à Fleury, les descendants des chasseurs-cueilleurs semblent avoir fait partie intégrante du groupe installant et utilisant ces différents espaces funéraires. Or, les analyses menées sur ces deux sites ont montré qu'aucune différence ne peut être mise en avant quant au traitement funéraire des individus porteurs de ces lignées maternelles descendant des chasseurs-cueilleurs, si l'on met de côté la disposition légèrement excentrée de ces individus à Gurgy par rapport à l'ensemble de la nécropole. Cela semble indiquer une totale intégration sociale en amont de ces individus à lignées chasseurs-cueilleurs dans les communautés néolithiques. Cette configuration peut faire écho à ce qui a été décrit à plusieurs reprises dans des populations subactuelles ou actuelles, c'est à dire le cas de groupes de fermiers vivant en bon voisinage avec des groupes de chasseurs-cueilleurs, intégrant des femmes issues des groupes chasseurs-cueilleurs par mariage aux hommes fermiers, en échange d'autres types de service. Ce système implique donc

des flux de gènes à sens unique, et une incorporation progressive de lignées maternelles d'origine chasseurs-cueilleurs au sein du pool du groupe fermier. Cette situation a notamment été décrite chez les groupes pygmées Efe et leurs voisins Balese (Terashima 1987 ; Quintana-Murci *et al.* 2008), mais on en trouve aussi d'autres exemple en Afrique ou aux Philippines (Peterson 1978).

Il nous faut cependant nuancer notre propos, car toutes ces observations ne sont basées que sur le marqueur uni-parental mitochondrial, qui ne peut évidemment pas permettre d'apprécier l'ensemble des flux de gènes entre les groupes considérés. De façon évidente, l'obtention de données génomiques sur nos vestiges permettrait une caractérisation plus fine de l'ensemble (et peut-être de la variabilité régionale) des processus d'interactions entre groupes chasseurs-cueilleurs et fermiers. Il apparaît donc à ce jour indispensable d'appliquer l'approche paléogénomique sur nos vestiges néolithiques français afin de préciser les modalités de métissage entre ces groupes aux modes de vie différents.

L'ensemble des données obtenues dans notre étude, inédites à l'échelle de la France, nous a donc conduits à un certains nombre de propositions concernant les processus de néolithisation de l'ouest de l'Europe : (i) une implication directe des (descendants des) groupes néolithiques d'Europe centrale dans la mise en place des groupes fermiers de la moitié nord de la France (et jusqu'au Centre Ouest), (ii) le métissage de fermiers issus des deux courants de néolithisation dans le Bassin parisien et (iii) un métissage croissant des chasseurs-cueilleurs au fur et à mesure de l'avancée des groupes fermiers à l'ouest du continent européen.

3. La patrilocalité, hypothèse d'un mode matrimonial et d'interaction entre les groupes

La diversité mitochondriale importante et récurrente mesurée pour les trois groupes d'Obernai, de Gurgy "Les Noisats" et de Fleury-sur-Orne, nous a poussés à proposer l'hypothèse d'un système patrilocal pour ces communautés. Il s'agit d'un système exogamique où les hommes structurent le groupe de générations en générations et où les femmes, originaires de groupes différents, viennent intégrer la communauté du mari. Ce système implique une faible diversité génétique des marqueurs du chromosome Y et au contraire une importante diversité génétique mitochondriale. Si de fait, nous n'avons pu tester la faible diversité au niveau des lignées paternelles, l'importante diversité mitochondriale caractérisée sur les groupes de notre étude est tout à fait cohérente avec cette hypothèse. Encore une fois, l'obtention de données sur le génome nucléaire (dont le chromosome Y), via l'application de l'approche paléogénomique, complèterait de façon cruciale cette proposition.

Les données issues de différentes disciplines ont régulièrement proposé des éléments concordants vis-à-vis de ce système patrilocal durant le Néolithique. Les données isotopiques ont ainsi permis de montrer des schémas précis, tel le cas d'école concernant des sites

d'Allemagne et de République tchèque, avec des taux de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ plus diversifiés parmi les femmes et moins diversifiés parmi les hommes enterrés avec une hache (Bentley *et al.* 2012). Les auteurs interprètent les haches comme des marqueurs locaux et de fait les individus enterrés sans ces haches, en particulier des femmes, sont considérés comme exogènes. Des parallèles avec les données actuelles ou subactuelles ethnographiques ont été proposés pour appuyer ces interprétations. Marlowe (2004 ; p. 283) explique que "Male philopatry tends to be favored among nonforagers because a sedentary existence promotes territorial defense and control of resources. Once wealth exists, male inheritance makes sense, and when land is inherited virilocal residence should become much more likely."⁷ Des études ont même démontré l'existence de groupes matrilineaires devenant patrilinéaires⁸ en adoptant l'élevage du bœuf (groupes de langue Bantu en Afrique sub-saharienne ; Holden et Mace 2003). La linguistique a également permis de proposer des schémas de résidence maritale dans les sociétés néolithiques, considérées comme moyens de diffusion des langues en Europe, qui seraient donc patrilocales pour les Proto-Indo-Européens (Fortunato et Jordan 2010). Par ailleurs, de nombreuses publications ont exploré le phénomène de la patrilocalité d'un point de vue génétique dans les populations humaines, en particulier sur l'histoire des groupes anciens (Cavalli-Sforza et Minch 1997 ; Wilkins et Marlowe 2006 ; Langergraber *et al.* 2007 ; Rasteiro et Chikhi 2013).

Le schéma patrilocal est donc classiquement admis pour les groupes néolithiques et de rares données paléogénétiques vont également dans ce sens. Outre les données issues des sites de ce travail, l'autre site français daté du Néolithique récent, Les Treilles en Aveyron, présente le même schéma avec une diversité extrêmement faible du chromosome Y et importante de l'ADN mitochondrial (Lacan *et al.* 2011b). Pour le reste de l'Europe, même si le nombre de données disponibles par site est souvent trop faible pour faire ce type d'observations, la patrilocalité est proposée pour les groupes du Néolithique ancien en Transdanubie (Szécsényi-Nagy *et al.* 2015) et pour des groupes plus récents comme à Eulau en Allemagne (Haak *et al.* 2008).

L'aspect novateur de notre étude est donc la part notable d'intégration de femmes chasseurs-cueilleurs, ou descendantes de chasseurs-cueilleurs, visible dans les groupes du nord de la France, à des périodes anciennes du Néolithique. Nous l'avons vu, la fréquence relativement élevée d'haplogroupes U dans les communautés de Gurgy et de Fleury implique que des femmes chasseurs-cueilleurs ont été rapidement intégrées dans les groupes fermiers, s'adaptant à leur schéma patrilocal et exogamique. Cette situation a été décrite pour des périodes plus récentes du Néolithique, notamment à Blatterhöhle en Allemagne (environ 4 000 - 3 000 cal. BC), où le mariage intergroupe a été proposé (Bollongino *et al.* 2013). Pour

⁷ "La phylopatrie masculine a tendance à être favorisée chez les agriculteurs parce qu'une existence sédentaire encourage la défense du territoire et le contrôle des ressources. Une fois que la richesse existe, la succession masculine prend tout son sens, et quand la terre devient un héritage la résidence virilocale doit devenir beaucoup plus probable."

⁸ patrilinéaire = système où la parenté, la succession et le pouvoir fonctionnent en fonction des lignées masculines.

les périodes plus anciennes, de tels cas semblent plus rares. Un cas particulier est à noter dans la culture Körös en Hongrie, pour l'individu fermier KO1 publié par C. Gamba et collègues (2014) dont les données génomiques tombent dans la variabilité chasseurs-cueilleurs, et dont l'haplogroupe Y (I2a) correspond aux rares haplogroupes décrits parmi les groupes mésolithiques (Lazaridis *et al.* 2014 ; Skoglund *et al.* 2014a). Cela implique donc également de rares cas d'hommes chasseurs-cueilleurs intégrés dans les groupes fermiers néolithiques. Cependant, cet exemple semble anecdotique d'après l'ensemble des données anciennes disponibles (ADN mitochondrial et chromosome Y).

4. L'implication des lignées maternelles au niveau de la structuration des espaces funéraires

L'analyse de sites funéraires présentant différents types d'organisation nous a permis de tester l'implication des lignées maternelles des individus (et donc l'origine ou les relations de parenté maternelles) au niveau de l'organisation de ces espaces.

Si deux nécropoles sans monuments ont été ciblées dans notre étude, ces deux sites présentent des structurations des sépultures clairement différentes. La nécropole d'Obernai est constituée de trois groupes de sépultures liés à trois phases spatiales et chronologiques distinctes. Cette distinction spatiale des sépultures trouve une résonance particulière dans les données génétiques obtenues, puisqu'une différenciation génétique (maternelle) a pu être proposée entre les deux groupes Grossgartach/Planig-Friedberg d'une part et le groupe Planig-Friedberg/Roessen d'autre part. Nous avons donc pu proposer une certaine discontinuité génétique entre les groupes ayant successivement utilisé cet espace funéraire. Cette utilisation par des groupes distincts peut donc être corrélée à l'installation de groupes de sépultures spatialement distincts. De plus, nous avons pu montrer la forte probabilité de structuration familiale pour le groupe 3 Planig-Friedberg/Roessen, suggérant l'implication de relations de parenté dans la structuration des communautés. A Obernai, nous pouvons donc considérer que la distinction de groupes biologiquement différenciés est directement lisible au niveau de la structuration de l'espace funéraire.

Ceci n'est pas du tout le cas pour la nécropole de Gurgy, la plus grande nécropole de notre corpus, également sans monument, mais qui reste énigmatique quant à son organisation. Sur le site de Gurgy, aucun groupement particulier de sépultures n'a pu être démontré (approche SIG, Le Roy 2015), si ce n'est le regroupement privilégié de sépultures d'hommes avec des sépultures d'individus immatures. Les sépultures sont réparties sur l'ensemble de l'emprise de la nécropole sans regroupement ou organisation détectable. Cette absence de structuration est frappante lorsque nous la mettons en perspective avec les données mitochondriales obtenues. En effet, nos données démontrent clairement la présence à Gurgy de sépultures d'individus aux ancestralités diverses (descendants de chasseurs-cueilleurs, de fermiers de l'est ou du sud). Aucune corrélation entre ces ancestralités et la localisation des

sépultures au sein de la nécropole n'a pu être détectée. Le seul élément qui ait retenu notre attention est la situation légèrement excentrée des individus porteurs d'une lignée descendant des chasseurs-cueilleurs, mais cela n'aide en rien la compréhension du site dans son ensemble. De plus, aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre les différentes pratiques funéraires (type de tombes, positions, mobilier...) et les lignées maternelles caractérisées. Il semble donc qu'à Gurgy, aucun lien ne puisse être proposé entre les lignées maternelles des individus et le fonctionnement ou l'organisation spatiale de la nécropole. Nous pouvons donc considérer que la distinction de groupes biologiquement différenciés (en termes d'ancestralité ou d'origines) est indétectable au niveau de la structuration de l'espace funéraire.

Les données préliminaires obtenues sur le groupe de Fleury-sur-Orne représentent la première documentation génétique d'individus déposés au sein de monuments de type Passy. Nous avons pu démontrer, dans ce contexte extraordinaire, l'absence de liens maternels entre individus déposés au sein d'un même monument ou dans différents monuments du même type. En l'état actuel des données, nous pouvons donc proposer que la sélection des individus déposés dans ces structures ne soit aucunement liée à leurs lignages maternels. En revanche, les dépôts particuliers de mobilier à forte évocation du domaine de la chasse/guerre (armatures de flèches) font écho aux observations effectuées dans les STP du Bassin parisien, très bien documentés depuis quelques années (Duhamel *et al.* 1997 ; Mordant 1997 ; Chambon 2003). En effet, on trouve également dans ces monuments des sépultures avec du matériel de chasseur (flèches, parfois regroupées comme si elles étaient disposées en carquois), associé spécifiquement aux hommes qui présentent de façon significative des traits morphologiques et pathologiques d'archers (Thomas 2014). Un autre type de matériel est systématiquement associé à des sépultures masculines, il s'agit des spatules "tour Eiffel", dont la fonction n'a toujours pas été éclaircie. Certains ont proposé pour ces objets un rôle de figures anthropomorphes (Mordant 1989), d'armes de point (Sidéra 2000) ou encore d'armatures de projectile lourd (Chambon et Pétillon 2009). Quoi qu'il en soit, leur présence en contexte funéraire exclusivement, uniquement auprès d'individus masculins, leur prêle une forte valeur symbolique (Thomas 2011). De plus, les objets en matière dure animale dans les sépultures proviennent majoritairement d'animaux mâles adultes, renforçant leur signification symbolique (Sidéra 1997), à une période (Cerny) où la chasse augmente par rapport aux sociétés de la fin du Néolithique ancien (Tresset 1997). L'ensemble de ces observations du Bassin parisien, ainsi que la configuration toute particulière du site de Fleury-sur-Orne et de ses inhumés nous a mené à proposer un fonctionnement patriarcal et patrilocal pour ce groupe, centré sur la figure masculine, ici spécifiquement autour de certains individus chasseurs/guerriers. Cela est du moins visible sur la portion d'individus sélectionnés présents dans cette nécropole, qui ne représentent bien évidemment pas l'ensemble de la société Cerny régionale.

L'existence de ces chasseurs est bien identifiée dans la société Cerny, dans le domaine funéraire de façon évidente ("chasseur posthume" ; Chambon et Pétillon 2009) autant que du

vivant de ces individus (Thomas 2014). Cependant, ainsi que le note A. Thomas (2011 ; p. 636), la chasse reste "marginale et indépendante d'une préoccupation alimentaire" dans cette société fonctionnant fortement sur l'élevage des bovins (Tresset 1997). La chasse perd donc l'importance économique et sociale qu'elle avait dans les sociétés de chasseurs-cueilleurs et en gagne dans le domaine de l'idéal, où elle serait un "faire-valoir social discriminant" (Sidéra 2000 ; p. 161). Une hypothèse a été proposée par I. Sidéra (2000) pour expliquer l'importance que prend la chasse spécifiquement au Cerny dans le Bassin parisien. Selon elle, des groupes mésolithiques acculturés depuis l'arrivée des colons néolithiques vivaient en interaction directe avec eux, intégrés dans leur structure sociale (habitat). Le Cerny verrait les "derniers soubresauts des traditions mésolithiques vivaces" (p. 167) dans ces manifestations de la chasse. Il ne s'agit pas de considérer les chasseurs inhumés dans les STP comme les descendants des Mésolithiques, mais plutôt qu'une "appropriation du caractère emblématique de la chasse par les éleveurs" a eu lieu (p. 167). Ainsi, "il s'ensuit une manifestation, particulièrement importante, de la culture matérielle mésolithique, car elle est vraisemblablement en partie adoptée par les néolithiques, étant due à un mélange plus important de populations à l'origine distinctes" (p. 168). Cette théorie trouve une certaine résonance dans les données paléogénétiques de Fleury-sur-Orne, où la part de lignées maternelles descendantes des chasseurs-cueilleurs est compatible avec une cohabitation des deux groupes, finissant par l'intégration des chasseurs-cueilleurs dans les populations néolithiques. Les données mitochondriales de Gurgy font écho à celles de Fleury-sur-Orne, et bien que le contexte culturel ne puisse être précisé, la période d'utilisation de la nécropole contemporaine au Cerny rend l'hypothèse également plausible pour le groupe inhumé à Gurgy.

Si l'on en revient au fonctionnement de la nécropole de Fleury-sur-Orne, bien qu'aucun lien maternel n'ait pu être établi au sein des STP ou entre eux, il faut en revanche noter, de façon très intéressante, que des paires d'individus partageant le même haplotype sont retrouvés dans différents types de monuments correspondant à différentes périodes (fourchette chronologique étendue de 4 700 à 3 600 cal. BC). Nous pouvons donc proposer une utilisation de la nécropole sur le temps long, par des groupes présentant des affinités maternelles. Cela implique d'une part que le site est resté visible pendant des siècles, voire des millénaires (jusqu'à l'Âge du Bronze, sépulture 26-6), ainsi que le suggèrent les archéologues du site en le qualifiant de "nécropole de guerriers du passé". Cela implique d'autre part que ce sont les mêmes groupes, biologiquement liés, qui ont continué à utiliser ce lieu qui conserve ainsi une mémoire à la fois de la tradition locale et du groupe social et biologique. Si l'on considère une date antérieure à 4 000 cal. BC pour le dolmen 40, tel que le propose E. Ghesquière (comm. pers.), les deux individus partageant le même haplotype, l'un dans le dolmen (n°247), l'autre dans un STP (26-5), deviennent à peu près contemporains. Cela ouvre l'hypothèse d'un groupe biologiquement cohérent qui utiliserait différents types de monuments funéraires simultanément. La question de la différenciation sociale se pose alors en termes de structure individuelle monumentale vs dolmen collectif, qui pourraient refléter différents niveaux

sociaux. Les nouvelles dates attendues pour le monument 40 permettront sans doute d'alimenter cette discussion.

Malgré les différences culturelles et funéraires majeures existant entre ces régions, un point commun est à noter : on ne peut trouver d'organisation des sépultures dépendant directement des lignées maternelles dans les systèmes funéraires de ces groupes. Même si la nécropole d'Obernai présente une structuration de groupes qui montrent des différences maternelles, aucun de nos sites n'est structuré en fonction des lignées maternelles, de quelque façon que ce soit. Ces remarques rejoignent les précédentes sur le fonctionnement patrilocal de ces groupes : des femmes d'autres groupes aux origines différentes sont intégrées dans les groupes néolithiques, véhiculant ainsi une importante diversité mitochondriale. En revanche, les sites funéraires des groupes sont centrés surtout sur la figure masculine et structurés autour d'elle : visible à Fleury-sur-Orne, cette assertion ne peut être que supposée à Obernai et à Gurgy. De fait la structuration sociale de ces groupes, avec la prudence requise, peut être également considérée comme patriarcale et patrilocale. Encore une fois, la nécessité d'accéder aux données nucléaires se fait sentir. Celles-ci permettraient une vision globale de la constitution génétique des groupes et pourraient éclaircir de nombreuses questions qui restent actuellement sans réponse.

De façon générale, les données nucléaires, et en particulier celles du chromosome Y, pourraient apporter beaucoup d'informations supplémentaires et permettre d'approfondir la discussion sur de nombreux points quant à l'organisation spatiale, sociale et familiale de ces groupes et des nécropoles. Ici encore, nous mettons de grandes attentes dans l'approche paléogénomique qui pourra permettre de nombreux approfondissements dans la lecture de ces sites et du fonctionnement des communautés associées. Ceci étant dit, les données mitochondriales nous ont permis d'apporter un grand nombre d'éléments nouveaux, ainsi que nous venons de le détailler. Nous avons pris le parti de mobiliser de nombreux moyens d'analyse (analyses statistiques classiques, modélisation par coalescence, SIG) afin d'extraire un maximum du potentiel de ces données. Le résultat est probant : de nombreux éléments de discussion ont été fournis sur les groupes, leurs origines, leur organisation, leur fonctionnement. Ils permettent d'accéder à des éléments biologiques indétectables par d'autres moyens, même s'ils rendent parfois la lecture des sites plus complexe qu'elle ne l'est déjà, comme à Fleury-sur-Orne où la continuité repérée entre les différents types de monuments n'éclaircit pas pour autant le fonctionnement du site. L'accès à de nouvelles séries de vestiges néolithiques pourrait augmenter la connaissance de cette diversité culturelle et l'organisation des différents groupes du point de vue génétique, et mérite évidemment d'être poursuivi.

DISCUSSION

- Obtention de 88 haplogroupes et 63 haplotypes mitochondriaux (séquence HVR-I)
Taux de succès lié à l'anticipation des analyses paléogénétiques (conditions de prélèvement)
- Continuité maternelle claire entre les groupes du courant danubien et ceux du nord de la France → diffusion jusqu'à l'ouest de l'Europe (Centre Ouest ?) du pool néolithique
- Métissage des fermiers dérivant des deux courants de Néolithisation dans le Bassin parisien
- Métissage croissant des chasseurs-cueilleurs et des groupes néolithiques vers l'ouest de l'Europe
- Hypothèse d'un mode matrimonial patrilocal pour tous les groupes considérés → écho aux données archéologiques, isotopiques, ethnologiques
- Fonctionnement différent pour les deux nécropoles sans monument :
 - Obernai → structuration génétique perceptible au niveau archéologique
 - Gurgy → structuration génétique imperceptible au niveau archéologique
- Rôle majeur de la figure du chasseur/guerrier dans la structuration de la nécropole Cerny de Fleury-sur-Orne → indépendant des lignées maternelles / part visible de l'acculturation des Mésolithiques ?
- Grandes attentes dans l'analyse paléogénomique de nos vestiges

DISCUSSION

- 88 mitochondrial haplogroups and 63 haplotypes (HVR-I sequence) were obtained
Success rate linked to the anticipation of paleogenetic analyses (sampling conditions)
- Clear maternal continuity between Danubian groups and groups in northern France → diffusion as far as western Europe (west-central France ?) of the Neolithic gene pool
- Admixture of farmers from both Neolithisation waves in the Paris Basin
- Increasing admixture of hunter-gatherer and farmer groups towards western Europe
- Hypothesis of a patrilocal system for all analyzed groups → similar to archaeological, isotopic, ethnological data
- Necropolises without monuments functioned differently:
 - Obernai → genetic structure perceptible archaeologically
 - Gurgy → genetic structure imperceptible archaeologically
- Major role of the hunter/warrior figure in the structure of the Cerny necropolis at Fleury-sur-Orne → independent of maternal lineages / visible contribution from acculturated Mesolithic individuals?
- High expectations for future paleogenomic analyses

Conclusion et perspectives

L'objectif principal de notre travail était d'apporter les premières données paléogénétiques concernant les groupes néolithiques du territoire français, susceptibles de documenter les processus de néolithisation dans les différentes régions ciblées et au sein de différents groupes culturels. Cet objectif est pleinement rempli concernant les lignées mitochondriales avec l'obtention de 88 haplogroupes et de 63 séquences HVR-I complètes pour trois sites, Obernai, Gurgy "Les Noisats" et Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne", ainsi que d'une séquence partielle pour Germignac.

Nous voulions définir l'origine génétique des groupes considérés dans cette étude, issus de différentes cultures néolithiques françaises, par rapport aux deux courants de Néolithisation européens. Nous voulions également documenter les interactions entre les Néolithiques et les groupes de chasseurs-cueilleurs. Grâce à nos données et à la comparaison de celles-ci avec la base de données compilée de séquences mitochondriales anciennes, nous avons pu aboutir à différentes conclusions : (i) tout d'abord, le courant danubien, venu de l'est de l'Europe et influençant les cultures néolithiques du nord de la France, est également à l'origine du pool mitochondrial des groupes de ces régions. De l'Alsace (Obernai) au Centre Ouest (Germignac "Le Bois du Bourg"), en passant par le Bassin parisien (Gurgy "Les Noisats") et la Normandie (Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne"), la continuité maternelle entre groupes d'Europe centrale et nos groupes français s'observe de façon décroissante. (ii) Les deux courants de Néolithisation, venus l'un par l'Europe centrale, l'autre par les côtes méditerranéennes, se rejoignent selon les données archéologiques sur le territoire français. Les données mitochondriales obtenues pour les individus inhumés à Gurgy ont pointé un pool mitochondrial équidistant des pools de chacun de ces groupes de fermiers, suggérant par là même une constitution du pool de Gurgy mixte, issue d'une participation génétique équivalente des groupes dérivés des deux courants de Néolithisation. Les simulations par coalescence ont par ailleurs confirmé cette double participation génétique. (iii) Les données mitochondriales des trois sites regroupant un nombre de séquences suffisantes (Obernai, Gurgy et Fleury-sur-Orne) montrent un métissage croissant des fermiers et des chasseurs-cueilleurs vers l'ouest, alors que ce métissage est quasiment inexistant pour les périodes anciennes en Europe. Là encore, les simulations par coalescence confirment la participation des chasseurs-cueilleurs au pool génétique de Gurgy. Il semble que l'intégration des

chasseurs-cueilleurs, du moins des femmes, ait été plus précoce et peut-être plus rapide que plus à l'est sur le continent.

À l'échelle des sites, l'obtention d'un nombre conséquent de données a permis l'analyse des nécropoles avec un nouveau regard croisant données génétiques, biologiques et archéologiques. Ainsi à Obernai (Alsace), la configuration du site en trois zones distinctes trouve une résonance non seulement dans les données chronologiques et culturelles (Grossgartach *vs* Planig-Friedberg/Roessen), mais également dans les données mitochondriales puisqu'une discontinuité est perceptible entre les individus inhumés dans les différentes zones, confirmant l'utilisation du site par différents groupes biologiques. Leurs différences s'observent également dans la taille et la constitution du groupe, puisque les individus de l'ensemble Planig-Friedberg/Roessen présentent une plus forte structuration familiale. À Gurgy "Les Noisats", aucune corrélation n'a pu être mise en évidence quant à l'organisation de la nécropole entre données mitochondriales et archéologiques, alors que des origines diverses ont été démontrées au niveau des lignées maternelles : Néolithiques d'Europe centrale et d'Europe du sud et chasseurs-cueilleurs en des proportions relativement importantes. À Gurgy, les différentes ancestralités maternelles des individus sont donc indétectables au niveau de l'identité funéraire. À Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne", unique nécropole à monuments de notre étude, nous avons pu mettre en évidence une absence de liens maternels entre les individus inhumés dans les STP, ce qui n'est pas surprenant dans une société qui dédie d'immenses monuments à des hommes au statut de chasseurs/guerriers. Nous avons proposé un système patriarcal et patrilocal pour ce groupe. En revanche, nous avons pu démontrer une continuité maternelle entre individus de différents monuments (STP *vs* dolmen), sur le temps long (mille ans), ce qui implique que des groupes biologiquement liés aient utilisé ces différents monuments, avec sans doute des statuts sociaux différents impliquant des pratiques funéraires différentes à des périodes pourtant en partie contemporaines.

Une remarque générale s'est dégagée de nos conclusions, aucune organisation des sépultures ne dépend directement des lignées maternelles dans les systèmes funéraires de ces groupes. Nous avons proposé de façon globale pour l'ensemble de nos sites un fonctionnement social patrilocal, intégrant des femmes de groupes différents aux origines diverses, ce qui expliquerait l'importante diversité mitochondriale observée sur tous nos sites et les origines diverses des haplogroupes caractérisés. Cela s'observe notamment pour les chasseurs-cueilleurs qui sont visiblement intégrés de façon importante au sein des groupes néolithiques les plus à l'ouest. Cela fait également écho aux observations archéologiques, notamment à Fleury-sur-Orne où la figure masculine est particulièrement valorisée.

L'importante quantité de données obtenues dans ce travail est notoire. Il est indéniable que la mise en place en amont des projets a largement permis de tels résultats. De plus, le

cadre interdisciplinaire dans lequel nous avons travaillé a contribué à la bonne mise en œuvre de compétences variées et à leur participation dans l'aboutissement de notre étude. Une telle synergie demande à être poursuivie, pour toutes les collaborations que nous avons menées.

Différents prolongements de ce travail sont envisagés. En effet, les sites étudiés n'ont pas encore livré tous leurs secrets.

Tout d'abord, l'approche interdisciplinaire appliquée à la nécropole de Gurgy "Les Noisats", à l'origine dans le cadre du projet DHP ("Diversité biologique et culturelle de l'Homme de la fin de la Préhistoire à la Protohistoire", 2012-2014) dirigé par S. Rottier, est poursuivie par ses différents acteurs. Les analyses sont toujours en cours concernant les isotopes (mobilité et alimentation), ainsi que sur divers éléments archéologiques (parure...). À terme, le croisement de toutes les données obtenues dans les différents domaines (génétique, isotopes, microarchitecture dentaire, archéologie, anthropologie) permettra peut-être d'éclaircir enfin l'organisation et le fonctionnement de la nécropole, à l'image des études interdisciplinaires menées sur des sépultures du Néolithique récent en Allemagne (Haak *et al.* 2008) ou très récemment en Espagne (Alt *et al.* 2016).

Les analyses de modélisations par coalescence sont par ailleurs toujours en cours sur les données de Gurgy, avec l'équipe de M. Thomas et en particulier avec P. Gerbault (UCL). Dans le présent travail, nous avons mis en évidence qu'une continuité génétique était visible entre groupes fermiers des deux courants de Néolithisation européens et groupes de chasseurs-cueilleurs d'une part et Gurgy de l'autre. Nous cherchons désormais à quantifier plus précisément, par les nouvelles analyses en cours, la participation effective de chacun de ces groupes dans le pool mitochondrial de Gurgy (N=39 haplotypes). Ainsi, nous proposons de modéliser l'histoire démographique de l'Europe entre 40 000 ans cal. BP et 5 900 cal. BP (de même que dans les tests de continuité précédents) pour les trois groupes fondateurs de Gurgy : les chasseurs-cueilleurs, les Néolithiques d'Europe centrale et les Néolithiques d'Europe du sud. Pour cela, nous avons conservé les sous-groupes échantillonnés des modèles précédents, augmentés par les données des dernières publications. Nous proposons ensuite de simuler différents taux de participation de chacun de ces groupes à la constitution du pool de Gurgy afin de déterminer quels taux engendrent le pool mitochondrial le plus proche de celui observé (Figure 54). Les simulations sont donc actuellement en cours d'exécution et devraient prochainement nous fournir des résultats potentiellement propices à de nouvelles interprétations.

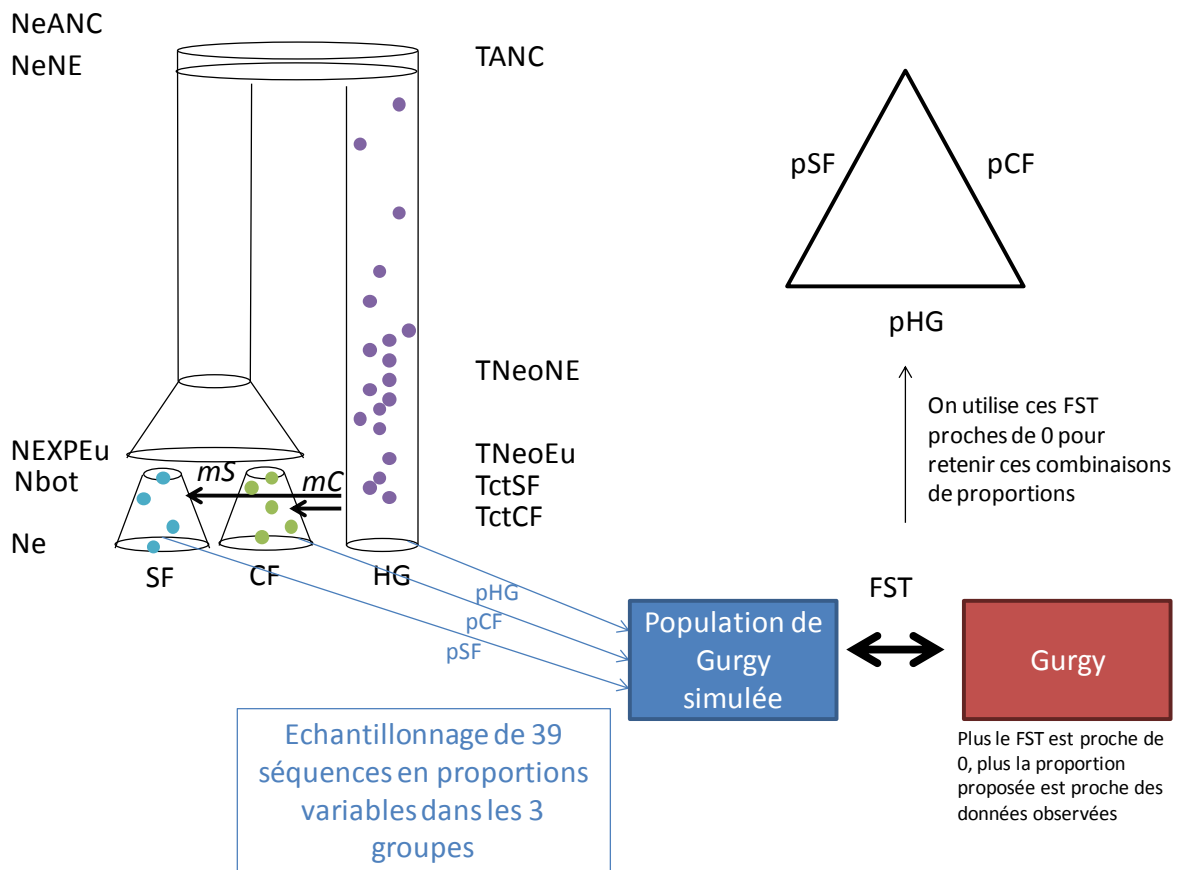


Figure 54. Schéma des modélisations par coalescence pour quantifier la participation de chaque groupe à la constitution du pool mitochondrial de Gurgy : chasseurs-cueilleurs (HG), Néolithique d'Europe centrale (CF) et d'Europe du sud (SF).

Ne = taille effective de population, T = temps, p = proportion, ANC = population ancestrale, EXP = expansion, bot = goulot d'étranglement, Neo = Néolithique, ct = contact, NE = Proche-Orient, Eu = Europe

La poursuite de l'étude de la nécropole de Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne" est également prévue dans la mesure où la portion encore non excavée du site doit être fouillée en 2016, livrant très probablement de nouvelles sépultures. Les vestiges osseux des fouilles anciennes (Desloges, années 1990 et 2000) devraient également nous parvenir dans le courant de l'année 2016. L'analyse de ces nouveaux échantillons permettra d'augmenter les données disponibles pour la nécropole et donnera peut-être de nouveaux éléments de réflexion quant à l'organisation et la relation des sépultures. Elle permettra peut-être également de préciser les questions de continuité génétique entre les différents types de monuments, ainsi que les relations chronologiques. Lorsque toutes les analyses paléogénétiques auront été menées sur le site de Fleury-sur-Orne, les résultats inédits obtenus pour ces sites funéraires exceptionnels pourront enfin être publiés.

La sépulture de Germignac va également faire l'objet de nouvelles analyses. En effet, un séquençage *Shotgun* est prévu dans le courant de l'année 2016 sur l'individu de Germignac. Il devrait permettre d'une part de tester l'authenticité de l'ADN humain extrait de cet échantillon, et si la conservation s'avère suffisante, de confirmer sa séquence mitochondriale et d'accéder peut-être à des fragments du génome nucléaire.

Nous avons souligné tout au long de ce travail la nécessité d'accéder à l'ADN nucléaire pour compléter ou préciser nos résultats. C'est un projet désormais en construction. Il consisterait en l'acquisition de données paléogénomiques sur des échantillons datés du Mésolithique au Néolithique moyen et recouvrant l'aire la plus large possible du territoire français. La méthode visée est celle utilisée dans les publications récentes de W. Haak et collègues (2015) ou I. Mathieson et collègues (2015). Dans ces travaux, en l'espace de quelques mois, le nombre de SNPs ciblés et capturés est passé d'environ 400 000 à plus de 1 200 000. Nous pourrions donc accéder à une information paléogénomique majeure sur un échantillon de vestiges humains archéologiques n'ayant encore jamais bénéficié de tels moyens. Le présent travail a déjà démontré la très bonne conservation de l'ADN ancien dans de nombreuses régions. Nous aimerions élargir cette approche à des aires géographiques encore non documentées, notamment la moitié sud de la France, qui montre cependant des indices d'une moins bonne conservation (cas de Loriol-sur-Drôme), sans doute due en partie à un climat plus sec/chaud. L'objectif du projet est double. Dans un premier temps il devrait documenter de façon inédite le pool génétique des chasseurs-cueilleurs français. Nous pourrions ainsi élargir les connaissances sur ces groupes et leurs interactions à l'échelle européenne, mais également préciser la part d'héritage de ces groupes au sein des communautés de fermiers s'installant sur le territoire français. Dans un second temps, l'objectif serait de documenter la diversité génétique néolithique d'Europe de l'ouest à trois niveaux : individuel, local et régional. Au niveau individuel, les données paléogénomiques devraient permettre de discuter de l'origine et de l'histoire de chaque individu (par rapport aux données déjà disponibles à l'échelle européenne), ainsi que de ses caractéristiques biologiques (sexe, phénotype). Au niveau local, la caractérisation des lignées paternelles et des potentiels liens de parenté entre défunts devrait apporter un regard neuf sur la constitution et le fonctionnement des sites funéraires et des communautés associées. Au niveau régional, enfin, l'acquisition des premières données paléogénomiques pour l'ouest de l'Europe devraient participer de façon majeure aux discussions concernant les déplacements de groupes néolithiques et leurs interactions avec les chasseurs-cueilleurs, et ce, en fonction des différents marqueurs (ADN mitochondrial, chromosome Y, marqueurs autosomaux).

Nous espérons ainsi que toutes les hypothèses d'ordre social proposées dans ce travail, à savoir les groupes au fonctionnement social patrilocal, une organisation des nécropoles selon un schéma patriarcal, l'intégration plus importante à l'ouest de l'Europe des femmes chasseurs-cueilleurs, pourront être discutées au regard de données inédites et de nombreux nouveaux arguments.

Bibliographie

- ACHILLI A, RENGO C, MAGRI C, BATTAGLIA V, OLIVIERI A, SCOZZARI R ET AL.** 2004. The molecular dissection of mtDNA haplogroup H confirms that the Franco-Cantabrian glacial refuge was a major source for the European gene pool. *American Journal of Human Genetics* 75(5). p 910-918.
- ADACHI N, SHINODA KI, UMETSU K, ET MATSUMURA H.** 2009. Mitochondrial DNA analysis of Jomon skeletons from the Funadomari site, Hokkaido, and its implication for the origins of Native American. *American Journal of Physical Anthropology* 138(3). p 255-265.
- ADLER C, HAAK W, DONLON D, COOPER A, ET CONSORTIUM G.** 2011. Survival and recovery of DNA from ancient teeth and bones. *Journal of Archaeological Science* 38(5). p 956-964.
- ALLENTOFT ME, SIKORA M, SJÖGREN K-G, RASMUSSEN S, RASMUSSEN M, STENDERUP J ET AL.** 2015. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature* 522(7555). p 167-172.
- ALT KW, ZESCH S, GARRIDO-PENA R, KNIPPER C, SZÉCSÉNYI-NAGY A, ROTH C ET AL.** 2016. A Community in Life and Death: The Late Neolithic Megalithic Tomb at Alto de Reinoso (Burgos, Spain). *PLoS One* 11(1). p e0146176.
- AMMERMAN AJ, ET CAVALLI-SFORZA LL.** 1971. Measuring the Rate of Spread of Early Farming in Europe. *Man* 6(4). p 674-688.
- AMMERMAN AJ, ET CAVALLI-SFORZA LL.** 1984. *The Neolithic transition and the genetics of populations in Europe*: Princeton University Press Princeton. 176 p.
- ANDERSON S, BANKIER AT, BARRELL BG, DE BRUIJN M, COULSON AR, DROUIN J ET AL.** 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Cell* 26(2). p 167-180.
- ANDREWS RM, KUBACKA I, CHINNERY PF, LIGHTOWLERS RN, TURNBULL DM, ET HOWELL N.** 1999. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature genetics* 23(2). p 147-147.
- ANTHONY DW.** 1995. Horse, wagon & chariot: Indo-European languages and archaeology. *Antiquity* 69(264). p 554-565.
- AUGEREAU A.** 1996. Première approche de l'évolution de l'industrie du silex du V e au IV e millénaire avant Jésus-Christ dans le sud-est du Bassin parisien. *Bulletin de la Société préhistorique française* 93(2). p 225-233.
- AUGEREAU A.** 2004. *L'industrie du silex du Ve au IVe millénaire dans le Sud-Est du Bassin Parisien. Rubané, Villeneuve-Saint-Germain, Cerny et Groupe de Noyen*. Paris: Ed. de la Maison des sciences de l'homme. 97. 220 p.

- AUGEREAU A, ET CHAMBON P.** 2011. *Les occupations néolithiques de Macherin à Monéteau (Yonne)*. Paris: Société préhistorique française. Collection Mémoires, 53. 431 p.
- BAILLOUD G.** 1971. Le Néolithique danubien et le Chasséen dans le Nord et le Centre de la France. *Die Anfänge des Neolithikums vom Orient bis Nordeuropa Fundamenta, VI* 201. p 201-245.
- BAILLOUD G.** 1974. *Le Néolithique dans le Bassin parisien*: Éditions du Centre national de la recherche scientifique. réédition de 1964. 443 p.
- BAKELS C.** 1982. Der Mohn, die Linearbandkeramik und das westliche Mittelmeergebiet. *Archäologisches Korrespondenzblatt Mainz* 12(1). p 11-13.
- BAKELS C.** 1996. Fruits and seeds from the Linearbandkeramik settlement at Meindling, Germany, with special reference to Papaver somniferum. *Analecta* 25. p 55-68.
- BAKELS C.** 2014. The first farmers of the Northwest European Plain: some remarks on their crops, crop cultivation and impact on the environment. *Journal of Archaeological Science* 51. p 94-97.
- BANDELT H-J, FORSTER P, SYKES BC, ET RICHARDS MB.** 1995. Mitochondrial portraits of human populations using median networks. *Genetics* 141(2). p 743-753.
- BANDELT H-J, FORSTER P, ET RÖHL A.** 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1). p 37-48.
- BÁNFFY E.** 2000. The late Starčevo and the earliest Linear Pottery groups in western Transdanubia. *Documenta Praehistorica* 27. p 173-185.
- BANKS WE, ANTUNES N, RIGAUD S, ET D'ERRICO F.** 2013. Ecological constraints on the first prehistoric farmers in Europe. *Journal of Archaeological Science* 40(6). p 2746-2753.
- BARAY L, ET BOULESTIN B.** 2010. *Morts anormaux et sépultures bizarres. Les dépôts humains en fosses circulaires ou en silos du Néolithique à l'âge du Fer. Actes de la table ronde interdisciplinaire de Sens, 29 mars - 1er avril 2006*: Editions universitaires de Dijon. 236 p.
- BARKER G.** 2006. *The Agricultural Revolution in Prehistory: Why did Foragers become Farmers?* Oxford: Oxford University Press. 598 p.
- BAUDAIS D, GATTO E, GISDON J, ET SAINTOT S.** 2007. Coffres en pierre—coffres en bois: la nécropole Néolithique moyen de Genevray (Thonon-les-Bains, Haute Savoie, France). In: MOINAT P, ET CHAMBON P, (eds). *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental Actes du Colloque de Lausanne, 12 et 13 mai 2006*: Cahiers d'archéologie romande et Société préhistorique française. p 155-176.
- BEECHING A, VITAL J, ET DAL-PRA G.** 1985. La terrasse de la Brégoule à Soyons (Ardèche). Une séquence majeure pour la Préhistoire rhodanienne. *Ardèche Archéologie Les Vans* 2. p 4-12.
- BEECHING A.** 1991. *Sépultures, territoire et société dans le Chasséen méridional. L'exemple du bassin rhodanien*. In: BEECHING A, BINDER D, BLANCHET J-C, CONSTANTIN C, DUBOULOZ J, MARTINEZ R ET AL. , (eds). *Identité du Chasséen Actes du Colloque International de Nemours 1989: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*. p 327-341.

- BEECHING A, BINDER D, BLANCHET J-C, CONSTANTIN C, DUBOULOZ J, MARTINEZ R ET AL.** 1991. *Identité du Chasséen. Actes du Colloque International de Nemours 1989: Mémoires du Musée de Préhistoire d'Ile de France.* 4. 428 p.
- BEECHING A, ET CRUBEZY E.** 1998. Les sépultures chasséennes de la vallée du Rhône. In: GUILAINE J, (ed). *Sépultures d'Occident et genèses des mégalithismes (9000-3500 avant notre ère)* Paris: Séminaire du Collège de France. Editions Errance. p 147-164.
- BEECHING A.** 2003. Organisation spatiale et symbolique du rituel funéraire chasséen en moyenne vallée du Rhône: première approche. In: CHAMBON P, ET LECLERC J, (eds). *Les pratiques funéraires néolithiques avant 3500 av J-C en France et dans les régions limitrophes.* Paris: Mémoires de la Société préhistorique française. 33. p 231-239.
- BEECHING A.** 2007. *L'affaire "Chamblandes" : ramifications chrono-culturelles et géographiques du dossier.* In: MOINAT P, ET CHAMBON P, (eds). Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental. Actes du colloque de Lausanne, 12 et 13 mai 2006: Cahiers d'archéologie romande et Société préhistorique française. p 69-74.
- BEJA-PEREIRA A, LUIKART G, ENGLAND PR, BRADLEY DG, JANN OC, BERTORELLE G ET AL.** 2003. Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature genetics* 35(4). p 311-313.
- BELFER-COHEN A, ET BAR-YOSEF O.** 2000. Early Sedentism in the Near East: a bumpy ride to village life. In: KUIJT I, (ed). *Life in Neolithic Farming Communities: Social Organization, Identity, and Differentiation.* New York: Plenum Press. p 19-37.
- BELLE EM, LANDRY P-A, ET BARBUJANI G.** 2006. Origins and evolution of the Europeans' genome: evidence from multiple microsatellite loci. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273(1594). p 1595-1602.
- BELLWOOD P.** 2001. Early agriculturalist population diasporas? Farming, languages, and genes. *Annual Review of Anthropology* 30. p 181-207.
- BELLWOOD P, ET OXENHAM M.** 2008. The expansions of farming societies and the role of the Neolithic demographic transition. In: BOCQUET-APPEL J-P, ET BAR-YOSEF O, (eds). *The Neolithic demographic transition and its consequences:* Springer. p 13-34.
- BENAZZI S, DOUKA K, FORNAI C, BAUER CC, KULLMER O, SVOBODA J ET AL.** 2011. Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. *Nature* 479(7374). p 525-528.
- BENAZZI S, SLON V, TALAMO S, NEGRINO F, PERESANI M, BAILEY SE ET AL.** 2015. The makers of the Protoaurignacian and implications for Neandertal extinction. *Science* 348(6236). p 793-796.
- BENTLEY RA.** 2007. Mobility, specialisation and community diversity in the Linearbandkeramik: isotopic evidence from the skeletons. *Proceedings of the British Academy* 144. p 117-140.
- BENTLEY RA, BICKLE P, FIBIGER L, NOWELL GM, DALE CW, HEDGES REM ET AL.** 2012. Community differentiation and kinship among Europe's first farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(24). p 9326-9330.
- BEYNEIX A.** 1997. Les sepultures chasséennes du sud de la France / Las sepulturas Chasseenses del sur de Francia. *Zephyrus: Revista de prehistoria y arqueología* 50. p 125-178.

- BEYNEIX A.** 2007. Les comportements funéraires au Néolithique en France méridionale : une vue d'ensemble. *L'anthropologie* 111(1). p 68-78.
- BEYNEIX A.** 2008. Mourir au Néolithique ancien en France méditerranéenne. *L'anthropologie* 112(4). p 641-660.
- BINDER D, BROCHIER EJ, DUDAY H, HELMER D, MARINVAL P, THIEBAULT S ET AL.** 1993. L'abri Pendimoun à Castellar (Alpes-Maritimes). Nouvelles données sur le complexe culturel de la céramique imprimée méditerranéenne dans son contexte stratigraphique. *Gallia préhistoire* 35(1). p 177-251.
- BINDER D.** 2000. Mesolithic and Neolithic interaction in southern France and northern Italy: new data and current hypotheses. In: PRICE TD, (ed). *Europe's first farmers*. Cambridge: Cambridge University Press. p 117-143.
- BINDER D, ET MAGGI R.** 2001. Le Néolithique ancien de l'arc liguro-provençal. *Bulletin de la Société préhistorique française* 98(3). p 411-422.
- BINDER D, ET SENEPART I.** 2010. La séquence de l'Impresso-Cardial de l'abri Pendimoun et l'évolution des assemblages céramiques en Provence. In: MANEN C, CONVERTINI F, BINDER D, ET SENEPART I, (eds). *Premières sociétés paysannes de Méditerranée occidentale: Structures des productions céramiques*: Société préhistorique française. LI. p 149-167.
- BOCQUET-APPEL J-P.** 2002. Paleoanthropological Traces of a Neolithic Demographic Transition. *Current Anthropology* 43(4). p 637-650.
- BOCQUET-APPEL J-P, NAJI S, VANDER LINDEN M, ET KOZLOWSKI JK.** 2009. Detection of diffusion and contact zones of early farming in Europe from the space-time distribution of 14C dates. *Journal of Archaeological Science* 36(3). p 807-820.
- BOGUCKI P.** 2000. How agriculture came to north-central Europe. In: PRICE TD, (ed). *Europe's first farmers*: Cambridge University Press. p 197-218.
- BOLLONGINO R, TRESSET A, ET VIGNE J-D.** 2008. Environment and excavation: Pre-lab impacts on ancient DNA analyses. *Comptes Rendus Palevol* 7(2). p 91-98.
- BOLLONGINO R, NEHLICH O, RICHARDS MP, ORSCHIEDT J, THOMAS MG, SELL C ET AL.** 2013. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. *Science* 342(6157). p 479-481.
- BONNARDIN S.** 2009. *La parure funéraire au Néolithique ancien dans les bassins parisien et rhénan: Rubané, Hinkelstein et Villeneuve-Saint-Germain*: Société préhistorique française. XLIX. 322 p.
- BORIĆ D, ET PRICE TD.** 2013. Strontium isotopes document greater human mobility at the start of the Balkan Neolithic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(9). p 3298-3303.
- BOUDADI-MALIGNE M, ET ESCARGUEL G.** 2014. A biometric re-evaluation of recent claims for Early Upper Palaeolithic wolf domestication in Eurasia. *Journal of Archaeological Science* 45. p 80-89.
- BOUJOT C, CRUBEZY E, ET DUDAY H.** 1991. L'identité du Chasséen à travers les structures et pratiques funéraires. In: BEECHING A, BINDER D, BLANCHET J-C, CONSTANTIN C, DUBOULOZ J, MARTINEZ R ET AL. , (eds). *Identité du Chasséen Actes du Colloque International de Nemours 1989*: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France. p 413-420.

- BOUWMAN AS, CHILVERS ER, BROWN KA, ET BROWN TA.** 2006. Identification of the authentic ancient DNA sequence in a human bone contaminated with modern DNA. *American Journal of Physical Anthropology* 131(3). p 428-431.
- BRAMANTI B.** 2008. Ancient DNA: Genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. *Anthropologie* 46(2-3). p 153-160.
- BRAMANTI B, THOMAS MG, HAAK W, UNTERLAENDER M, JORES P, TAMBETS K ET AL.** 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science* 326(5949). p 137-140.
- BRANDT G, HAAK W, ADLER CJ, ROTH C, SZÉCSÉNYI-NAGY A, KARIMNIA S ET AL.** 2013. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science* 342(6155). p 257-261.
- BRANDT G, KNIPPER C, NICKLISCH N, GANSLMEIER R, KLAMM M, ET ALT K.** 2014a. Settlement burials at the Karsdorf LBK site, Saxony-Anhalt, Germany: biological ties and residential mobility. In: WHITTLE A, ET BICKLE P, (eds). *Early Farmers: The View from Archaeology and Science: Proceedings of British Academy*. 198. p 95-114.
- BRANDT G, SZÉCSÉNYI-NAGY A, ROTH C, ALT KW, ET HAAK W.** 2014b. Human paleogenetics of Europe. The known knowns and the known unknowns. *Journal of human evolution* 79. p 73-92.
- BRIGGS AW, STENZEL U, MEYER M, KRAUSE J, KIRCHER M, ET PÄÄBO S.** 2010. Removal of deaminated cytosines and detection of in vivo methylation in ancient DNA. *Nucleic Acids Research* 38(6). p e87-e87.
- BROTHERTON P, HAAK W, TEMPLETON J, BRANDT G, SOUBRIER J, ADLER CJ ET AL.** 2013. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. *Nature communications* 4. p 1764.
- BROWN T, ET BROWN K.** 2011. *Biomolecular Archaeology, An Introduction*: John Wiley and Sons. 312 p.
- BRUZEK J.** 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *American Journal of Physical Anthropology* 117(2). p 157-168.
- BURGER J, KIRCHNER M, BRAMANTI B, HAAK W, ET THOMAS MG.** 2007. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(10). p 3736-3741.
- CARAMELLI D, LALUEZA-FOX C, VERNESI C, LARI M, CASOLI A, MALLEGNI F ET AL.** 2003. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(11). p 6593-6597.
- CARAMELLI D, MILANI L, VAI S, MODI A, PECCHIOLI E, GIRARDI M ET AL.** 2008. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PLoS One* 3(7). p e2700.
- CASSEN S.** 1993. Le Néolithique le plus ancien de la façade atlantique de la France. *Munibe Ciencias naturales* 45. p 119-131.
- CASSEN S, MARCHAND G, MENANTEAU L, POISSONNIER B, CADOT R, ET VIAU Y.** 1999. Néolithisation de la France de l'Ouest: Témoignages Villeneuve-Saint-Germain, Cerny et Chambon sur la Loire angevine et atlantique. *Gallia préhistoire* 41(1). p 223-248.

- CAUVIN J.** 1974. Les débuts de la céramique sur le Moyen-Euphrate: nouveaux documents. *Paléorient* 2(1). p 199-205.
- CAUWE N.** 1998. Sépultures collectives du Mésolithique au Néolithique. In: **GUILAINE J.**, (ed). *Sépultures d'Occident et genèses des mégalithismes (9000-3500 avant notre ère)*. Paris: Editions Errance. p 11-26.
- CAUWE N, DOLUKHANOV P, KOZLOWSKI P, ET VAN BERG P-L.** 2007. *Le Néolithique en Europe*: Armand Colin.
- CAVALLI-SFORZA LL, MENOZZI P, ET PIAZZA A.** 1994. *The history and geography of human genes*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 541 p.
- CAVALLI-SFORZA LL, ET MINCH E.** 1997. Paleolithic and Neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool. *American Journal of Human Genetics* 61(1). p 247-254.
- CHAMBON P.** 1997. La nécropole de Balloy Les Réaudins: approche archéo-anthropologique. In: **CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D.**, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France. p 489-498.
- CHAMBON P, ET LECLERC J.** 2003. *Les pratiques funéraires néolithiques avant 3500 av. J.C. en France et dans les régions limitrophes. Table ronde SPF (Saint Germain-en-Laye, 2001)*. Paris: Société Préhistorique Française. Mémoire 33. 333 p.
- CHAMBON P.** 2003. Revoir Passy à la lumière de Balloy: les nécropoles monumentales Cerny du bassin Seine-Yonne. *Bulletin de la Société préhistorique française* 100(3). p 505-515.
- CHAMBON P.** 2007. Des Chamblandes au centre de la France ? In: **MOINAT P, ET CHAMBON P.**, (eds). *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental Actes du colloques de Lausanne, 12 et 13 mai 2006*: Cahiers d'archéologie romande et Société préhistorique française. p 75-89.
- CHAMBON P, ET PETILLON J-M.** 2009. Des chasseurs Cerny? *Bulletin de la Société préhistorique française* 106(4). p 761-783.
- CHANCEREL A, ET BILLARD C.** 1991. Le chasséen en Normandie. In: **BEECHING A, BINDER D, BLANCHET J-C, CONSTANTIN C, DUBOULOZ J, MARTINEZ R ET AL.**, (eds). *Identité du Chasséen Actes du Colloque International de Nemours 1989*: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France. 4. p 165-173.
- CHANCEREL A, DESLOGES J, DRON J-L, ET SAN JUAN G.** 1992. Le début du Néolithique en Basse-Normandie. *Revue archéologique de l'Ouest Supplément*(5). p 153-173.
- CHANCEREL A, GHESQUIERE E, LEPAUMIER H, FORFAIT N, ET LECLERC G.** 1995. Nouvelles implantations du groupe de Villeneuve-Saint-Germain en Basse-Normandie. *Revue archéologique de l'Ouest Supplément*(7). p 43-56.
- CHANCEREL A, MARCIGNY C, GHESQUIERE E, VERRON G, DUPRET L, ET LE GALL J.** 1996. Le site Néolithique moyen II des " Treize Vents " à Herqueville (Manche). *Bulletin de la Société préhistorique française* 93(2). p 241-248.
- CHANCEREL A, ET DESLOGES J.** 1998. Les sépultures pré-mégalithiques de Basse-Normandie. In: **GUILAINE J.**, (ed). *Sépultures d'Occident et genèses des mégalithismes (9000-3500 avant notre ère)*. Paris: Séminaire du Collège de France. Editions Errance. p 91-106.

- CHANDLER H, SYKES B, ET ZILHÃO J.** 2005. *Using ancient DNA to examine genetic continuity at the Mesolithic-Neolithic transition in Portugal*. In: ARIAS P, ONTAÑÓN R, ET GARCIA-MONCO C, (eds). *Actas del III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica*. Santander, 5 a 8 de octubre de 2003: Monografías del Instituto Internacional de Investigaciones Pehistóricas de Cantabria. p 781-786.
- CHIKHI L, DESTRO-BISOL G, BERTORELLE G, PASCALI V, ET BARBUJANI G.** 1998. Clines of nuclear DNA markers suggest a largely Neolithic ancestry of the European gene pool. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95(15). p 9053-9058.
- CHILDE VG.** 1925. *The Dawn of European Civilization*. London: Kegan Paul. 674. 328 p.
- CHILDE VG.** 1936. *Man makes himself*. London: Gordon.
- CHILDE VG.** 1958. *The prehistory of European society*: Spokesman Books.
- CONSTANTIN C.** 1986. La séquence des cultures à céramique dégraissée à l'os. Néolithique du Bassin parisien et du Hainaut. In: DEMOULE J-P, ET GUILAINE J, (eds). *Le Néolithique en France Hommage à Gérard Bailloud*. Paris: Picard. p 113-127.
- CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D.** 1997. *La culture de Cerny. Nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique. Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France. 6. 740 p.
- CONSTANTIN C.** 1997a. Du groupe de Villeneuve-Saint-Germain à la Culture de Cerny. La céramique. In: CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France. 6. p 65-71.
- CONSTANTIN C.** 1997b. Le Cerny-Sud: Suite et fin. In: CONSTANTIN C, MORDANT C, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France. p 187-194.
- CONSTANTIN C, ET VACHARD D.** 2004. Anneaux d'origine méridionale dans le Rubané récent du Bassin parisien. *Bulletin de la Société préhistorique française* 101(1). p 75-83.
- COOPER A, ET POINAR HN.** 2000. Ancient DNA: Do It Right or Not at All. *Science* 289(5482). p 1139.
- CORDIER F, FERBER F, GEREZ J, GLEIZE Y, MOULIN B, ET SAINTOT S.** 2012. *Loriol-sur-Drôme, Drôme, Rhône-Alpes. Le Clos Chauvin, lotissement "Les Pierres Blanches 2"*: Rapport d'achéologie préventive. Inrap Rhône-Alpes / Auvergne.
- COSTE N, DUDAY H, ET GUTHERZ X.** 1987. Les sépultures de la baume Bourbon à Cabrières, Gard. In: GUILAINE J, COURTIN J, ROUDIL J, ET VERNET J, (eds). *Premières communautés paysannes en Méditerranée occidentale Colloque international du CNRS, Montpellier, avril 1983*. Paris: Éd. du CNRS. p 497-505.
- COURTIN J.** 2000. *Les premiers paysans du Midi*: La Maison des Roches. 1285.
- CROMBÉ P.** 2009. Early pottery in hunter-gatherer societies of Western Europe. In: JORDAN P, ET ZVELEBIL M, (eds). *Ceramics before Farming The Dispersal of Pottery Among Prehistoric Eurasian Hunter-Gatherers*. p 477-498.
- CUCCHI T, ET VIGNE J-D.** 2006. Origin and diffusion of the house mouse in the Mediterranean. *Human Evolution* 21(2). p 95-106.

- CUMMINGS V, JORDAN P, ET ZVELEBIL M.** 2014. *The Oxford Handbook of the Archaeology and Anthropology of Hunter-gatherers*: Oxford University Press. 1330 p.
- CURRAT M, ET EXCOFFIER L.** 2005. The effect of the Neolithic expansion on European molecular diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272(1564). p 679-688.
- DE LA RUA C, IZAGIRRE N, ALONSO S, ET HERVELLA M.** 2015. Ancient DNA in the Cantabrian fringe populations: A mtDNA study from Prehistory to Late Antiquity. *Quaternary International* 364. p 306-311.
- DEGUILLOUX M-F, SOLER L, PEMONGE M-H, SCARRE C, JOUSSAUME R, ET LAPORTE L.** 2010. News from the west: Ancient DNA from a French megalithic burial chamber. *American Journal of Physical Anthropology* 144(1). p 108-118.
- DEGUILLOUX M-F, RICAUD S, LEAHY R, ET PEMONGE M-H.** 2011. Analysis of ancient human DNA and primer contamination: one step backward one step forward. *Forensic science international* 210(1). p 102-109.
- DEGUILLOUX M-F, LEAHY R, PEMONGE M-H, ET ROTTIER S.** 2012. European Neolithization and Ancient DNA: An Assessment. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 21(1). p 24-37.
- DELSATE D, GUINET JM, ET SAVERWYNS S.** 2009. De l'ocre sur le crâne mésolithique (haplogroupe U5a) de Reuland-Loschbour (Grand-Duché de Luxembourg). *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise* 31. p 7-30.
- DEMOULE J-P, ET LICHARDUS-ITTEN M.** 2001. Kovačevo (Bulgarie), un établissement du Néolithique le plus ancien des Balkans. In: GUILAINE J, (ed). *Communautés villageoises du Proche-Orient à l'Atlantique (8000-2000 avant notre ère) Séminaire du Collège de France*. Paris: Editions Errance. p 85-99.
- DENAIRE A.** 2009. *Le Néolithique moyen du sud de la plaine du Rhin supérieur et du nord de la Franche-Comté. Les cultures de Hinkelstein, Grossgartach et Roessen au travers de leur production céramique*. Strasbourg: Université de Strasbourg. 655 p.
- DENAIRE A, DOPPLER T, NICOD P-Y, ET VAN WILLIGEN S.** 2011. Espaces culturels, frontières et interactions au 5ème millénaire entre la plaine du Rhin supérieur et les rivages de la Méditerranée. *Annuaire d'archéologie suisse* 94. p 21-59.
- DENAIRE A.** 2011. *Chronologie absolue de la séquence Hinkelstein-Grossgartach-Roessen-Bischheim dans le sud de la plaine du Rhin supérieur et le nord de la Franche-Comté à la lumière des dernières données*. In: DENAIRE A, JEUNESSE C, ET LEFRANC P, (eds). *Nécropole et enceintes danubiennes du Ve millénaire dans le Nord-Est de la France et le Sud-Ouest de l'Allemagne Actes de la table ronde internationale de Strasbourg organisée par l'UMR 7044 (CNRS et Université de Strasbourg)*. p 9-30.
- DER SARKISSIAN C, BALANOVSKY O, BRANDT G, KHARTANOVICH V, BUZHILOVA A, KOSHEL S ET AL.** 2013. Ancient DNA reveals prehistoric gene-flow from Siberia in the complex human population history of North East Europe. *PLoS genetics* 9(2). p e1003296.
- DESIDERI J, ET BESSE M.** 2009. Les rituels funéraires néolithiques de la Haute Vallée du Rhône (Valais, Suisse). In: BOËTSCH G, SIGNOLI M, ET TZÖRTZIS S, (eds). *La mort en montagne: anthropologie des populations alpines Xe Universités européennes d'été (Vallouise, 2007) Université de la Méditerranée, Aix-en-Provence*. p 23-38.

- DESLOGES J.** 1997. Les premières architectures funéraires de Basse-Normandie. In: CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France. 6. p 515-539.
- DI BENEDETTO G, NASIDZE IS, STENICO M, NIGRO L, KRINGS M, LANZINGER M ET AL.** 2000. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. *European Journal of Human Genetics* 8(9). p 669-677.
- DIAMOND J, ET BELLWOOD P.** 2003. Farmers and their languages: the first expansions. *Science* 300(5619). p 597-603.
- DIAZ N, SOLORZANO E, MONTIEL R, GARCIA C, YAÑEZ C, ET MALGOSA A.** 2004. Détermination génétique de l'individu Néolithique de Segudet (Ordino), les restes humains les plus anciens d'Andorre. *Anthropo* 7. p 39-44.
- DUBOULOZ J.** 2003. Datation absolue du premier Néolithique du Bassin parisien: complément et relecture des données RRBP et VSG. *Bulletin de la Société préhistorique française* 100(4). p 671-689.
- DUHAMEL P, FONTON M, ET CARRE H.** 1997. *La nécropole monumentale Cerny de Passy (Yonne): description d'ensemble et problèmes d'interprétation*. In: CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloques International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France. p 397-448.
- DUHAMEL P, ET PRESTEAU M.** 1997. Emergence, développement et contacts de la société Cerny en bassin d'Yonne: Point des connaissances et voies de recherche. In: CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*: Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France 6. p 111-134.
- ERMINI L, OLIVIERI C, RIZZI E, CORTI G, BONNAL R, SOARES P ET AL.** 2008. Complete mitochondrial genome sequence of the Tyrolean Iceman. *Current Biology* 18(21). p 1687-1693.
- ESHED V, GOPHER A, GAGE TB, ET HERSHKOVITZ I.** 2004. Has the transition to agriculture reshaped the demographic structure of prehistoric populations? New evidence from the Levant. *American Journal of Physical Anthropology* 124(4). p 315-329.
- ESHLEMAN J, ET SMITH DG.** 2001. Use of DNase to eliminate contamination in ancient DNA analysis. *Electrophoresis* 22(20). p 4316-4319.
- EVERSHED RP, PAYNE S, SHERRATT AG, COPLEY MS, COOLIDGE J, UREM-KOTSU D ET AL.** 2008. Earliest date for milk use in the Near East and southeastern Europe linked to cattle herding. *Nature* 455(7212). p 528-531.
- EXCOFFIER L, LAVAL G, ET SCHNEIDER S.** 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1. p 47.
- EXCOFFIER L, ET LISCHER HE.** 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources* 10(3). p 564-567.

- EXCOFFIER L, ET FOLL M.** 2011. Fastsimcoal: a continuous-time coalescent simulator of genomic diversity under arbitrarily complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics* 27(9). p 1332-1334.
- FELIU C, GRISELIN S, LEFRANC P, SCHNEIDER N, GIRARD P, ET LEYENBERGER C.** 2016. *Obernai (Bas-Rhin), Parc d'activités économiques intercommunal : 6000 ans d'histoire au pied du Mont Sainte-Odile; volume 2, mobilier paléolithique et occupations néolithiques. Rapport de fouilles préventives.* Dijon: Inrap Grand Est Sud.
- FERNANDEZ E, PEREZ-PEREZ A, GAMBA C, PRATS E, CUESTA P, ANFRUNS J ET AL.** 2014. Ancient DNA Analysis of 8000 B.C. Near Eastern Farmers Supports an Early Neolithic Pioneer Maritime Colonization of Mainland Europe through Cyprus and the Aegean Islands. *PLoS Genet* 10(6). p e1004401.
- FOLEY SF, GRONENBORN D, ANDREA MO, KADEREIT JW, ESPER J, SCHOLZ D ET AL.** 2013. The Palaeoanthropocene—the beginnings of anthropogenic environmental change. *Anthropocene* 3. p 83-88.
- FORT J.** 2015. Demic and cultural diffusion propagated the Neolithic transition across different regions of Europe. *Journal of The Royal Society Interface* 12(106). p 20150166.
- FORTUNATO L, ET JORDAN F.** 2010. Your place or mine? A phylogenetic comparative analysis of marital residence in Indo-European and Austronesian societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1559). p 3913-3922.
- FU Q, MITTNIK A, JOHNSON PHILIP LF, BOS K, LARI M, BOLLONGINO R ET AL.** 2013. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology* 23(7). p 553-559.
- GABRIEL MN, HUFFINE EF, RYAN JH, HOLLAND MM, ET PARSONS TJ.** 2001. Improved MtDNA sequence analysis of forensic remains using a "mini-primer set" amplification strategy. *Journal of Forensic Sciences* 46(2). p 247-253.
- GAILLARD J, TABORIN Y, GOMEZ J, LE ROUX C, RIQUET R, ET GILBERT A.** 1984. La tombe néolithique de Germignac (Charente-Maritime). *Gallia Préhistoire Paris* 27(1). p 97-119.
- GALLAY A.** 2007. *Cistes de type Chamblandes: 15 ans de recherches, quels progrès?* In: MOINAT P, ET CHAMBON P, (eds). *Les cistes de Chamblandes et le place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental Actes du colloque de Lausanne, 12 et 13 mai 2006: Cahiers d'archéologie romande et Société préhistorique française.* p 337-348.
- GAMBA C, FERNANDEZ E, TIRADO M, DEGUILLOUX MF, PEMONGE MH, UTRILLA P ET AL.** 2012. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology* 21(1). p 45-56.
- GAMBA C, JONES ER, TEASDALE MD, MCLAUGHLIN RL, GONZALEZ-FORTES G, MATTIANGELI V ET AL.** 2014. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nature communications* 5(5257).
- GAMBLE C.** 1982. Interaction and alliance in Palaeolithic society. *Man* 17. p 92-107.
- GATTO E, ET GISCLON J.** 2007. La gestion de l'espace sépulcral dans les coffres de Genevray (Thonon-les-Bains, Haute-Savoie, France). In: MOINAT P, ET CHAMBON P, (eds). *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du*

- Néolithique moyen occidental*: Cahiers d'archéologie romande et Société préhistorique française. p 177-194.
- GHSQUIERE E, MARCIGNY C, GIAZZON D, ET GAUME É.** 2000. Un village rubané en Basse-Normandie? L'évaluation du site de la ZAC du Lazzaro à Colombelles (Calvados). *Bulletin de la Société préhistorique française* 97(3). p 405-418.
- GHSQUIERE E, ET MARCIGNY C.** 2001. Les restes très arasés d'une occupation du Néolithique moyen II à Guilberville" la Granchette'(Manche). *Bulletin de la Société préhistorique française* 98(1). p 77-82.
- GHSQUIERE E, JUHEL L, ET MARCIGNY C.** 2007. Entre Néolithique ancien et Néolithique moyen en Normandie et dans les îles anglonormandes: parcours chronologique. In: BILLARD C, ET LEGRIS M, (eds). *Premiers Néolithiques de l'Ouest Culture, réseaux, échanges des premières sociétés néolithiques à leur expansion* Presses Universitaires de Rennes. p 117-162.
- GHSQUIERE E, (DIR.)**. en préparation. *Fleury-sur-Orne "Les Hauts de l'Orne". Une nécropole néolithique*: DFS Inrap, rendu prévu en juillet 2016.
- GILBERT MTP, WILLERSLEV E, HANSEN AJ, BARNES I, RUDBECK L, LYNNERUP N ET AL.** 2003. Distribution patterns of postmortem damage in human mitochondrial DNA. *American Journal of Human Genetics* 72(1). p 32-47.
- GILBERT MTP, BANDELT H-J, HOFREITER M, ET BARNES I.** 2005. Assessing ancient DNA studies. *Trends in Ecology & Evolution* 20(10). p 541-544.
- GILLES R, BEAUME C, GELY B, ET PORTE J-L.** 1989. *La sépulture de l'abri de la Vessigné à Saint-Marcel d'Ardèche (Ardèche)*. In: MAHIEU E, (ed). *Anthropologie préhistorique : résultats et tendances Etudes et Prospectives Archéologiques Sarriens*. p 27-36.
- GIMBUTAS M.** 1976. *Neolithic Macedonia as reflected by excavation at Anza, southeast Yugoslavia*: Institute of Archaeology, University of California. 1.
- GOLDSTEIN DB, ALLEN A, KEEBLER J, MARGULIES EH, PETROU S, PETROVSKI S ET AL.** 2013. Sequencing studies in human genetics: design and interpretation. *Nature Reviews Genetics* 14(7). p 460-470.
- GÓMEZ-SÁNCHEZ D, OLALDE I, PIERINI F, MATAS-LALUEZA L, GIGLI E, LARI M ET AL.** 2014. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) Reveals the Heterogeneity of Chalcolithic Populations. *PLoS One* 9(8). p e105105.
- GORING-MORRIS AN, ET BELFER-COHEN A.** 2011. Neolithization processes in the Levant. *Current Anthropology* 52(S4). p S195-S208.
- GRIMOUD A-M, MAUGER MB, ET LODTER JP.** 2004. Critères de sélection d'échantillons dentaires pour l'étude de l'ADN ancien. *Antropo*(6). p 43-51.
- GRONENBORN D.** 1999. A variation on a basic theme: the transition to farming in southern central Europe. *Journal of World Prehistory* 13(2). p 123-210.
- GRONENBORN D.** 2003. Migration, acculturation and culture change in western temperate Eurasia, 6500–5000 cal BC. *Documenta Praehistorica* 30. p 79-91.
- GRONENBORN D.** 2007. Beyond the models: Neolithisation in Central Europe. *Proceedings of the British Academy* 144. p 73-98.

- GUILAINE J.** 1997. *Cerny et le Sud*. In: CONSTANTIN C, MORDANT C, ET SIMONIN D, (eds). La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994. p 631-644.
- GUILAINE J.** 2003. *De la vague à la tombe: la conquête néolithique de la Méditerranée, 8000-2000 avant J.-C.* Paris: Seuil. 375 p.
- GUILAINE J.** 2005. Du Proche-Orient à l'Atlantique. *Annales Histoire, Sciences sociales* 5 60e année. p 925-952.
- GÜNTHER T, VALDIOSERA C, MALMSTRÖM H, UREÑA I, RODRIGUEZ-VARELA R, SVERRISDOTTIR ÓO ET AL.** 2015. Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(38). p 11917-11922.
- HAAK W, FORSTER P, BRAMANTI B, MATSUMURA S, BRANDT G, TÄNZER M ET AL.** 2005. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science* 310(5750). p 1016-1018.
- HAAK W, BRANDT G, DE JONG HN, MEYER C, GANSLMEIER R, HEYD V ET AL.** 2008. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(47). p 18226-18231.
- HAAK W, BALANOVSKY O, SANCHEZ JJ, KOSHEL S, ZAPOROZHCHENKO V, ADLER CJ ET AL.** 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology* 8(11). p e1000536.
- HAAK W, LAZARIDIS I, PATTERSON N, ROHLAND N, MALLICK S, LLAMAS B ET AL.** 2015. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 552. p 207-211.
- HALL TA.** 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41. p 95-98.
- HARVATI K, ET WEAVER TD.** 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 288(12). p 1225-1233.
- HAYDEN B.** 2014. Social complexity. In: CUMMINGS V, JORDAN P, ET ZVELEBIL M, (eds). *The Oxford Handbook of the Archaeology and Anthropology of Hunter-gatherers*: Oxford University Press. p 643-662.
- HELGASON A, HICKEY E, GOODACRE S, BOSNES V, STEFÁNSSON K, WARD R ET AL.** 2001. mtDNA and the islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry. *American Journal of Human Genetics* 68(3). p 723-737.
- HELMER D.** 1991. Les faunes chasséennes du Sud-Est de la France, essai de synthèse. *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*(4). p 343-349.
- HELMER D, GOURICHON L, ET VILA E.** 2007. The development of the exploitation of products from Capra and Ovis (meat, milk and fleece) from the PPNB to the Early Bronze in the northern Near East (8700 to 2000 BC cal.). *Anthropozoologica* 42(2). p 41-69.
- HERVELLA M, IZAGIRRE N, ALONSO S, FREGEL R, ALONSO A, CABRERA VM ET AL.** 2012. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a

- random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One* 7(4). p e34417.
- HERVELLA M, IZAGIRRE N, ALONSO S, FREGEL R, ET DE-LA-RUA C.** 2014. Early Neolithic funerary diversity and mitochondrial variability of two Iberian sites. *Archaeological and Anthropological Sciences*. p 1-10.
- HERVELLA M, ROTEA M, IZAGIRRE N, CONSTANTINESCU M, ALONSO S, IOANA M ET AL.** 2015. Ancient DNA from South-East Europe Reveals Different Events during Early and Middle Neolithic Influencing the European Genetic Heritage. *PLoS One* 10(6). p e0128810.
- HIGHAM T, COMPTON T, STRINGER C, JACOBI R, SHAPIRO B, TRINKAUS E ET AL.** 2011. The earliest evidence for anatomically modern humans in northwestern Europe. *Nature* 479(7374). p 521-524.
- HIRSCHFELD L, ET HIRSCHFELD H.** 1919. Serological differences between the blood of different races: the results of researches on the Macedonian front. *The Lancet* 194(5016). p 675-679.
- HODDER I.** 2007. Çatalhöyük in the context of the Middle Eastern Neolithic. *Annual Review of Anthropology* 36. p 105-120.
- HOLDEN CJ, ET MACE R.** 2003. Spread of cattle led to the loss of matrilineal descent in Africa: a coevolutionary analysis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(1532). p 2425-2433.
- INGMAN M, KAESSMANN H, PAËAËBO S, ET GYLLENSTEN U.** 2000. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 408(6813). p 708-713.
- JEUNESSE C.** 1993. La nécropole rubanée d'Ensisheim Les Octrois (Haut-Rhin): La parure: Ensisheim Les Octrois (Haut-Rhin), une nécropole rubanée de Haute-Alsace. *Cahiers de l'Association pour la promotion de la recherche archéologique en Alsace* 9. p 59-79.
- JEUNESSE C.** 1995a. Les groupes régionaux occidentaux du Rubané (Rhin et Bassin parisien) à travers les pratiques funéraires. *Gallia préhistoire* 37(1). p 115-154.
- JEUNESSE C.** 1995b. Le vase de Passy et la synchronisation entre les séquences Néolithique moyen du Rhin et du Bassin parisien-Problèmes de chronologie absolue. A propos de l'article de Jérôme Dubouloz: Sur le vase dit " Grossgartach" de Passy-sur-Yonne: épilogue pour une attribution culturelle, BSPF, 1994, t. 91, no 6, p. 385-393. *Bulletin de la Société préhistorique française* 92(1). p 22-24.
- JEUNESSE C.** 1996. Variabilité des pratiques funéraires et différenciation sociale dans le Néolithique ancien danubien. *Gallia préhistoire* 38(1). p 249-286.
- JEUNESSE C.** 1997. *Pratiques funéraires au néolithique ancien: sépultures et nécropoles des sociétés danubiennes (5500-4900 av. J.-C.)*. Paris: Editions Errance. 168 p.
- JEUNESSE C.** 1999. La synchronisation des séquences culturelles des bassins du Rhin, de la Meuse et de la Seine et la chronologie du Bassin parisien au Néolithique ancien et moyen (5200 - 4500 av. J.-C.). *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise* 20-21. p 337-392.
- JEUNESSE C.** 2000. *Les composantes autochtone et danubienne en Europe centrale et occidentale entre 5500 et 4000 av. J.-C.: contacts, transferts, acculturations*. Les derniers chasseurs-cueilleurs d'Europe occidentale (13000-5500 av J-C): actes du

- colloque international de Besançon, Université de Besançon, Besançon: Presses universitaires franc-comtoises 699. p 361-378.
- JEUNESSE C, LEFRANC P, DENAIRE A, ARBOGAST R-M, ET NAZE G.** 2002. Groupe de Bischheim, origine du Michelsberg, genèse du groupe d'Entzheim: la transition entre le Néolithique moyen et le Néolithique récent dans les régions rhénanes. *Cahiers de l'Association pour la promotion de la recherche archéologique en Alsace* 18. p 1-280.
- JEUNESSE C.** 2003. Les pratiques funéraires du Néolithique ancien danubien et l'identité rubanée: découvertes récentes, nouvelles tendances de la recherche. *Mémoires de la Société préhistorique française* 33. p 19-32.
- JOBLING MA, HURLES M, ET TYLER-SMITH C.** 2004. *Human evolutionary genetics: origins, peoples & disease*: Garland Science. 523 p.
- JOCHIM M.** 2000. The origins of agriculture in south-central Europe. In: PRICE TD, (ed). *Europe's first farmers*: Cambridge University Press. p 183-196.
- JONES ER, GONZALEZ-FORTES G, CONNELL S, SISKI V, ERIKSSON A, MARTINIANO R ET AL.** 2015. Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians. *Nature communications* 6(8912).
- JORDE LB, WATKINS W, BAMSHAD M, DIXON M, RICKER C, SEIELSTAD M ET AL.** 2000. The distribution of human genetic diversity: a comparison of mitochondrial, autosomal, and Y-chromosome data. *American Journal of Human Genetics* 66(3). p 979-988.
- JOUSSAUME R.** 1981. *Le Néolithique de l'Aunis et du Poitou occidental dans son cadre atlantique*. Rennes. 625 p.
- JOUSSAUME R, LAPORTE L, ET SCARRE C.** 1998. Longs tumulus néolithiques et organisation de l'espace dans l'ouest de la France. *Anthropologie et préhistoire* 109. p 259-275.
- JOUSSAUME R.** 2003. Du réaménagement des monuments funéraires néolithiques dans le Centre-Ouest de la France. *Revue archéologique de Picardie Numéro spécial* 21(1). p 157-171.
- KALMAR T, BACHRATI CZ, MARCSIK A, ET RASKO I.** 2000. A simple and efficient method for PCR amplifiable DNA extraction from ancient bones. *Nucleic Acids Research* 28(12). p e67.
- KAYSER M.** 2010. The human genetic history of Oceania: near and remote views of dispersal. *Current Biology* 20(4). p R194-R201.
- KELLER A, GRAEFEN A, BALL M, MATZAS M, BOISGUERIN V, MAIXNER F ET AL.** 2012. New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. *Nature communications* 3(698).
- KELLER M, ROTT A, HOKE N, SCHWARZBERG H, REGNER-KAMLAH B, HARBECK M ET AL.** 2015. United in death—related by blood? Genetic and archeometric analyses of skeletal remains from the neolithic earthwork bruchsal-ae. *American Journal of Physical Anthropology* 157(3). p 458-471.
- KEMP BM, ET SMITH DG.** 2005. Use of bleach to eliminate contaminating DNA from the surface of bones and teeth. *Forensic science international* 154(1). p 53-61.
- KINGMAN JFC.** 1982. The coalescent. *Stochastic processes and their applications* 13(3). p 235-248.

- KRAUSE J.** 2010. From Genes to Genomes: What is New in Ancient DNA ? *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte* 19. p 11-33.
- KRAUSE J, BRIGGS AW, KIRCHER M, MARICIC T, ZWYNS N, DEREVIANKO A ET AL.** 2010a. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. *Current Biology* 20(3). p 231-236.
- KRAUSE J, FU Q, GOOD JM, VIOLA B, SHUNKOV MV, DEREVIANKO AP ET AL.** 2010b. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464(7290). p 894-897.
- KUIJT I.** 2008. Demography and storage systems during the southern Levantine Neolithic demographic transition. In: BOCQUET-APPEL J-P, ET BAR-YOSEF O, (eds). *The Neolithic demographic transition and its consequences*: Springer. p 287-313.
- LACAN M, KEYSER C, RICAUT F-X, BRUCATO N, TARRÚS J, BOSCH A ET AL.** 2011a. Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(45). p 18255-18259.
- LACAN M, KEYSER C, RICAUT F-X, BRUCATO N, DURANTHON F, GUILAINE J ET AL.** 2011b. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(24). p 9788-9791.
- LACOMBE JP, DAUGAS JP, MURAIL P, COCHARD D, ET SBIHI-ALAOUI FZ.** 2014. La nécropole Néolithique de Skhirat (Maroc) : caractérisation de la population inhumée et organisation spatiale. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 26(1-2). p 78-87.
- LANDSTEINER K.** 1900. Zur Kenntnis der antifermentativen, lytischen und agglutinierenden Wirkungen des Blutserums und der Lymphe. *Zbl Bakt* 27(10). p 357-362.
- LANGERGRABER KE, SIEDEL H, MITANI JC, WRANGHAM RW, REYNOLDS V, HUNT K ET AL.** 2007. The genetic signature of sex-biased migration in patrilocal chimpanzees and humans. *PLoS One* 2(10). p e973-e973.
- LAPORTE L, ET GOMEZ DE SOTO J.** 2001. Germignac et Lamérac : perles discoïdes et anneaux-disques dans le Centre-Ouest de la France. *Revue archéologique de l'Ouest* 18(1). p 13-26.
- LARSON G, KARLSSON EK, PERRI A, WEBSTER MT, HO SY, PETERS J ET AL.** 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(23). p 8878-8883.
- LAZARIDIS I, PATTERSON N, MITNIK A, RENAUD G, MALLICK S, KIRSANOW K ET AL.** 2014. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513. p 409-413.
- LE LUYER M, ROTTIER S, ET BAYLE P.** 2014. Comparative patterns of enamel thickness topography and oblique molar wear in two early neolithic and medieval population samples. *American Journal of Physical Anthropology* 155(1). p 162-172.
- LE LUYER M.** 2016. *Évolution dentaire dans les populations humaines de la fin du Pléistocène et du début de l'Holocène (19000 – 5500 cal. BP) : une approche intégrée des structures externe et interne des couronnes pour le Bassin aquitain et ses marges*: Université de Bordeaux. 484 p.
- LE MIERE M, ET PICON M.** 1998. Les débuts de la céramique au Proche-Orient. *Paléorient* 24(2). p 5-26.

- LE MORT F.** 2008. *Infant burials in pre-pottery neolithic Cyprus: Evidence from Khirokitia*. In: BACVAROV K, (ed). *Babies Reborn: Infant/Child Burials in Pre-and Protohistory*: Oxford BAR. p 23-32.
- LE ROY M, ROTTIER S, DE BECDELIEVRE C, THIOL S, COUTELIER C, ET TILLIER A-M.** 2014. Funerary behaviour of Neolithic necropolises and collective graves in France. Evidence from Gurgy "les Noisats" (Middle Neolithic) and Passy/Veron "la Truie Pendue" (Late Neolithic). *Archäologisches Korrespondenzblatt* 44(3). p 337-351.
- LE ROY M.** 2015. *Les enfants au Néolithique. Du contexte funéraire à l'interprétation socioculturelle en France de 5700 à 2100 ans av. J.-C.*: Université de Bordeaux. 609 p.
- LE S, JOSSE J, ET HUSSON F.** 2008. FactoMineR: An R package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25(1). p 1-18.
- LEE EJ, MAKAREWICZ C, RENNEBERG R, HARDER M, KRAUSE-KYORA B, MÜLLER S ET AL.** 2012a. Emerging genetic patterns of the European Neolithic: perspectives from a late Neolithic Bell Beaker burial site in Germany. *American Journal of Physical Anthropology* 148(4). p 571-579.
- LEE EJ, RENNEBERG R, HARDER M, KRAUSE-KYORA B, RINNE C, MÜLLER J ET AL.** 2012b. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. *Journal of Archaeological Science* 51. p 174-180.
- LEE EJ, KRAUSE-KYORA B, RINNE C, SCHÜTT R, HARDER M, MÜLLER J ET AL.** 2013. Ancient DNA insights from the Middle Neolithic in Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences* 6(2). p 199-204.
- LEFRANC P, BOËS É, ET CROUTSCH C.** 2009. Une nécropole de la transition V e/IV e millénaires à Ungersheim (Haut-Rhin). *Bulletin de la Société préhistorique française* 106(2). p 313-327.
- LEFRANC P, ALIX G, CHENAL F, SCHNEIDER N, GIRARD P, LEYENBERGER C ET AL.** 2012. *Entzheim, Bas-Rhin, In der Kappell. Z.A. "Les Terres de la Chappelle 2". Village Rubané, enceinte et inhumations de la fin du Ve millénaire et habitat Michelsberg*: Rapport de fouilles INRAP Grand-Est sud. 1. 387 p.
- LEONARD JA, SHANKS O, HOFREITER M, KREUZ E, HODGES L, REAM W ET AL.** 2007. Animal DNA in PCR reagents plagues ancient DNA research. *Journal of Archaeological Science* 34(9). p 1361-1366.
- LIBRADO P, ET ROZAS J.** 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25. p 1451-1452.
- LICHARDUS-ITTEN M.** 1986. Premières influences méditerranéennes dans le Néolithique du Bassin parisien, contribution au débat. In: DEMOULE J-P, ET GUILAINE J, (eds). *Le Néolithique de la France Hommage à Gérard Bailloud*. Paris: Picard. p 147-160.
- LICHARDUS J, LICHARDUS-ITTEN M, BAILLOUD G, ET CAUVIN J.** 1985. *La protohistoire de l'Europe*: Presses universitaires de France.
- LINDAHL T.** 1993. Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature* 362(6422). p 709-715.
- LOISON G.** 1998. La nécropole de Pontcharaud en Basse-Auvergne. In: GUILAINE J, (ed). *Sépultures d'Occident et genèses des mégalithismes (9000-3500 avant notre ère)*. Paris: Séminaire du Collège de France. p 189-206.

- LORKIEWICZ W, PLOSZAJ T, JEDRYCHOWSKA-DANSKA K, ŻADZINSKA E, STRAPAGIEL D, HADUCH E ET AL.** 2015. Between the Baltic and Danubian Worlds: The Genetic Affinities of a Middle Neolithic Population from Central Poland. *PLoS One* 10(2). p e0118316.
- MAFART B, BARONI I, ET ONORATINI G.** 2004. Les restes humains de la grotte de l'Adaouste du Néolithique ancien final (Bouches-du-Rhône, France) : cannibalisme ou rituel funéraire ? In: JADIN I, ET HAUZEUR A, (eds). *Le Néolithique au Proche Orient et en Europe*. Oxford: British Archaeological Report. 1303. p 289-294.
- MALMSTRÖM H, STORÅ J, DALÉN L, HOLMLUND G, ET GÖTHERSTRÖM A.** 2005. Extensive human DNA contamination in extracts from ancient dog bones and teeth. *Molecular biology and evolution* 22(10). p 2040-2047.
- MALMSTRÖM H, GILBERT MTP, THOMAS MG, BRANDSTRÖM M, STORÅ J, MOLNAR P ET AL.** 2009. Ancient DNA Reveals Lack of Continuity between Neolithic Hunter-Gatherers and Contemporary Scandinavians. *Current Biology* 19(20). p 1758-1762.
- MALYARCHUK BA, ET DERENKO MV.** 2001. Mitochondrial DNA variability in Russians and Ukrainians: Implication to the origin of the Eastern Slavs. *Annals of Human Genetics* 65(1). p 63-78.
- MANEN C.** 2002. Structure et identité des styles céramiques du Néolithique ancien entre Rhône et Ebre. *Gallia préhistoire* 44(1). p 121-165.
- MANEN C, ET MAZURIE DE KEROUALIN K.** 2003. Les concepts «La Hoguette» et «Limbourg»: un bilan des données. In: BESSE M, STAHL GRETSCH L-I, ET CURDY P, (eds). *ConstellaSion, Hommage à Alain Gallay*. Lausanne: Cahiers d'archéologie romande 95. p 115-145.
- MANEN C, CONVERTINI F, BINDER D, BEECHING A, BRIOIS F, BRUXELLES L ET AL.** 2006. *Premiers résultats du projet ACR" Productions céramiques des premières sociétés paysannes". L'exemple des faciès impressa du Sud de la France*. Présentation du projet ACR" Organisation et fonctionnement des premières sociétés paysannes" L'exemple des faciès impressa du Sud de la France: Coédition ADRAHP-PSO. p 213-232.
- MARCHAND G, ET MANEN C.** 2006. *Le rôle du Néolithique ancien méditerranéen dans la néolithisation de l'Europe atlantique*. Le rôle du Néolithique ancien méditerranéen dans la néolithisation de l'Europe atlantique. Périgueux: Coédition ADRAHP-PSO. p 213-232.
- MARCHAND G.** 2014. *Préhistoire atlantique. Fonctionnement et évolution des sociétés du Paléolithique au Néolithique*. Arles: Errance. 520 p.
- MARLOWE F.** 2004. Marital residence among foragers. *Current Anthropology* 45(2). p 277-284.
- MATHIESON I, LAZARIDIS I, ROHLAND N, MALLICK S, PATTERSON N, ROODENBERG SA ET AL.** 2015. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. *Nature* 528(499-503).
- MAZURIÉ DE KEROUALIN K.** 2003. *Genèse et diffusion de l'agriculture en Europe*. Paris. 184 p.
- MCDONALD JD.** 2005. <http://www.scs.illinois.edu/~mcdonald/WorldHaplogroupsMaps.pdf>.

- MEIKLEJOHN C, ET BABB J.** 2011. Long bone length, stature and time in the European Late Pleistocene and Early Holocene. In: PINHASI R, ET STOCK JT, (eds). *Human Bioarchaeology of the Transition to Agriculture*: Wiley-Blackwell. p 151-175.
- MELCHIOR L, LYNNERUP N, SIEGISMUND HR, KIVISILD T, ET DISSING J.** 2010. Genetic diversity among ancient Nordic populations. *PLoS One* 5(7). p e11898.
- MELLAART J.** 1967. *Çatal Hüyük: a neolithic town in Anatolia*: McGraw-Hill.
- MENDISCO F, KEYSER C, HOLLARD C, SELDES V, NIELSEN AE, CRUBÉZY E ET AL.** 2011. Application of the iPLEX™ Gold SNP genotyping method for the analysis of Amerindian ancient DNA samples: Benefits for ancient population studies. *Electrophoresis* 32(3-4). p 386-393.
- MENOZZI P, PIAZZA A, ET CAVALLI-SFORZA L.** 1978. Synthetic maps of human gene frequencies in Europeans. *Science* 201(4358). p 786-792.
- MOINAT P, ET CHAMBON P.** 2007. *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental. Actes du colloques de Lausanne, 12 et 13 mai 2006*: Cahier d'archéologie romande 110 et Société préhistorique XLIII.
- MORDANT D.** 1982. *Noyen et les enceintes de la Bassée: approche des questions culturelles*. In: CONSTANTIN C, (ed). *Le Néolithique de l'Est de la France, Actes du Colloque de Sens, 27-28 septembre 1980*. p 119-127.
- MORDANT D.** 1989. Les rites et la mort. 3789 avant J.-C. en Bassin parisien. *Une révolution tranquille au Néolithique*. Musée de Préhistoire d'Île-de-France, Nemours. p 62-75.
- MORDANT D.** 1997. Le complexe des Réaudins à Balloy: enceinte et nécropole monumentale. *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*(6). p 449-479.
- MORDANT D, ET SIMONIN D.** 1997. Sites d'habitats Cerny. *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*(6). p 319-339.
- MOURANT AE.** 1954. The Distribution of the Human Blood Groups.
- MOURANT AE, KOPEC A, ET DOMANIEWSKA-SOBCZAK K.** 1976. *The Distribution of the Human Blood Groups and Other Polymorphisms*. Oxford: Oxford University Press.
- MULCARE CA, WEALE ME, JONES AL, CONNELL B, ZEITLYN D, TAREKEGN A ET AL.** 2004. The T allele of a single-nucleotide polymorphism 13.9 kb upstream of the lactase gene (LCT)(C- 13.9 kbT) does not predict or cause the lactase-persistence phenotype in Africans. *American Journal of Human Genetics* 74(6). p 1102-1110.
- MULLIS K, FALOONA F, SCHARF S, SAIKI R, HORN G, ET ERLICH H.** 1986. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the Polymerase Chain Reaction. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 51. p 263-273.
- MURAIL P, BRUZEK J, ET BRAGA J.** 1999. A new approach to sexual diagnosis in past populations. Practical adjustments from Van Vark's procedure. *International Journal of Osteoarchaeology* 9(1). p 39-53.
- MURAIL P, BRUZEK J, HOUËT F, ET CUNHA E.** 2005. DSP: a tool for probabilistic sex diagnosis using worldwide variability in hip-bone measurements. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 17(3-4). p 167-176.

- MYRES NM, ROOTSI S, LIN AA, JÄRVE M, KING RJ, KUTUEV I ET AL.** 2011. A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe. *European journal of human genetics* 19(1). p 95-101.
- NEI M.** 1987. *Molecular evolutionary genetics*: Columbia university press.
- OLALDE I, ALLENTOFT ME, SÁNCHEZ-QUINTO F, SANTPERE G, CHIANG CW, DEGIORGIO M ET AL.** 2014. Derived immune and ancestral pigmentation alleles in a 7,000-year-old Mesolithic European. *Nature* 507(7491). p 225-228.
- OLALDE I, SCHROEDER H, SANDOVAL-VELASCO M, VINNER L, LOBÓN I, RAMIREZ O ET AL.** 2015. A common genetic origin for early farmers from Mediterranean Cardial and Central European LBK cultures. *Molecular biology and evolution*. p msv181.
- OTA H, SETTHEETHAM-ISHIDA W, TIWAWECH D, ISHIDA T, ET STONEKING M.** 2001. Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilineal versus patrilineal residence. *Nature genetics* 29(1). p 20-21.
- ORLANDO L, GINOLHAC A, ZHANG G, FROESE D, ALBRECHTSEN A, STILLER M ET AL.** 2013. Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature* 499(7456). p 74-78.
- OROSS K, ET BÁNFFY E.** 2009. Three successive waves of Neolithisation: LBK development in Transdanubia. *Documenta Praehistorica* 36. p 175-189.
- ÖZDOĞAN M.** 2011. Archaeological evidence on the westward expansion of farming communities from eastern Anatolia to the Aegean and the Balkans. *Current Anthropology* 52(S4). p S415-S430.
- ÖZKAYA V, ET COŞKUN A.** 2009. Körtik Tepe, a new Pre-Pottery Neolithic A site in south-eastern Anatolia. *Antiquity* 83(320).
- PÄÄBO S, POINAR H, SERRE D, DESPRES V, HEBLER J, ROHLAND N ET AL.** 2004. Genetic analyses from ancient DNA. *Annual Review of Genetics* 38(1). p 645-679.
- PACCARD M.** 1987. Unang: nécropole cardiale. *Actes des Rencontres Néolithiques de Rhône-Alpes* 3. p 111-118.
- PAHIN-PEYTAVY A-C, ET MAHIEU E.** 1991. La sépulture épicaudiale de Barret-de-Lioure (Drôme). *Bulletin de la Société préhistorique française* 88(3). p 91-96.
- PERRIN T.** 2008. La néolithisation de la vallée du Rhône et de ses marges. In: PERRIN T, ET GRIMALDI S, (eds). *Mountain environments in prehistoric Europe: settlement and mobility strategies from the Palaeolithic to the Early Bronze Age Actes du XVe Congrès Mondial de l'UISPP, Lisbonne, Portugal, 4-9 septembre 2006*. BAR International Series 1885. p 121-130.
- PETERSON JT.** 1978. Hunter-Gatherer/Farmer Exchange. *American Anthropologist* 80(2). p 335-351.
- PILLI E, MODI A, SERPICO C, ACHILLI A, LANCIANI H, LIPPI B ET AL.** 2013. Monitoring DNA contamination in handled vs. directly excavated ancient human skeletal remains. *PLoS One* 8(1). p e52524.
- PINHASI R, ET VON CRAMON-TAUBADEL N.** 2009. Craniometric data supports demic diffusion model for the spread of agriculture into Europe. *PLoS One* 4(8). p e6747-e6747.
- PRICE T.** 2000. *Europe's first farmers*: Cambridge University Press. 395 p.

- PRIETO MARTÍNEZ MP, ET SALANOVA L.** 2015. *The Bell Beaker Transition in Europe: Mobility and local evolution during the 3rd millennium BC*: Oxbow Books. 216 p.
- PRUVOST M, SCHWARZ R, CORREIA VB, CHAMPLLOT S, BRAGUIER S, MOREL N ET AL.** 2007. Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(3). p 739-744.
- QUINTANA-MURCI L, QUACH H, HARMANT C, LUCA F, MASSONNET B, PATIN E ET AL.** 2008. Maternal traces of deep common ancestry and asymmetric gene flow between Pygmy hunter-gatherers and Bantu-speaking farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(5). p 1596-1601.
- QUITTA H.** 1960. Zur frage der ältesten Bandkeramik in Mitteleuropa. *Prähistorische Zeitschrift* 38(3-4). p 153-188.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM.** 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria.
- RAGHAVAN M, SKOGLUND P, GRAF KE, METSPALU M, ALBRECHTSEN A, MOLTKE I ET AL.** 2014. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature* 505(7481). p 87-91.
- RASTEIRO R, ET CHIKHI L.** 2013. Female and male perspectives on the neolithic transition in Europe: clues from ancient and modern genetic data. *PLoS One* 8(4). p e60944.
- RAYMOND M, ET ROUSSET F.** 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49(6). p 1280-1283.
- REICH D, GREEN RE, KIRCHER M, KRAUSE J, PATTERSON N, DURAND EY ET AL.** 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468(7327). p 1053-1060.
- REINGRUBER A, ET THISSEN L.** 2009. Depending on 14C data: chronological frameworks in the Neolithic and Chalcolithic of southeastern Europe. *Radiocarbon* 51(2). p 751-770.
- RENFREW C.** 1996. Prehistory and the identity of Europe. In: GRAVES-BROWN P, JONES S, ET GAMBLE C, (eds). *Cultural Identity and Archaeology, the construction of European communities*. London: Routledge. p 125-137.
- RENFREW C.** 1999. Time depth, convergence theory, and innovation in Proto-Indo-European: 'Old Europe' as a PIE linguistic area. *Journal of Indo-European Studies* 27(3-4). p 257-293.
- REY L, GOUDE G, ET ROTTIER S.** 2014. *Comportements alimentaires au Néolithique : nouveaux résultats isotopiques dans le Bassin parisien*. Colloque annuel de la Société d'anthropologie de Paris, 28-31 janvier 2014, Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. Montpellier, France. p 32.
- RICHARDS M, CORTE-REAL H, FORSTER P, MACAULAY V, WILKINSON-HERBOTS H, DEMAINE A ET AL.** 1996. Paleolithic and neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool. *American Journal of Human Genetics* 59(1). p 185.
- RICHARDS M, MACAULAY V, HICKEY E, VEGA E, SYKES B, GUIDA V ET AL.** 2000. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *American Journal of Human Genetics* 67(5). p 1251 - 1276.
- RIVOLLAT M, MENDISCO F, PEMONGE M-H, SAFI A, SAINT-MARC D, BRÉMOND A ET AL.** 2015. When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin. *PLoS One* 10(4). p e0125521.

- ROBB J, ET MIRACLE P.** 2007. Beyond 'migration' versus 'acculturation': new models for the spread of agriculture. *Proceedings of the British Academy* 144. p 99-115.
- ROBB J.** 2013. Material culture, landscapes of action, and emergent causation. *Current Anthropology* 54(6). p 657-683.
- ROLLEFSON GO, ET KÖHLER-ROLLEFSON I.** 1993. PPNC adaptations in the first half of the 6th millennium BC. *Paléorient* 19(1). p 33-42.
- ROLLO F, ERMINI L, LUCIANI S, MAROTA I, OLIVIERI C, ET LUISELLI D.** 2006. Fine characterization of the Iceman's mtDNA haplogroup. *American Journal of Physical Anthropology* 130(4). p 557-564.
- RONCO C.** 2008. Châteauneuf-du-Rhône, La Maladrerie. *BSR 2006, DRAC Rhône Alpes SRA*. p 64-65.
- ROOTSI S, MYRES NM, LIN AA, JÄRVE M, KING RJ, KUTUEV I ET AL.** 2012. Distinguishing the co-ancestries of haplogroup G Y-chromosomes in the populations of Europe and the Caucasus. *European Journal of Human Genetics* 20(12). p 1275-1282.
- ROTTIER S, MORDANT C, CHAMBON P, ET THEVENET C.** 2005. Découverte de plus d'une centaine de sépultures du Néolithique moyen à Gurgy, les Noisats (Yonne). *Bulletin de la Société préhistorique française* 102(3). p 641-645.
- ROTTIER S.** 2006. Observations préliminaires à l'étude des remplissages des tombes du Néolithique moyen I de Gurgy «Les Noisats»(Yonne). *Revue archéologique de l'Est* 55. p 279-285.
- ROTTIER S.** 2007. L'architecture funéraire des sépultures du Néolithique moyen des Noisats à Gurgy (Yonne, France). In: MOINAT P, ET CHAMBON P, (eds). *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental Actes du colloque de Lausanne, 12 et 13 mai 2006: Cahiers d'archéologie romande et Société préhistorique française*. p 99-107.
- ROUSSOT-LARROQUE J.** 1990a. *Le mystère du Lot (suite). Roucadour et le Roucadourien. Autour de J. Armal.* In: GUILAINE J, ET GUTHERZ X, (eds). *Recherches sur les premières communautés paysannes de Méditerranée occidentale*. Montpellier. p 55-100.
- ROUSSOT-LARROQUE J.** 1990b. Rubané et Cardial: le poids de l'Ouest. In: CAHEN D, ET OTTE M, (eds). *Rubané et Cardial*. Liège: E.R.A.U.L. 39. p 315-360.
- ROUSSOT-LARROQUE J, ET BURNEZ C.** 1992. Aux sources du Néolithique atlantique: le Cardial, le «Danubien», et les autres. *Revue archéologique de l'Ouest Supplément*(5). p 127-138.
- RYDER L, SVEJGAARD A, ET DAUSSET J.** 1981. Genetics of HLA disease association. *Annual Review of Genetics* 15. p 169-187.
- SAMPIETRO ML, GILBERT MTP, LAO O, CAMELLI D, LARI M, BERTRANPETIT J ET AL.** 2006. Tracking down human contamination in ancient human teeth. *Molecular biology and evolution* 23(9). p 1801-1807.
- SAMPIETRO ML, LAO O, CAMELLI D, LARI M, POU R, MARTI M ET AL.** 2007. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1622). p 2161-2167.
- SÁNCHEZ-QUINTO F, SCHROEDER H, RAMIREZ O, ÁVILA-ARCOS MARÍA C, PYBUS M, OLALDE I ET AL.** 2012. Genomic Affinities of Two 7,000-Year-Old Iberian Hunter-Gatherers. *Current Biology* 22(16). p 1494-1499.

- SAVOLAINEN P, ZHANG Y-P, LUO J, LUNDEBERG J, ET LEITNER T.** 2002. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* 298(5598). p 1610-1613.
- SCHMIDT T, HUMMEL S, ET HERRMANN B.** 1995. Evidence of contamination in PCR laboratory disposables. *Naturwissenschaften* 82(9). p 423-431.
- SCHUSTER SC.** 2007. Next-generation sequencing transforms today's biology. *Nature* 200(8). p 16-18.
- SEGUIN-ORLANDO A, KORNELIUSSEN TS, SIKORA M, MALASPINAS A-S, MANICA A, MOLTKE I ET AL.** 2014. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. *Science* 346(6213). p 1113-1118.
- SEMINO O, PASSARINO G, OEFNER PJ, LIN AA, ARBUZOVA S, BECKMAN LE ET AL.** 2000. The genetic legacy of Paleolithic Homo sapiens sapiens in extant Europeans: a Y chromosome perspective. *Science* 290(5494). p 1155-1159.
- SHEA JJ.** 2013. *Stone Tools in the Paleolithic and Neolithic Near East: A Guide*: Cambridge University Press. 408 p.
- SHISHLINA NI.** 2008. *Reconstruction of the Bronze Age of the Caspian steppes: life styles and life ways of pastoral nomads*. Oxford: Archeopress. British Archaeological Reports Ltd.
- SIDERA I.** 1997. Le mobilier en matières dures animales en milieu funéraire Cerny: symbolisme et socio-économie. In: CONSTANTIN C, MORDANT D, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours 9-10-11 mai 1994*. Mémoires du Musée de Préhistoire d'Île-de-France n°6. p 499-513.
- SIDERA I.** 2000. Animaux domestiques, bêtes sauvages et objets en matières animales du Rubané au Michelsberg: De l'économie aux symboles, des techniques à la culture. *Gallia préhistoire* 42(1). p 107-194.
- SIDERA I.** 2008. Rubané, Villeneuve-Saint-Germain et Cardial: filiations des industries osseuses. In: BURNEZ LANOTTE L, ILETT M, ET ALLARD P, (eds). *Fin des traditions danubiennes dans le néolithique du Bassin parisien et de la Belgique (5100-4700 av J-C) Autour des recherches de C Constantin*: Mémoire de la Société Préhistorique Française 44. 44. p 209-219.
- SIDERA I.** 2010. De mains méridionales en mains septentrionales. Le long transit des objets et des savoir-faire en Europe occidentale, vers 5100 av. J.-C. *Mélanges de la Casa de Velázquez Nouvelle série* 40(1). p 17-32.
- SIDERA I.** 2012. *Nouveau regard sur la néolithisation européenne. De l'Anatolie au Bassin parisien via Méditerranée: traditions des assemblages osseux*. Paris: de Broccard. 15.
- SIMONIN D, BACH S, RICHARD G, ET VINTROU J.** 1997. Les sépultures sous dalle de type Malesherbes et la nécropole d'Orville. *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*(6). p 341-379.
- SKOGLUND P, MALMSTRÖM H, RAGHAVAN M, STORÅ J, HALL P, WILLERSLEV E ET AL.** 2012. Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. *Science* 336(6080). p 466-469.
- SKOGLUND P, MALMSTRÖM H, OMRAK A, RAGHAVAN M, VALDIOSERA C, GÜNTHER T ET AL.** 2014a. Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers. *Science* 344(6185). p 747-750.

- SKOGLUND P, NORTHOFF BH, SHUNKOV MV, DEREVIANKO AP, PÄÄBO S, KRAUSE J ET AL.** 2014b. Separating endogenous ancient DNA from modern day contamination in a Siberian Neandertal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(6). p 2229-2234.
- SOARES P, ACHILLI A, SEMINO O, DAVIES W, MACAULAY V, BANDELT H-J ET AL.** 2010. The archaeogenetics of Europe. *Current Biology* 20(4). p R174-R183.
- SOKAL RR, ET MENOZZI P.** 1982. Spatial autocorrelations of HLA frequencies in Europe support demic diffusion of early farmers. *American Naturalist* 119. p 1-17.
- STEFANOVIĆ S, ET BORIĆ D.** 2008. New-born infant burials underneath house floors at Lepenski Vir: in pursuit of contextual meanings. In: BONSALL C, BORONEANT V, ET RADOVANOVIC I, (eds). *The Iron Gates in Prehistory: New Perspectives*. Oxford: BAR 1893. p 131-169.
- STOCKHAMMER PW, MASSY K, KNIPPER C, FRIEDRICH R, KROMER B, LINDAUER S ET AL.** 2015. Rewriting the Central European Early Bronze Age Chronology: Evidence from Large-Scale Radiocarbon Dating. *PLoS One* 10(10). p e0139705.
- SWALLOW D, ET HOLLOX E.** 2000. The genetic polymorphism of intestinal lactase activity in adult humans.
- SYKES B.** 1999. The molecular genetics of European ancestry. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 354(1379). p 131-139.
- SZÉCSÉNYI-NAGY A, BRANDT G, HAAK W, KEERL V, JAKUCS J, MÖLLER-RIEKER S ET AL.** 2015. Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1805). p 20150339.
- TCHEREMISSINOFF Y, MARTIN H, TEXIER M, ET VAQUER J.** 2005. Les sépultures chasséennes du site de Narbons à Montesquieu-de-Lauragais (Haute-Garonne). *Gallia préhistoire* 47(1). p 1-32.
- TERASHIMA H.** 1987. Why Efe girls marry farmers? Socio-ecological backgrounds of inter-ethnic marriage in the Ituri Forest of central Africa. *African study monographs* Supplementary issue(6). p 65-83.
- TESTART A.** 2012. *Avant l'histoire : L'évolution des sociétés, de Lascaux à Carnac*. Paris: NRF, Gallimard. 549 p.
- THEVENET C.** 2004. Une relecture des pratiques funéraires du Rubané récent et final du Bassin parisien: l'exemple des fosses sépulcrales dans la vallée de l'Aisne. *Bulletin de la Société préhistorique française* 101(4). p 815-826.
- THEVENET C.** 2010. *Des faits aux gestes... des gestes aux sens?: pratiques funéraires et société durant le Néolithique ancien en Bassin parisien*: thèse de doctorat, Paris 1. 892 p.
- THOMAS A, CHAMBON P, ET MURAIL P.** 2011. Unpacking burial and rank : the role of children in the first monumental cemeteries of Western Europe (4600-4300 BC). *Antiquity* 85. p 772-786.
- THOMAS A.** 2011. *Identités funéraires, variants biologiques et facteurs chronologiques : une nouvelle perception de contexte culturel et social du Cerny (Bassin parisien, 4700-4300 avant J.-C.)*: thèse de doctorat, Bordeaux 1. 788 p.

- THOMAS A.** 2014. Bioarchaeology of the middle Neolithic: Evidence for archery among early European farmers. *American Journal of Physical Anthropology* 154(2). p 279-290.
- THOMSON I.** 2015. *L'ensemble funéraire du Néolithique moyen de La Roussille (Vertaizon, Puy-de-Dôme). Pratiques funéraires, caractères biologiques, recrutement et organisation de la zone sépulcrale: mémoire de matser 2*, Bordeaux. 70 p.
- TILLEY C.** 1994. A Phenomenology of Landscape: Places, Paths, and Monuments. Explorations in Anthropology. *Berg, Oxford*.
- TORRONI A, HUOPONEN K, FRANCALACCI P, PETROZZI M, MORELLI L, SCOZZARI R ET AL.** 1996. Classification of European mtDNAs from an analysis of three European populations. *Genetics* 144(4). p 1835-1850.
- TRESSET A.** 1997. *L'approvisionnement carné Cerny dans le contexte néolithique du Bassin parisien*. In: CONSTANTIN C, MORDANT C, ET SIMONIN D, (eds). *La culture de Cerny, nouvelle économie, nouvelle société au Néolithique Actes du Colloque International de Nemours, 9-10-11 mai 1994*. p 299-314.
- TRINGHAM R.** 2000. Southeastern Europe in the transition to agriculture in Europe: bridge, buffer or mosaic. In: PRICE TD, (ed). *Europe's first farmers: Cambridge University Press*. p 19-56.
- TRUT LN, PLYUSNINA I, ET OSKINA I.** 2004. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russian Journal of Genetics* 40(6). p 644-655.
- UNDERHILL PA, SHEN P, LIN AA, JIN L, PASSARINO G, YANG WH ET AL.** 2000. Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nature genetics* 26(3). p 358-361.
- VAN BERG P-L.** 1990. Céramique du Limbourg et néolithisation en Europe du Nord-Ouest. In: CAHEN D, ET OTTE M, (eds). *Rubané et Cardial: actes du colloques international de Liège, octobre, 1988*. Liège, Université de Liège. p 161-208.
- VAN OVEN M, ET KAYSER M.** 2009. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation* 30(2). p E386-E394.
- VAN WILLIGEN S.** 2004. Aspects culturels de la néolithisation en Méditerranée occidentale: le Cardial et l'Épicardial. *Bulletin de la Société préhistorique française* 101(3). p 463-495.
- VERJUX C, SIMONIN D, ET RICHARD G.** 1998. Des sépultures mésolithiques aux tombes sous dalles du Néolithique moyen I en région Centre et sur ses marges. In: GUILAINE J, (ed). *Sépultures d'Occident et genèses des mégalithes (9000-3500 avant notre ère)*. Paris: Séminaire du Collège de France. Editions Errance. p 61-70.
- VIGNE J-D.** 2008. Zooarchaeological aspects of the Neolithic diet transition in the Near East and Europe, and their putative relationships with the Neolithic demographic transition. In: BOCQUET-APPEL J-P, ET BAR-YOSEF O, (eds). *The Neolithic demographic transition and its consequences: Springer*. p 179-205.
- VIGNE J-D.** 2011. The origins of animal domestication and husbandry: a major change in the history of humanity and the biosphere. *Comptes rendus biologies* 334(3). p 171-181.
- VIGNE J-D, BRIOIS F, ZAZZO A, WILLCOX G, CUCCHI T, THIEBAULT S ET AL.** 2012. First wave of cultivators spread to Cyprus at least 10,600 y ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(22). p 8445-8449.

- VILLESEN P.** 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences. *Molecular Ecology Notes* 7(6). p 965-968.
- VON CRAMON-TAUBADEL N, ET PINHASI R.** 2011. Craniometric data support a mosaic model of demic and cultural Neolithic diffusion to outlying regions of Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. p rspb20102678.
- WAKELEY J.** 2009. *Coalescent theory: an introduction*: Roberts & Company Publishers Greenwood Village, Colorado. 1.
- WATSON JD, ET CRICK FH.** 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171(4356). p 737-738.
- WEISS E, KISLEV ME, ET HARTMANN A.** 2006. Autonomous cultivation before domestication. *Science* 5780. p 1608.
- WEISS E, ET ZOHARY D.** 2011. The Neolithic southwest Asian founder crops. *Current Anthropology* 52(S4). p S237-S254.
- WHITTLE AW.** 1996. *Europe in the Neolithic: the creation of new worlds*: Cambridge University Press. 443 p.
- WHITTLE AW, ET CUMMINGS V.** 2007. *Going over: the Mesolithic-Neolithic transition in North-West Europe*: Proceedings of the British Academy. 144.
- WILKINS JF, ET MARLOWE FW.** 2006. Sex-biased migration in humans: what should we expect from genetic data? *Bioessays* 28(3). p 290-300.
- WRIGHT S.** 1950. Genetical structure of populations. *Nature* 166. p 247-249.
- YANG DY, ET WATT K.** 2005. Contamination controls when preparing archaeological remains for ancient DNA analysis. *Journal of Archaeological Science* 32(3). p 331-336.
- ZANINETTI JM.** 2005. *Statistique spatiale. Méthodes et applications géomatiques*. Paris: Lavoisier.
- ZEDER MA.** 2011. The origins of agriculture in the Near East. *Current Anthropology* 52(S4). p S221-S235.
- ZEMOUR A.** 2013. *Gestes, espaces et temps funéraires au début du Néolithique (6ème millénaire et 1ère moitié du 5ème millénaire cal-BC) en Italie et en France méridionale. Reconnaissance des témoins archéologiques de l'après-mort*: thèse de doctorat, Nice Sophia-Antipolis - Roma-La Sapienza. 1116 p.
- ZUCKERKANDL E, ET PAULING L.** 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. *Evolving genes and proteins* 97. p 97-166.
- ZVELEBIL M.** 1995. At the Interface of Archaeology, Linguistics and Genetics: Indoeuropean Dispersals and the Agricultural Transition in Europe. *Journal of European Archaeology* 3(1). p 33-70.
- ZVELEBIL M.** 2001. The agricultural transition and the origins of Neolithic society in Europe. *Documenta Praehistorica* XXVIII. p 1-28.

Annexes

Annexe 1. Protocoles d'analyses et compléments

A. Protocole d'extraction des échantillons anciens selon le kit "Nucleospin"	266
B. Protocole d'extraction des échantillons anciens au phénol-chloroforme.....	267
C. Protocole d'extraction des échantillons modernes.....	268
D. Table de références des sites ayant livré du matériel paléogénétique mitochondrial, support à la figure 32.....	269

A. Protocole d'extraction des échantillons anciens selon le kit "Nucleospin® Gel "

La veille

- 1- Préparer le tampon de base (volume final 50mL) :
 - 9,3g EDTA 0,5M
 - 1,6g NaOH (pH=8)
 - qsp eau ultra-pure
- 2- Préparer le tampon de lyse (10mL/échantillon) dans un tube Falcon 15mL
 - Tampon de base 10mL
 - N-Lauryl Sarcosyl 10% 500µL
 - Protéinase K (1mL dans 25mg de poudre) 100µL
- 3- Ajouter 0,5-1g de poudre d'échantillon broyé
- 4- Incuber une nuit à 55°C, sous agitation (à l'abri des UV)

Le jour J

- 1- Centrifuger les tubes Falcon 10min à 10000rpm
- 2- Préparer xX3 tubes Falcon 50mL contenant 10mL de Buffer NTI chacun
- 3- Transférer le surnageant dans les tubes Falcon contenant le Buffer NTI, homogénéiser le tout doucement. Si la solution est verte ou bleue (pH trop élevé), corriger le pH avec 4 µL d'acétate de sodium
- 4- Placer 600 µL de la préparation dans un tube collecteur (centricon) de 2 mL
- 5- Centrifuger les tubes 10-15min à 11500rpm
- 6- Répéter les étapes 4 et 5 deux fois en jetant le résidu
- 7- Ajouter 600 µL de Buffer NT3 dans le tube collecteur pour nettoyer
- 8- Centrifuger 1-2 min à 11500rpm. Vider le tube collecteur et recentrifuger 2 min à 11500rpm
- 9- Placer la solution dans la colonne amicon de 1,5 mL, ajouter 15-30 µL de Buffer NE et attendre 2 minutes à température ambiante
- 10- Centrifuger 3min à 11000rpm
- 11- Récupérer les éluats dans des tubes Eppendorfs
- 12- Conserver au congélateur -20°C

B. Protocole d'extraction au phénol-chloroforme

La veille

- 1- Préparer le tampon de base (volume final 50mL) :
 - 9,3g EDTA 0,5M
 - 1,6g NaOH (pH=8)
 - qsp eau ultra-pure
- 2- Préparer le tampon de lyse (10mL/échantillon) dans un tube Falcon 15mL
 - Tampon de base 10mL
 - N-Lauryl Sarcosyl 10% 500µL
 - Protéinase K (1mL dans 25mg de poudre) 100µL
- 3- Ajouter 0,5-1g de poudre d'échantillon broyé
- 4- Incuber une nuit à 55°C, sous agitation (à l'abri des UV)

Le jour J

- 1- Centrifuger les tubes Falcon 10min à 800rpm
- 2- Préparer xX3 tubes Falcon 50mL contenant 10mL de Phénol-Chlo-IAA chacun
- 3- Transférer le surnageant dans les tubes Falcon contenant le phénol-chlo, fermer avec du parafilm et homogénéiser le tout doucement
- 4- Centrifuger les tubes 10-15min à 1200rpm
- 5- Répéter les étapes 2 à 4 deux fois
- 6- Transférer environ 2mL du surnageant final sur les centricons (colonnes sur grands tubes fournis) et fermer à moitié avec du parafilm
- 7- Centrifuger 2 à 5h à 3000rpm
- 8- Jeter l'éluat, retourner la colonne sur les petits tubes fournis et ajouter 100µL d'eau sur la colonne
- 9- Centrifuger 10min à 3000rpm
- 10- Récupérer les éluats dans des tubes Eppendorfs
- 11- Conserver au congélateur -20°C

C. Protocole d'extraction des échantillons modernes selon le kit " DNeasy Tissue"

Avant de commencer

- Si un précipité est présent dans les tampons ATL et AL, les incuber à 55°C jusqu'à disparition du précipité
- Ajouter la quantité requise d'éthanol (96-100%) dans les tampons AW1 et AW2
- Préchauffer l'étuve à 70°C

Commencer au numéro 2 si les échantillons ont été prélevés à l'avance

- 1- Placer les brosses dans des tubes Eppendorfs 1,5mL et ajouter 180µL de tampon ATL
- 2- Ajouter 20µL de protéinase K et 200µL de tampon AL. Vortexer immédiatement pour obtenir une solution homogène, et mettre au bain-marie à 70°C pendant 10min.
- 4- Ajouter 200µL d'éthanol (96-100%) et bien vortexer.
- 5- Pipeter le mélange de la phase 4 (avec précipités éventuels) sur une colonne DNeasy Mini Spin Column, placée sur un tube collecteur de 2mL. Centrifuger 1min à 6000g (8000rpm).
- 6- Jeter l'éluat et le tube, et placer la colonne sur un nouveau tube collecteur de 2mL.
- 7- Ajouter 500µL de tampon AW1 et centrifuger 1min à 6000g (8000rpm)
- 8- Jeter l'éluat et le tube, et placer la colonne sur un nouveau tube collecteur de 2mL.
- 9- Ajouter 500µL de tampon AW2 et centrifuger 3min à 20000g (14000rpm). La membrane doit être bien sèche.
- 10- Jeter l'éluat et le tube, et placer la colonne sur un eppendorf 1,5mL.
- 11- Pipeter 100µL de tampon AE sur la membrane et laisser incuber 1min à température ambiante. Centrifuger 1min à 6000g (8000rpm).
- 12- Une deuxième élution avec 100 de tampon AE peut être réalisée (dans un nouvel eppendorf).

D. Table de références des sites ayant livré du matériel paléogénétique mitochondrial, support à la figure 32

N° carte	Site	Date (selon la publication)	Référence
Chasseurs-cueilleurs			
1	La Braña_Espagne	7000 BP	Sanchez-Quinto et al. 2012, Olalde et al. 2014
2	La Pasiega_Espagne	n.d.	Hervella et al. 2012
3	La Chora_Espagne	n.d.	Hervella et al. 2012
4	El Miron_Espagne	n.d.	de la Rua et al. 2015
5	Erralla_Espagne	12310 BP	Hervella et al. 2012
6	Aizpea_Espagne	6600 ± 65 BP	Hervella et al. 2012
7	Paglicci_Italie	28000-23000 ± 350 cal BP	Caramelli et al. 2003, Caramelli et al. 2008, Fu et al. 2013
8	Vela Spila_Croatie	6200-6000 cal BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
9	Villabruna_Alpes	14267-13831 cal BP	Di Benedetto et al. 2000
10	Bichon_Suisse	13770-13560 cal. BP	Jones et al. 2015
11	Hohler Fels_Allemagne	13400 cal BC	Bramanti et al. 2009
12	Hohlenstein-Stadel_Allemagne	6700 cal BC	Bramanti et al. 2009
13	Falkensteiner Hohle_Allemagne	7220 ± 120 BC	Bramanti et al. 2009
14	Reuland-Loschbour_Luxembourg	6220-5890 cal BC	Delsate et al. 2009, Fu et al. 2013
15	Oberkassel_Allemagne	14020-13430 cal BP	Fu et al. 2013
16	Blätterhöhle_Allemagne	9210-8340 cal BC	Bollongino et al. 2013
17	Bad Durrenberg_Allemagne	6850 cal BC	Bramanti et al. 2009
18	Ostorf_Allemagne	3200-2950 cal BC	Bramanti et al. 2009
19	Dolni Vestonice_République tchèque	31155 ± 85 cal BP	Fu et al. 2013
20	Drestwo_Pologne	2250 BC	Bramanti et al. 2009, Burger et al. 2007
21	Dudka_Pologne	4000-3000 cal BC	Bramanti et al. 2009
22	Spiginas_Lithuanie	6350 cal BC	Bramanti et al. 2009
23	Donkalis_Lithuanie	n.d.	Bramanti et al. 2009
24	Kretuonas_Lithuanie	5500-4450 cal BC	Burger et al. 2007, Bramanti et al. 2009
25	Gotland_Suède	5300-4400 BC/3300-2500 BC	Malmström et al. 2009, Skoglund et al. 2012
26	Stora Forvår_Suède	7500-7250 cal BP	Skoglund et al. 2014
27	Motala_Suède	6361-5516 cal BC	Lazaridis et al. 2014
28	Uznyi Oleni Ostrov_Russie	7500-7000 BP	Der Sarkissian et al. 2013
29	Popovo_Russie	7500-7000 BP	Der Sarkissian et al. 2013
30	Kostenki_Russie	37985 ± 685 cal BP	Krause et al. 2010, Fu et al. 2013
31	Chekalino_Russie	7800 cal BC	Bramanti et al. 2009
32	Lebyazhinka_Russie	8000-7000 cal BC	Bramanti et al. 2009
33	Samara_Russie	5600-5555 cal BC	Haak et al. 2015
34	Satsurlbia_Géorgie	13380-13132 cal. BP	Jones et al. 2015
35	Kotias_Géorgie	9895-9529 cal. BP	Jones et al. 2015
Proche-Orient/Anatolie			
36	Tell Halula_Syrie	8600-5700 cal. BC	Fernández et al. 2014
37	Tell Ramad_Syrie	8600-5700 cal. BC	Fernández et al. 2014
38	Barcin_Turquie	6500-6200 calBCE	Mathieson et al. 2015
39	Menteşe_Turquie	6400-5600 calBCE	Mathieson et al. 2015
Transdanubie			
40	Varasti_Roumanie	5500-4500 BC	Hervella et al. 2015
41	Curatesti_Roumanie	5500-4500 BC	Hervella et al. 2015
42	Sultana-Valea_Roumanie	5500-4500 BC	Hervella et al. 2015
43	Sultana-Malu_Roumanie	5500-4500 BC	Hervella et al. 2015
44	Cârcea_Roumanie	6500-5500 BC	Hervella et al. 2015
45	Negrilesti_Roumanie	6500-5500 BC	Hervella et al. 2015
46	GuraBaciului_Roumanie	6500-5500 BC	Hervella et al. 2015
47	DeceaMuresului_Roumanie	4500-3800 BC	Hervella et al. 2015
48	Iclod_Roumanie	5500-4500 BC	Hervella et al. 2015
49	Vinkovci_Croatie	6000-5400 cal BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
50	Vukovar_Croatie	6000-5400 cal BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014

51	Alsónyék-Bátaszék_Hongrie	6000-5400 cal BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
52	Lánycsók_Hongrie	6000-5400 cal BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
53	Szemely-Hegyes_Hongrie	5210-4940 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
54	Bölcske-Gyűrűsvölgy_Hongrie	5500-4900 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
55	Harta-Gátórház_Hongrie	5500-4900 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
56	Tolna-Mözs_Hongrie	5310-5000 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
57	Balatonszárszó-Kis-erdei-dűlő_Hongrie	5500-4900 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
58	Balatonszemes-Bagódomb_Hongrie	5500-4900 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
59	Szarvas_Hongrie	5840-5630 BC	Burger et al. 2007
60	Ecsefalva_Hongrie	5500-5000 BC	Haak et al. 2005
61	Berettyóújfalú-Morotva-liget_Hongrie	5710-5570 cal BC	Gamba et al. 2014
62	Debrecen Tócsópart Erdőalja_Hongrie	5290-5070 cal BC	Gamba et al. 2014
63	Polgár_Hongrie	5290-5050 cal BC	Gamba et al. 2014
64	Garadna_Hongrie	5210-5010 cal BC	Gamba et al. 2014
65	Tiszaszölös-Domaháza_Hongrie	5780-5650 cal BC	Gamba et al. 2014
66	Kompolt-Kigyósér_Hongrie	5210-4990 cal BC	Gamba et al. 2014
67	Kóny_Hongrie	5500-4830 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
68	Apc-Berekalja_I_Hongrie	5300-4360 cal BC	Gamba et al. 2014
69	Budakeszi_Hongrie	5500-4900 BC	Szécsényi-Nagy et al. 2014
Europe centrale			
16	Blätterhöhle_Allemagne	3950-3400 cal BC	Bollongino et al. 2013
25	Gökhem_Suède	3300-2500 BC	Malmström et al. 2009
70	Vedrovice_République tchèque	5300 BC	Bramanti et al. 2008
71	Asparn Scheltz_Autriche	5500-5000 BC	Haak et al. 2005
72	Konary_Pologne	4700-4000 cal BC	Lorkiewicz et al. 2015
73	Oslonki_Pologne	4700-4000 cal BC	Lorkiewicz et al. 2015
74	Esperstedt_Allemagne	4626-2200 cal BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
75	Seehausen_Allemagne	5500-5000 BC	Haak et al. 2005
76	Salzmünde_Allemagne	4100-3025 cal BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
77	Halle-Queis_Allemagne	3950-3400 cal BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
78	Rothenschirmbach_Allemagne	2500-2200/2050 BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
79	Alberstedt_Allemagne	2500-2200/2050 BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
80	Karsdorf_Allemagne	5500-2050 cal BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
81	Eulau_Allemagne	3950-2000 cal BC	Haak et al. 2008, Brandt et al. 2013
82	Naumburg_Allemagne	5500-4775 cal BC	Brandt et al. 2013
83	Kromsdorf_Allemagne	2600-2500 cal BC	Lee et al. 2012
84	Schwetzingen_Allemagne	5500-5000 BC	Haak et al. 2005
85	Vaihingen an der Enz_Allemagne	5500-5000 BC	Haak et al. 2005
86	Stuttgart-Mülhausen_Allemagne	5500-4800 BC	Lazaridis et al. 2014, Haak et al. 2015
87	Bruchsal Aue_Allemagne	4000-3700 cal BC	Keller 2015
88	Flomborn_Allemagne	7500-7000 BP	Haak et al. 2005
89	Calden_Allemagne	3400-3000 cal BC	Lee et al. 2012b
90	Odagsen_Allemagne	3400-3000 cal BC	Lee et al. 2012b
91	Halberstadt_Allemagne	5500-4250 cal BC	Haak et al. 2005, Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
92	Quedlinburg_Allemagne	3950-2050 cal BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
93	Derenburg_Allemagne	5500-4900 BC	Haak et al. 2005, Haak et al. 2010
94	Wittmar_Allemagne	4500-4200 cal BC	Lee et al. 2013
95	Oberwiederstedt_Allemagne	5500-2200 cal BC	Haak et al. 2005, Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
96	Eilsleben_Allemagne	5500-5000 BC	Haak et al. 2005
97	Osterwieck_Allemagne	4850-4081 cal BC	Brandt et al. 2013
98	Benzingerode_Allemagne	3100-2050 cal BC	Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
99	Panker_Allemagne	3100-2800 cal BC	Lee et al. 2012b
100	Damsbo_Danemark	4200 BP	Melchior et al. 2010

Europe du sud

101	Otzi_Autriche_Italie	5350-5100 BP	Ermini et al. 2008
102	Mezzocorona_Alpes	4444-4326 BC	Di Benedetto et al. 2000
103	Borgo Nuovo_Alpes	4240-3930 BC	Di Benedetto et al. 2000
104	LesTreilles_France	3000 BC	Lacan et al. 2011a
105	Prissé-la-Charrière_France	4500-4000 BC	Deguiloux et al. 2010
106	Avellaner_Espagne	1st part of fifth mill. BC	Lacan et al. 2011b
107	SantPau del Camp_Espagne	4250-3700 cal BC	Gamba et al. 2012
108	Granollers_Espagne	3500-3000 cal BC	Sampietro et al. 2007
109	Can Sadurní_Espagne	5475-5305 cal BC	Gamba et al. 2012
110	Cova Bonica_Espagne	5470-5360 cal BC	Olalde et al. 2015
111	Segudet_Andorre	5350 ± 40 BP	Diaz et al. 2004
112	Els Trocs_Espagne	5300-5000 cal BC	Haak et al. 2015
113	Chaves_Espagne	5329-4999 cal BC	Gamba et al. 2012
114	Marizulo_Espagne	5285 BP	Hervella et al. 2012
115	Paternalbidea_Espagne	6090-5960 BP	Hervella et al. 2012
116	Los Cascajos_Espagne	6185-5185 BP	Hervella et al. 2012
117	Fu et al. ente_Hoz_Espagne	5240-5160 BP	Hervella et al. 2012
118	Atapuerca_Espagne	5500-4000 cal BP	Günther et al. 2015
119	El Mirador_Espagne	4760-4200 cal BP	Gómez-Sánchez et al. 2014, Mathieson et al. 2015
120	La Mina_Espagne	3900-3600 BC	Haak et al. 2015
121	Covadel'Or_Espagne	5310-5220 cal BC	Olalde et al. 2015
122	Covadela Sarsa_Espagne	5360-5310 cal BC	Olalde et al. 2015
123	Almonda Cave_Portugal	5330-5220 cal BC	Olalde et al. 2015

Annexe 2. SI article : Rivollat et al. - Soumis - Ancient mitochondrial DNA from the Middle Neolithic necropolis of Obernai (French Rhine region) provides first insight on the local dynamics of LBK-derived groups. *American Journal of Physical Anthropology*.

Figure S1. Location of the sites anterior to 4,300 cal. BC.....	273
Table S1. Obernai aDNA and biological results.....	274
Table S2. Population references - the ancient dataset for haplotype and haplogroup data. The data are described according to publications.....	275
Table S3. Manipulators genetic data.....	278

Figure S1. Location of the sites anterior to 4,300 cal. BC. **PRE_HG** (pink): 1) La Braña, 2) La Pasiega, 3) La Chora, 4) El Miron, 5) Erralla, 6) Aizpea, 7) Blätterhöhle, 8) Oberkassel, 9) Reuland-Loschbour, 10) Bad Durrenberg, 11) Falkensteiner, 12) Hohlenstein, 13) Hohler Fels, 14) Villabruna, 15) Paglicci, 16) Vela Spila, 17) Dolni Vestonice, 18) Motala, 19) Gotland, 20) Spiginas, 21) Donkainis, 22) Kretuonas, 23) Uznyi Oleni Ostrov, 24) Popovo, 25) Kostenki, 26) Chekalino, 27) Lebyazhinka, 28) Samara. **PRE_TR** (dark green): 29) Vinkovci, 30) Vukovar, 31) Alsónyék, 32) Lánycsók, 33) Szemely, 34) Böleske, 35) Harta, 36) Tolna, 37) Balatonszárszó, 38) Balatonszemes, 39) Szarvas, 40) Ecsefalva, 41) Berettyóújfalu, 42) Debrecen, 43) Polgár, 44) Garadna, 45) Tiszaszölös, 46) Kompolt, 47) Kóny, 48) Apc-Berekalja, 49) Budakeszi. **PRE_Central_F** (light green): 50) Vedrovice, 51) Asparn Scheltz, 52) Konary, 53) Oslonki, 54) Esperstedt, 55) Seehausen, 56) Oberwiederstedt, 57) Eilsleben, 58) Osterwieck, 59) Wittmar, 60) Derenburg, 61) Halberstadt, 62) Naumburg, 63) Karsdorf, 64) Schwetzingen, 65) Vaihingen en der Enz, 66) Stuttgart-Mülhausen, 67) Flomborn. **PRE_FR** (red): 68) Gurgy, 69) Prissé. **PRE_South_F** (blue): 70) Mezzocorona, 71) Avellaner, 72) Can Sadurni, 73) Els Trocs, 74) Chaves. References in Table S3A and S3B.

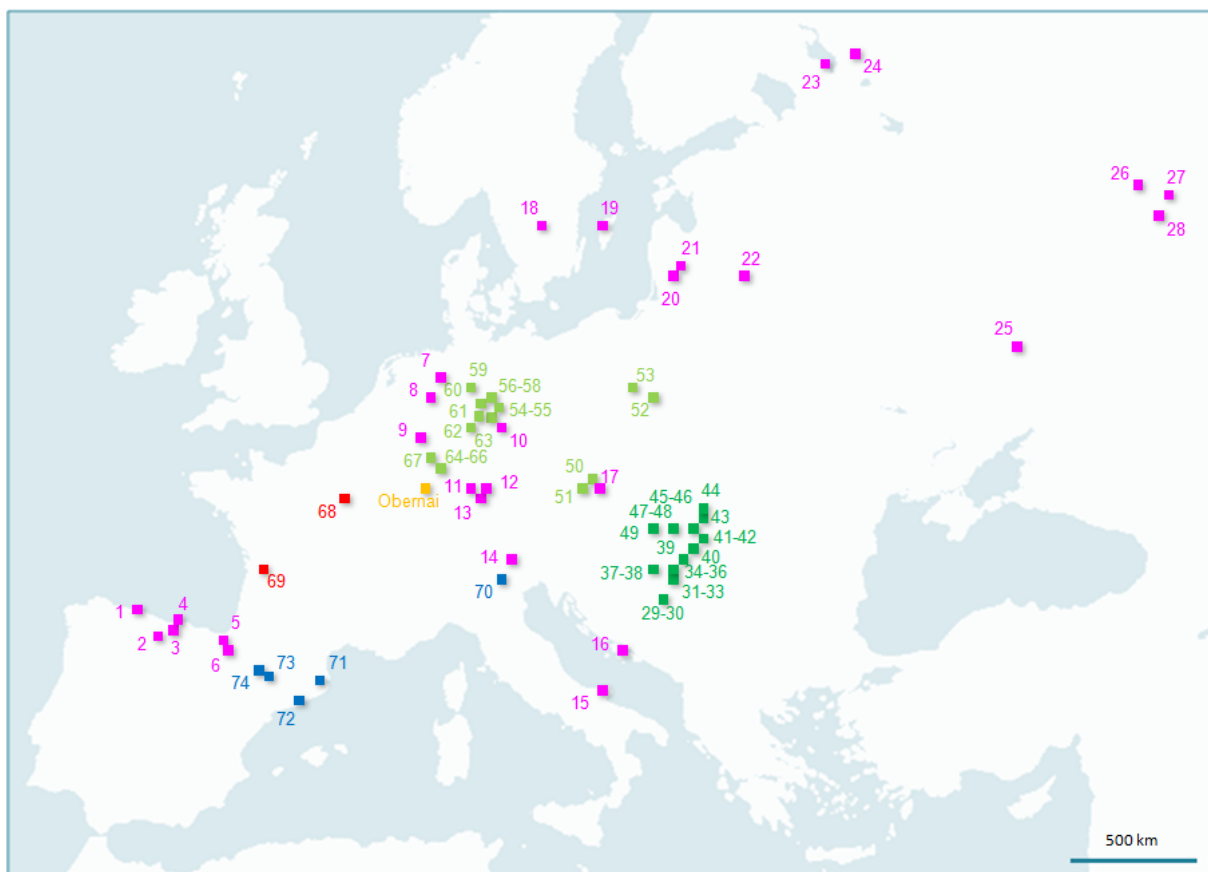


Table S1. Obernai aDNA and biological results.

Individual	Group	Sex	Age (years)	radiocarbon date		Lab code	Hg HVS-I	HVS-I sequence			SNP Hg	SNPs			Manipulators/Archaeologist	
				BP	cal. BC											
OB 1321		I	15-19				H1	rCRS			H1	2706A	3010A	12705C	14766C	M1, M2, M3, M4, A2
OB 4001	3	I	>40				K	16224C 16311C			K	10550G	11467G	12705C		M1, M2, M3, M4, A1
OB 4003	3	empty														
OB 4008	3	F	>30	5809 ± 33	4766-4550	OxA-30277	U5	16192T 16270T 16298C			U5	11467G	12705C	13617C		M1, M2, M3, M4, A5
OB 4009	3	I	>15												M1, M2, M3, M4, A1	
OB 4010	3		5-14				H1				H1	2706A	3010A	12705C	14766C	M1, M2, M3, M4, A4
OB 4015	3	F	20-29	5743 ± 30	4688-4505	SUERC-52378	HV	rCRS			HV	14766C			M1, M2, M3, M4, A3	
OB 4016	3	I	15-19	5697 ± 32	4651-4456	SUERC-52377	J1	16069T 16126C			J1	3010A	12612G	12705C		M1, M2, M3, M4, A3
OB 4017	3	F	>30				V	16298C			V	4580A	12705C	14766C		M1, M2, M3, M4, A7
OB 4018	3		5-14				K1a	16093C 16224C 16311C			K	10550G	11467G	12705C		M1, M2, M3, M4, A5
OB 4021	3	empty														
OB 4022	3	F	20-49	5744 ± 33	4689-4504	OxA-30278	K1a4a1e	16093C 16224C			K	10550G	11467G	12705C		M1, M2, M3, M4, A4, A6
OB 4028	3		1-4				J1	16069T 16126C 16234T			J1	3010A	12612G	12705C		M1, M2, M3, M4, A3
OB 4035	3		1-9												M1, M2, M3, M4, A3	
OB 4088	3	I	>20				K1a	16093C 16224C 16311C			K	10550G	11467G	12705C		M1, M2, M3, M4, A6
OB 4089	3	I	>15				HV	(rCRS)			HV	12705C 14766C			M1, M2, M3, M4, A7	
OB 4090	3	I	20-29				V	16298C			V	4580A	12705C	14766C		M1, M2, M3, M4, A3
OB 4106	3		0-4				H	rCRS			H	2706A	12705C	14766C		M1, M2, M3, M4, A3
OB 4663	2	I	>15												M1, M2, M3, M4, A1	
OB 4664	2	I	15-24												M1, M2, M3, M4, A4	
OB 4698	1		0-4				N1a1a1a	16147A 16172C 16223T 16248T 16291T 16320T 16355T			N1a	10873T	13780G		M1, M2, M3, M4, A3	
OB 4699	1															
OB 4719	1		>15								HV	12705C	14766C		M1, M2, M3, M4, A7	
OB 4730	2	I	20-49				N1a1a1a	16147A 16172C 16223T 16248T 16320T 16355T			N1a	10873T	13780G		M1, M2, M3, M4, A1	
OB 4756	1	M	30-59				X	16189C 16223T 16278T			X	6371T 10873T			M1, M2, M3, M4, A3	
OB 4801	1	I	>20				J1				J1	3010A	12612G	12705C		M1, M2, M3, M4, A3
OB 9996 (diag)	1	F	>20	5750 ± 40	4701-4501	Poz-71067										
OB 9997 (diag)	1		>20													
OB 9998 (diag)	2		2-3,5													

I = Indeterminate

F = Female

M = Male

no result

no DNA analysis

Table S2. Population references - the ancient dataset for haplotype and haplogroup data. The data are described according to publications.

Code	Site	Culture	Dating (according to the publication)	N	ht	N	hg	Ref
PRE_HG				53	58			
	Kostenki_Russia	Aurignacian	37985 ± 685 cal BP	1	1			Krause et al. 2010, Fu et al. 2013
	Dolni Vestonice_Czech Republic	Pavlovian	31155 ± 85 cal BP	3	3			Fu et al. 2013
	Paglicci cave_Italy	Gravettian	28000 - 23000 ± 350 cal BP	3	3			Caramelli et al. 2003, Caramelli et al. 2008
	Hohler Fels_Germany	Magdalenian	13400 cal BC	1	2			Bramanti et al. 2009
	Villabruna_Alps	Magdalenian	14267 - 13831 cal BP	1	1			Di Benedetto et al. 2000
	Oberkassel_Germany	Magdalenian	14020 - 13430 cal BP	2	1			Fu et al. 2013
	Paglicci cave_Italy	Upper Paleolithic	n.d.	1	1			Fu et al. 2013
	Erralla_Gipuzkoa_Spain	Magdalenian	12310 BP	1	1			Hervella et al. 2012
	La Pasiiega_Cantabria_Spain	Magdalenian	n.d.	1	1			Hervella et al. 2012
	La Chora_Cantabria_Spain	Magdalenian	n.d.	1	1			Hervella et al. 2012
	El Miron_Spain	Magdalenian	n.d.	1	1			de la Rua et al. 2015
	Blätterhöhle_Germany	Early Mesolithic	9210 - 8652 cal BC	4	4			Bollongino et al. 2013
	Chekalino_Iva_Russia	Yelshanskaya	7800 cal BC	1	1			Bramanti et al. 2009
	Lebyazhinka_IV_Russia	Yelshanskaya	8000 - 7000 cal BC	1	1			Bramanti et al. 2009
	Falkensteiner Hohle_Germany	Mesolithic	7220 ± 120 BC	1	1			Bramanti et al. 2009
	Bad Durrenberg_Germany	Mesolithic	6850 cal BC	1	1			Bramanti et al. 2009
	Hohlenstein-Stadel_Germany	Beuronian	6700 cal BC	2	2			Bramanti et al. 2009
	Spiginas_Lithuania	Kunda	6350 cal BC	1	1			Bramanti et al. 2009
	Donkalinis_Lithuania	Kunda	n.d.	1	1			Bramanti et al. 2009
	Motala_Ostergötland_Sweden	Mesolithic	6361 - 5516 cal BC	7	7			Lazaridis et al. 2014
	Reuland-loschbour_Luxembourg	Mesolithic	6220 - 5890 cal BC	1	1			Delsate et al. 2009, Fu et al. 2013
	Vela Spila_Island Korčula_Croatia	Mesolithic	6200-6000 cal BC	1	1			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Samara_Russia		5600 - 5555 cal BC	1	1			Haak et al. 2015
	Uznyi Oleni Ostrov_Karelia_Russia	Veretye	7500-7000 BP	9	9			Der Sarkissian et al. 2013
	Popovo_Russia	Veretye	7500-7000 BP	2	2			Der Sarkissian et al. 2013
	La Braña_Arintero_Spain	Mesolithic	7000 BP	2	2			Sanchez-Quinto et al. 2012
	Aizpea_Navarre_Spain	Mesolithic	6600 ± 65 BP	1	1			Hervella et al. 2012
	Gotland_Sweden	PWC	5300 - 4400 BC	-	3			Skoglund et al. 2012
	Kretuonas_Lithuania	Narva	4450 cal BC	1	3			Bramanti et al. 2009
PRE_TR				93	107			
	Vinkovci Nama_Croatia	Starčevo	6000 - 5400 cal BC	4	6			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Vinkovci Jugobanka_Croatia	Starčevo	6000 - 5400 cal BC	4	4			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Vukovar_Croatia	Starčevo	6000 - 5400 cal BC	3	3			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Alsónyék-Bátaszék, Mérnöki telep_Hungary	Starčevo	6000 - 5400 cal BC	26	26			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Lánycsök, Csata-alja_Hungary	Starčevo	6000 - 5400 cal BC	3	3			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Lánycsök, Gata-Csotola_Hungary	Starčevo	6000 - 5400 cal BC	4	4			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Szarvas_Hungary	Körös	5840 - 5630 BC	-	1			Burger et al. 2007
	Tiszaszőlös-Domaháza_Hungary	Körös	5780 - 5650 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Berettyóújfalú-Morotva-liget_Hungary	Körös	5710 - 5570 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Ecsegfalva_Hungary	AVK	5500 - 5000 BC	1	1			Haak et al. 2005
	Balatonzárszó-Kis-erdei-dűlő_Hungary	LBKT	5500 - 4900 BC	5	16			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Balatonzemes-Bagódomb_Hungary	LBKT	5500 - 4900 BC	4	4			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Bölcske-Gyűrűsvölgy_Hungary	LBKT	5500 - 4900 BC	5	5			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Budakeszi 4/8 Szőlőskert-Tangazdaság_Hungary	LBKT	5500 - 4900 BC	12	12			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Harta-Gátörház_Hungary	LBKT	5500 - 4900 BC	5	5			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Kóny II. Proletár-dűlő 85_Hungary	LBKT	5500 - 4830 BC	4	4			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Szemely-Hegyes_Hungary	LBKT	5210 - 4940 BC	2	2			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Tolna-Mözs_Hungary	LBKT	5310 - 5000 BC	2	2			Szűcsényi-Nagy et al. 2014
	Polgár-Ferenci-hát_Hungary	ALP	5310 - 5070 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Debrecen Tócsapart Erdőalja_Hungary	ALP-Esztár	5290 - 5070 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Garadna_Hungary	Bükk	5210 - 5010 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Polgár-Ferenci-hát_Hungary	Tiszadob-Bükk	5290 - 5050 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Kompolt-Kigyósr_Hungary	ALP	5210 - 4990 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Apc-Berekalja_I_Hungary	LBK	5300 - 4950 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
	Apc-Berekalja_J_Hungary	Lengyel	4490 - 4360 cal BC	1	1			Gamba et al. 2014
PRE_NEO_C				115	147			
	Flomborn_Germany	LBK	7500 - 7000 BP	1	5			Haak et al. 2005
	Unterwiederstedt_Germany	LBK	7500 - 7000 BP	1	2			Haak et al. 2005
	Derenburg_Meerentstieg_II_Germany	LBK	5500 - 4900 BC	22	25			Haak et al. 2005, Haak et al. 2010
	Asparn Scheltz_Austria	LBK	5500 - 5000 BC	-	1			Haak et al. 2005
	Eilsleben_Germany	LBK	5500 - 5000 BC	-	1			Haak et al. 2005
	Seehausen_Germany	LBK	5500 - 5000 BC	-	1			Haak et al. 2005
	Vaihingen an der Enz_Germany	LBK	5500 - 5000 BC	-	1			Haak et al. 2005
	Schwetzingen_Germany	LBK	5500 - 5000 BC	-	4			Haak et al. 2005
	Stuttgart-Mühlhausen_Germany	LBK	5500 - 4800 BC	4	4			Lazaridis et al. 2014, Haak et al. 2015
	Halberstadt_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	31	31			Haak et al. 2005, Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
	Karsdorf_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	23	23			Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
	Naumburg_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	4	5			Brandt et al. 2013
	Oberwiederstedt 1_Unterwiederstedt_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	6	6			Brandt et al. 2013
	Vedrovice_Czech Republic	LBK	5300 BC	6	6			Bramanti et al. 2008
	Konary_Poland	BKG - Lengyel culture	4700 - 4000 cal BC	-	2			Lorkiewicz et al. 2015
	Oslonki_Poland	BKG - Lengyel culture	4700 - 4000 cal BC	-	9			Lorkiewicz et al. 2015
	Esperstedt_Germany	Rössen	4626 - 4250 cal BC	1	1			Brandt et al. 2013
	Oberwiederstedt 3_Schrammhohe_Germany	Rössen	4626 - 4250 cal BC	8	8			Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
	Oberwiederstedt 4_Arschkerbe Ost_Germany	Rössen	4625 - 4250 cal BC	1	2			Brandt et al. 2013
	Halberstadt-Sonntagsfeld_Germany	Rössen	4625 - 4250 cal BC	1	1			Brandt et al. 2013
	Wittmar_Germany	Rössen	4500 - 4200 cal BC	6	6			Lee et al. 2013
	Osterwieck_Germany	Rössen	4850 - 4370 cal BC	-	3			Brandt et al. 2013

PRE_FR				39	58
Gurgy_France			5000 - 4000 cal BC	39	55 Rivollat et al. 2015
Prissé-la-Charrière_France	NMO		4500 - 4000 BC	3	Deguiloux et al. 2010
PRE_NEO_S				13	23
Avellaner_Spain	Epicardial		1st part of fifth mill. BC	7	7 Lacan et al. 2011a
Cansadurni_Barcelona_Spain	Cardial		5475 - 5305 cal BC	-	7 Gamba et al. 2012
Chaves_Huesca_Spain	Cardial		5329 - 4999 cal BC	-	3 Gamba et al. 2012
Els Trocs_Spain	Cardial		5300 - 5000 cal BC	5	5 Haak et al. 2015
Mezocorona_Alps	Early Neolithic		4444 - 4326 BC	1	1 Di Benedetto et al. 2000
POST_HG				31	31
Kretuonas_Lithuania	Narva		4200 cal BC	1	1 Bramanti et al. 2009
Dudka_Poland	Zedmar		4000 - 3000 cal BC	2	2 Bramanti et al. 2009
Ostorf_Germany	Funnel Beaker		3200 - 2950 cal BC	7	7 Bramanti et al. 2009
Gotland_Sweden	PWC		3300 - 2500 BC	19	19 Malmström et al. 2009
Drestwo_Poland	Kunda		2250 BC	2	2 Bramanti et al. 2009, Burger et al. 2007
POST_NEO_C				212	242
Osterwieck_Germany	Rössen		4323 - 4081 cal BC	-	1 Brandt et al. 2013
Salzmünde-Schiebzig_Germany	Schöningen		4100 - 3950 cal BC	33	33 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Bruchsal Aue_Germany	Michelsberg		4000 - 3700 cal BC	-	9 Keller et al. 2015
Esperstedt_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	1	1 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Eulau_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	-	2 Brandt et al. 2013
Halle-Queis_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	3	3 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Karsdorf_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	2	3 Brandt et al. 2013, Haak et al. 2015
Quedlinburg_VII_2_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	8	9 Brandt et al. 2013
Quedlinburg_IX_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	6	8 Brandt et al. 2013, Haak et al. 2015
Salzmünde_Schiebzig_Germany	Baalberge		3950 - 3400 cal BC	1	1 Brandt et al. 2013
Blätterhöhle_Germany	Late Neolithic		3950 - 3400 cal BC	14	18 Bollongino et al. 2013
Gökhem_Sweden	TRB		3300 - 2500 BC	3	3 Malmström et al. 2009
Calden_Germany	TRB		3400 - 3000 cal BC	4	4 Lee et al. 2012a
Odagsen_Germany	TRB		3400 - 3000 cal BC	3	3 Lee et al. 2012a
Panker_Germany	TRB		3100 - 2800 cal BC	1	1 Lee et al. 2012a
Esperstedt_Germany	Salzmünde		3360 - 3086 cal BC	1	1 Brandt et al. 2013, Haak et al. 2015
Salzmünde_Schiebzig_Germany	Salzmünde		3400 - 3100/3025 cal BC	28	28 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Benzingerode_I_Germany	Bernburg		3100 - 2650 cal BC	17	17 Brandt et al. 2013
Esperstedt_Germany	CWC		2800 - 2200 BC	12	17 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
Benzingerode_Heimburg_Germany	CWC		2800 - 2200 BC	1	1 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Karsdorf_Germany	CWC		2800 - 2200 BC	13	13 Brandt et al. 2013
Oberwiederstedt_2_Germany	CWC		2800 - 2200 BC	4	4 Brandt et al. 2013
Quedlinburg_VII_2_Germany	CWC		2800 - 2200 BC	1	1 Brandt et al. 2013
Quedlinburg_XII_Germany	CWC		2800 - 2200 BC	1	1 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Eulau_Germany	CWC		2700 - 2000 cal BC	12	16 Haak et al. 2008, Brandt et al. 2013
Kromsdorf_Germany	Bell Beaker		2600 - 2500 cal BC	6	6 Lee et al. 2012b
Benzingerode-Heimburg_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	6	6 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
Alberstedt_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	2	2 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Eulau_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	3	3 Brandt et al. 2013
Karsdorf_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	3	3 Brandt et al. 2013
Quedlinburg_VII_2_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	7	7 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Rothenschirnbach_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	6	7 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013
Quedlinburg_XII_Germany	Bell Beaker		2500-2200/2050 BC	4	4 Brandt et al. 2013, Brotherton et al. 2013, Haak et al. 2015
Damsbo_Denmark	Neolithic		4200 BP	2	2 Melchior et al. 2010
POST_NEO_S				91	93
SantPauelCamp_Barcelona_Spain	Epicardial		4250 - 3700 cal BC	-	3 Gamba et al. 2012
Borgo Nuovo_Alps	Early Neolithic		4240 - 3930 BC	1	1 Di Benedetto et al. 2000
Los Cascajos_Navarre_Spain	Neolithic		6185 - 5185 BP	27	27 Hervella et al. 2012
Paternanbidea_Navarre_Spain	Neolithic		6090 - 4960 BP	9	9 Hervella et al. 2012
La Mina_Spain	Early Neolithic		3900 - 3600 BC	5	5 Haak et al. 2015
Granollers_Spain	Neolithic		3500 - 3000 cal BC	11	11 Sampietro et al. 2007
Otzi_Austria_Italy	Neolithic - Copper Age transition		5350 - 5100 BP	1	1 Ermini et al. 2008
Segudet_Ordino_Andorra	Epicardial		5350 ± 40 BP	1	1 Diaz et al. 2004
Marizulo_Spain	Neolithic		5285 BP	1	1 Hervella et al. 2012
Fuente_Hoz_Spain	Neolithic		5240 - 5160 BP	6	6 Hervella et al. 2012
LesTreilles_France	Late Neolithic		3000 BC	29	29 Lacan et al. 2011b

References

- Bollongino, R, O Nehlich, MP Richards, J Orschiedt, MG Thomas, C Sell, Z Fajkošová, A Powell, J Burger. 2013. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. *Science* 342:479-481.
- Bramanti, B. 2008. Ancient DNA: Genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. *Anthropologie* 46:153-160.
- Bramanti, B, M Thomas, W Haak, M Unterlaender, P Jores, K Tambets, I Antanaitis-Jacobs, M Haidle, R Jankauskas, C-J Kind. 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science* 326:137-140.
- Brandt, G, W Haak, C J Adler, et al. 2013. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science* 342:257-261.
- Brotherton, P, W Haak, J Templeton, G Brandt, J Soubrier, C J Adler, SM Richards, C Der Sarkissian, R Ganslmeier, S Friederich. 2013. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. *Nature communications* 4:1764.
- Burger, J, M Kirchner, B Bramanti, W Haak, MG Thomas. 2007. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:3736-3741.
- Caramelli, D, C Lalueza-Fox, C Vernesi, et al. 2003. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:6593-6597.
- Caramelli, D, L Milani, S Vai, A Modi, E Pecchioli, M Girardi, E Pilli, M Lari, B Lippi, A Ronchitelli. 2008. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PLoS One* 3:e2700.
- de la Rua, C, N Izagirre, S Alonso, M Hervella. 2015. Ancient DNA in the Cantabrian fringe populations: A mtDNA study from Prehistory to Late Antiquity. *Quaternary International* 364:306-311.
- Deguiloux, M-F, L Soler, M-H Pemonge, C Scarre, R Jousaume, L Laporte. 2010. News from the west: Ancient DNA from a French megalithic burial chamber. *American journal of physical anthropology* 144:108-118.
- Delsate, D, JM Guinet, S Saverwyns. 2009. De l'ocre sur le crâne mésolithique (haplogroupe U5a) de Reuland-Loeschbour (Grand-Duché de Luxembourg). *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise* 31:7-30.

Der Sarkissian, C, O Balanovsky, G Brandt, V Khartanovich, A Buzhilova, S Koshel, V Zaporozhchenko, D Gronenborn, V Moiseyev, E Kolpakov. 2013. Ancient DNA reveals prehistoric gene-flow from Siberia in the complex human population history of North East Europe. *PLoS genetics* 9:e1003296.

Di Benedetto, G, IS Nasidze, M Stenico, L Nigro, M Krings, M Lanzinger, L Vigilant, M Stoneking, S Pääbo, G Barbujani. 2000. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. *European journal of human genetics* 8:669-677.

Díaz, N, E Solórzano, R Montiel, C García, C Yañez, A Malgosa. 2004. Determinación genética de l'individu Neolític de Segudet (Ordino), les restes humans les plus anciens d'Andorre. *Anthropo* 7:39-44.

Ermíni, L, C Olivieri, E Rizzi, G Corti, R Bonna, P Soares, S Luciani, I Marota, G De Bellis, MB Richards. 2008. Complete mitochondrial genome sequence of the Tyrolean Iceman. *Current Biology* 18:1687-1693.

Fu, Q, A Mittnik, Phillip LF Johnson, et al. 2013. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology* 23:553-559.

Gamba, C, E Fernández, M Tirado, et al. 2012. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology* 21:45-56.

Gamba, C, ER Jones, MD Teasdale, RL McLaughlin, G Gonzalez-Fortes, V Mattiangeli, L Domboróczki, I Kóvári, I Pap, A Anders. 2014. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nature communications* 5.

Haak, W, P Forster, B Bramanti, et al. 2005. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science* 310:1016-1018.

Haak, W, G Brandt, HN de Jong, C Meyer, R Ganslmeier, V Heyd, C Hawkesworth, AW Pike, H Meller, KW Alt. 2008. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:18226-18231.

Haak, W, O Balanovsky, JJ Sanchez, S Koshel, V Zaporozhchenko, CJ Adler, CS Der Sarkissian, G Brandt, C Schwarz, N Nicklisch. 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology* 8:e1000536.

Haak, W, I Lazaridis, N Patterson, N Rohland, S Mallick, B Ullmann, G Brandt, S Nordenfält, E Harney, K Stewardson. 2015. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature*.

Hervella, M, N Izagirre, S Alonso, R Fregel, A Alonso, VM Cabrera, C de la Rúa. 2012. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One* 7:e34417.

Keller, M, A Rott, N Hoke, H Schwarzbach, B Regner-Kamlah, M Harbeck, J Wahl. 2015. United in death—related by blood? Genetic and archeometric analyses of skeletal remains from the neolithic earthwork bruchsal-ae. *American journal of physical anthropology* 157:458-471.

Krause, J, AW Briggs, M Kircher, T Maricic, N Zwyns, A Derevianko, S Pääbo. 2010. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. *Current Biology* 20:231-236.

Lacan, M, C Keyser, F-X Ricaut, N Brucato, J Tarrús, A Bosch, J Guilaine, E Crubézy, B Ludes. 2011a. Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:18255-18259.

Lacan, M, C Keyser, F-X Ricaut, N Brucato, F Duranthon, J Guilaine, E Crubézy, B Ludes. 2011b. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:9788-9791.

Lazaridis, I, N Patterson, A Mittnik, G Renaud, S Mallick. 2014. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *bioRxiv*.

Lee, EJ, R Renneberg, M Harder, B Krause-Kyora, C Rinne, J Müller, A Nebel, N von Wurmb-Schwark. 2012a. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. *Journal of Archaeological Science*:174-180.

Lee, EJ, C Makarewicz, R Renneberg, M Harder, B Krause-Kyora, S Müller, S Ostritz, L Fehren-Schmitz, S Schreiber, J Müller. 2012b. Emerging genetic patterns of the European Neolithic: perspectives from a late Neolithic Bell Beaker burial site in Germany. *American journal of physical anthropology* 148:571-579.

Lee, EJ, B Krause-Kyora, C Rinne, R Schütt, M Harder, J Müller, N von Wurmb-Schwark, A Nebel. 2013. Ancient DNA insights from the Middle Neolithic in Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences* 6:199-204.

Lorkiewicz, W, T Płoszaj, K Jędrzychowska-Dańska, E Żądzińska, D Strapagiel, E Haduch, A Szczypanek, R Grygiel, HW Witas. 2015. Between the Baltic and Danubian Worlds: The Genetic Affinities of a Middle Neolithic Population from Central Poland. *PLoS One* 10:e0118316.

Malmström, H, MTP Gilbert, MG Thomas, et al. 2009. Ancient DNA Reveals Lack of Continuity between Neolithic Hunter-Gatherers and Contemporary Scandinavians. *Current Biology* 19:1758-1762.

Melchior, L, N Lynnerup, HR Siegsmond, T Kivisild, J Dissing. 2010. Genetic diversity among ancient Nordic populations. *PLoS One* 5:e11898.

Rivollat, M, F Mendisco, M-H Pémonge, A Safi, D Saint-Marc, A Brémont, C Couture-Veschambre, S Rottier, M-F Deguilloux. 2015. When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin. *PLoS One* 10:e0125521.

Sampietro, M, O Lao, D Caramelli, M Lari, R Pou, M Marti, J Bertranpetit, C Laluzza-Fox. 2007. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2161-2167.

Sánchez-Quinto, F, H Schroeder, O Ramirez, et al. 2012. Genomic Affinities of Two 7,000-Year-Old Iberian Hunter-Gatherers. *Current Biology* 22:1494-1499.

Skoglund, P, H Malmström, M Raghavan, J Storå, P Hall, E Willerslev, MTP Gilbert, A Götherström, M Jakobsson. 2012. Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. *Science* 336:466-469.

Szécsényi-Nagy, A, G Brandt, W Haak, V Keerl, J Jakucs, S Möller-Rieker, K Köhler, BG Mende, K Oross, T Marton. 2015. Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282:20150339.

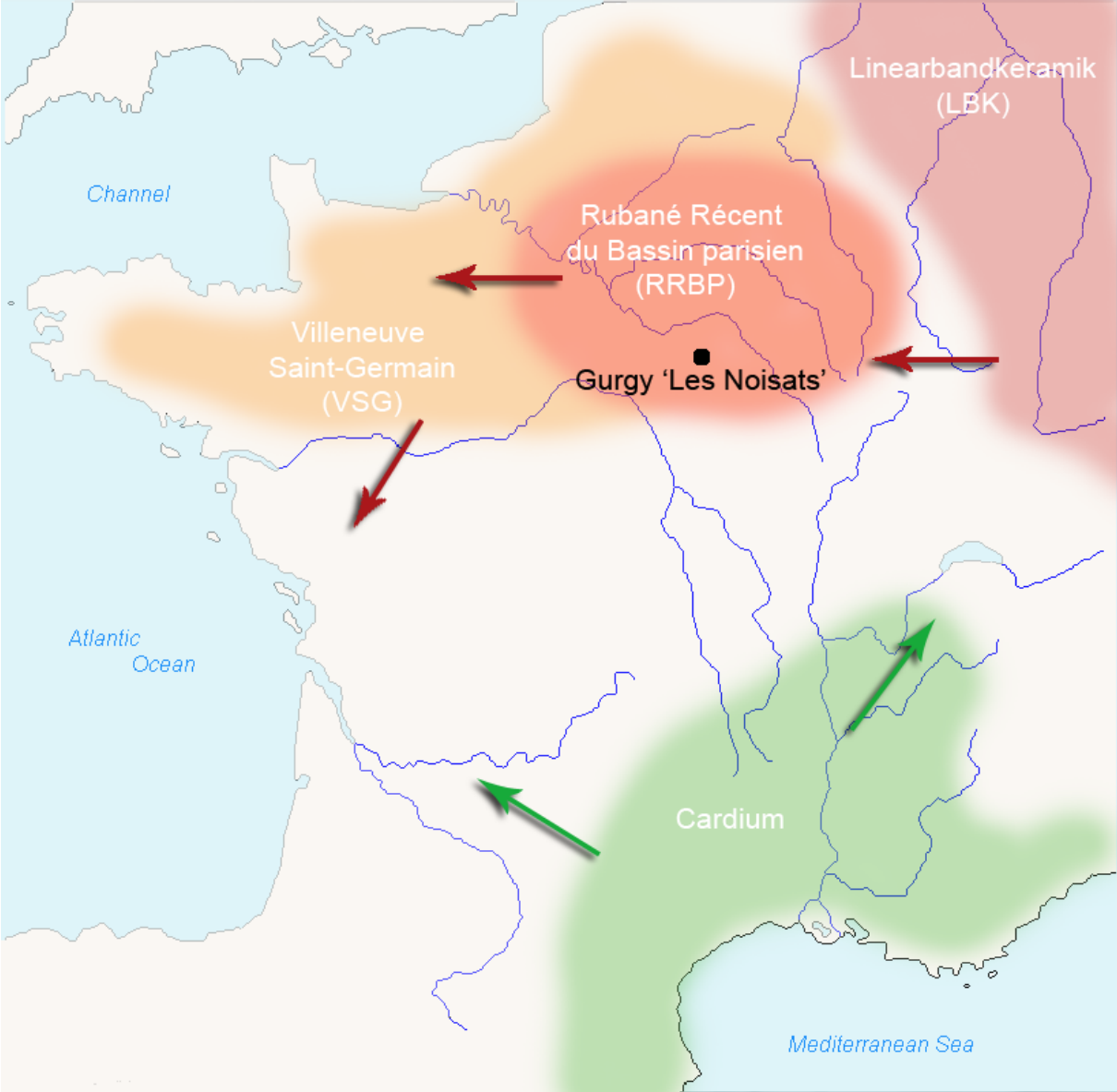
Table S3. Manipulators genetic data.

Name	Code	HVS-I haplotype	SNP	Haplogroup SNP	Haplogroup
Manipulator 1	M1	16093C, 16189T, 16270T, 16274A			U5
Manipulator 2	M2	16189C, 16234T			H
Manipulator 3	M3	16069T, 16126C, 16145A	3010A, 10873T, 12612G, 12705C	J1	J1c*
Manipulator 4	M4	16093C, 16224C, 16311C, 16319A			K1b1a
Archaeologist 1	A1	16270T	2706GA, 3010GA, 10873CT, 12705TC, 14766TC	H1	H1ba
Archaeologist 2	A2	16288C, 16362C			H8
Archaeologist 3	A3	16189TC	2706GA, 3010GA, 10873CT, 12705TC, 14766TC	H1	H1
Archaeologist 4	A4	CRS	2706GA, 6776TC, 10873CT, 12705TC, 14766TC	H3	H3
Archaeologist 5	A5	CRS	2706GA, 3010GA, 10873CT, 12705TC, 14766TC	H1	H1
Archaeologist 6	A6	CRS	2706GA, 3010GA, 10873CT, 12705TC, 14766TC	H1	H1
Archaeologist 7	A7	16093C, 16229A, 16298C	10873CT, 12705TC, 14766TC	HV	HV

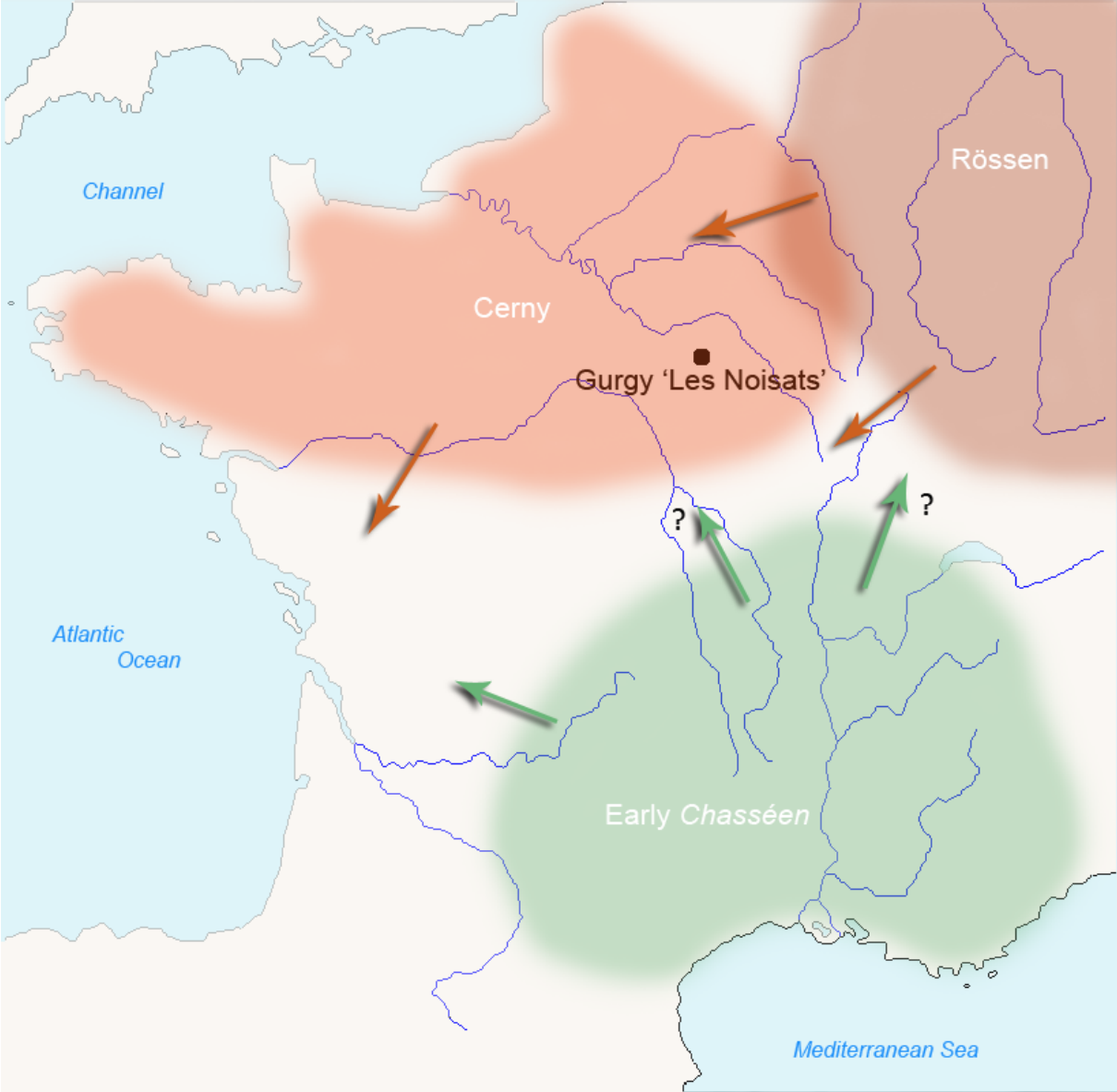
Annexe 3. SI article : Rivollat et al. - 2015 - When the waves of European Neolithization met: first paleogenetic evidence from early farmers in the southern Paris Basin. *PLoS ONE*. 10(4): e0125521. doi:10.1371/journal.pone.0125521

S1 Fig. Simplified map of Neolithic cultures expansion in France concerning the Paris basin during the end of the Early Neolithic period (5800–4600 BC).....	280
S2 Fig. Simplified map of Neolithic cultures expansion in France concerning the Paris basin during the beginning of the Middle Neolithic period (4700–4300 BC).....	281
S3 Fig. Map of Gurgy necropolis with characterized haplogroups and haplotypes.....	282
S4 Fig. Multidimensional Scaling Analysis (MDS). Modern dataset (S5 Table).....	283
S5 Fig. Principal Component Analysis (PCA). Modern dataset (S5 Table).....	283
S6 Fig. Shared informative haplotypes. Map featuring the frequency distribution of informative haplotypes shared between Gurgy and modern populations (S5 Table).....	284
S7 Fig. Median-joining Network. Performed using the HVS-I sequences (nps 16,056–16,380) available for hunter-gatherers and farmers anterior to 4,000 BC (S4 Table).....	285
S1 File. Material and Methods.....	286
S1 Table. Gurgy aDNA results.....	293
S2 Table. Manipulators genetic data.....	295
S3 Table. SNP primers.....	296
S4 Table. Population references for the ancient dataset.....	297
S5 Table. Population references for the modern dataset.....	299
S6 Table. Shared haplotype frequencies for the ancient dataset.....	304
S7 Table. Shared haplotype frequencies for the modern dataset.....	305
S8 Table. Detailed mitochondrial SNPs obtained for positive Gurgy individuals.....	307
S9 Table. Genetic diversity indices for the ancient dataset.....	308
S10 Table. Matrix of F_{ST} values.....	308
S11 Table. Modern dataset references for the shared haplotype frequencies table (S7 Table).....	309
S12 Table. Genetic diversity indices for the modern dataset.....	314

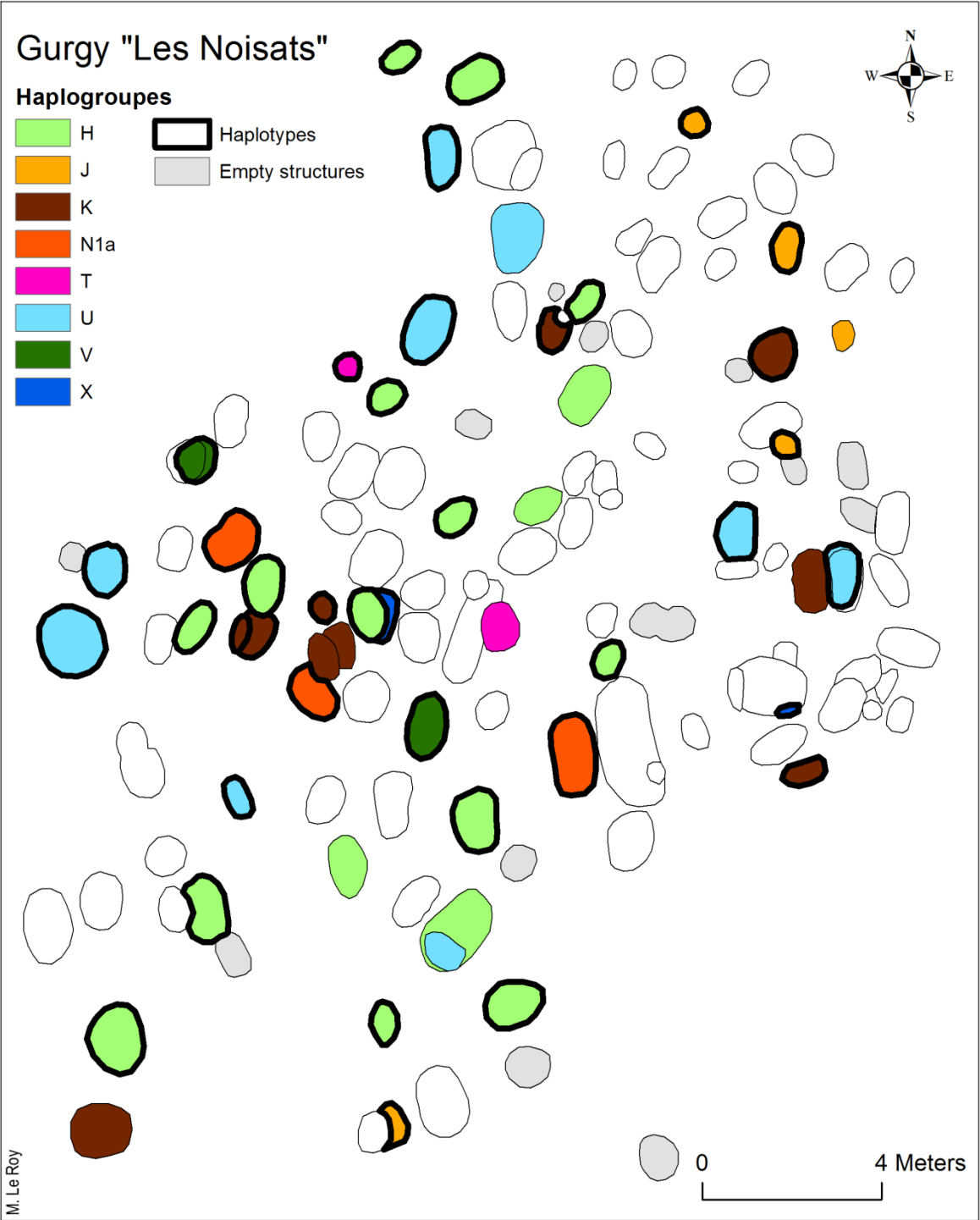
S1 Fig. Simplified map of Neolithic cultures expansion in France concerning the Paris basin during the end of the Early Neolithic period (5800–4600 BC).



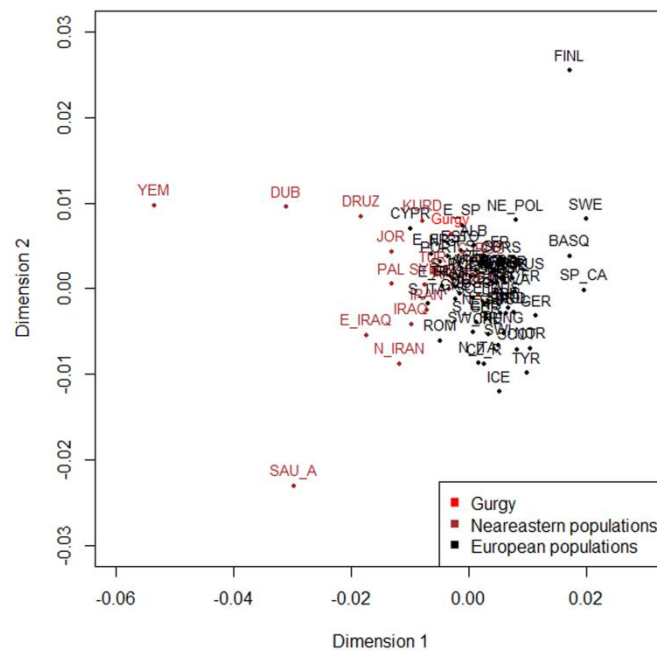
S2 Fig. Simplified map of Neolithic cultures expansion in France concerning the Paris basin during the beginning of the Middle Neolithic period (4700–4300 BC).



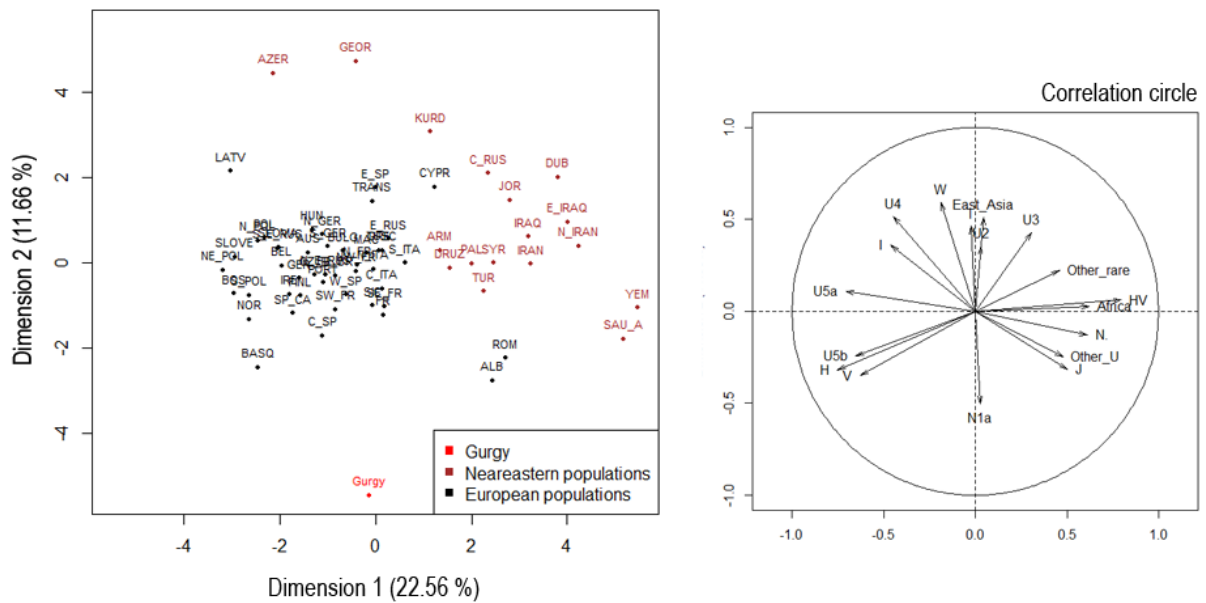
S3 Fig. Map of Gurgy necropolis with characterized haplogroups and haplotypes.



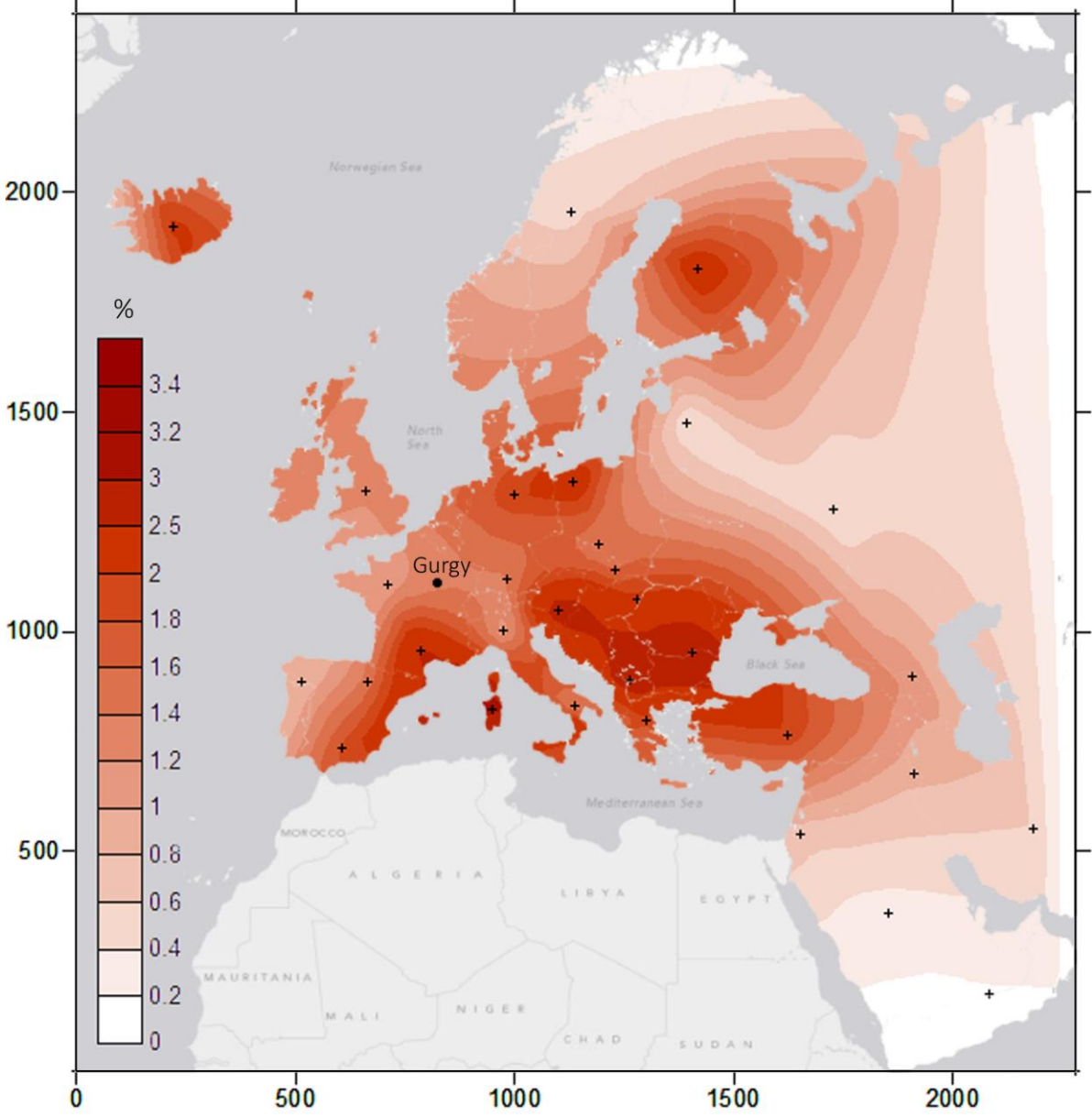
S4 Fig. Multidimensional Scaling Analysis (MDS). Modern dataset (S5 Table).



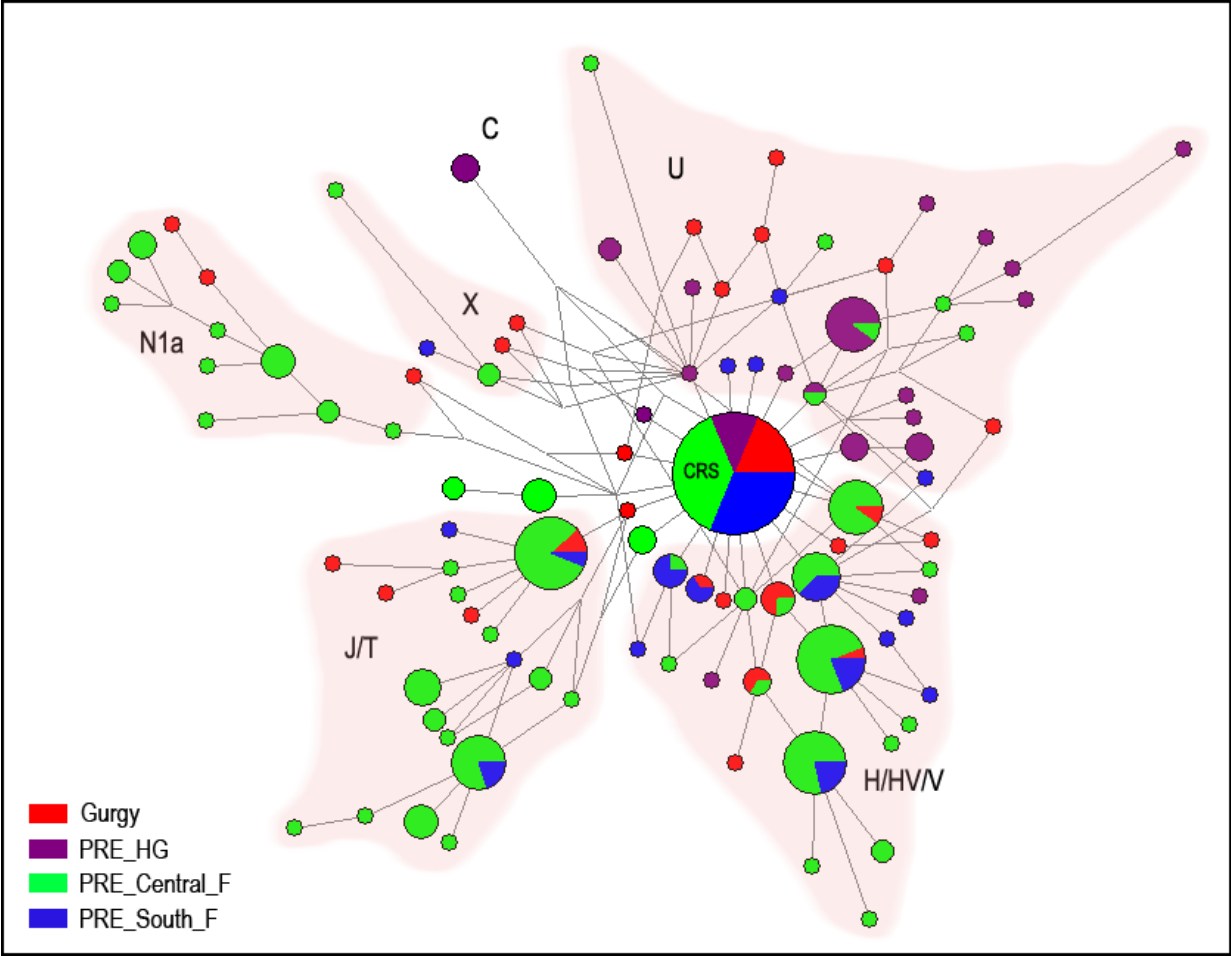
S5 Fig. Principal Component Analysis (PCA). Modern dataset (S5 Table).



S6 Fig. Shared informative haplotypes. Map featuring the frequency distribution of informative haplotypes shared between Gurgy and modern populations (S5 Table).



S7 Fig. Median-joining Network. Performed using the HVSI sequences (nps 16,056–16,380) available for hunter-gatherers and farmers anterior to 4,000 BC (S4 Table).



Supporting Information

Material and Methods

Archaeological site

The archaeological site of Gurgy 'Les Noisats' is located in the department of Yonne, in the southern part of the Paris Basin, France (Rottier et al. 2005) (S1 Figure and S2 Figure). This area is characterized by an abundance of archaeological sites, particularly from prehistoric periods. Gurgy 'Les Noisats' is a necropolis excavated from 2004 to 2007. We performed ¹⁴C dating on 28 human remains, showing that the necropolis was used from 5,000 to 4,000 cal. BC, with a more intense occupation from 4,900 to 4,500 cal. BC (*i.e.*, during French Early/Middle Neolithic transition). From 134 thickly distributed pits, we excavated 128 human skeletons. The skeletons were mainly laid on the left side with limbs hyper-flexed, and in most cases, these remains were oriented North-South.

Archaeological context (S1 Figure and S2 Figure)

To understand the specific cultural features of Gurgy 'les Noisats', it is essential to describe archaeological cultures spatially connected and older and more recent to the Gurgy site, starting with the beginning of the Neolithic period in this region. Mesolithic hunter-gatherers occupied the region currently known as France when Early Neolithic settlers, associated with the Impressa ceramic culture, moved to the Mediterranean coast around 5,800 BC (Whittle 1996; S  n  part 2007). This period marks the emergence of the new subsistence strategy in western Europe and corresponds to the beginning of the Cardial pottery culture in this geographic region (*i.e.*, France). Autochthonous groups from the easternmost French regions, which adopted ceramic traditions from southern France, are described as (i) La Hoguette in Northern Switzerland and southwestern Germany and (ii) Limbourg in Belgium, northeastern France and the Paris Basin (Manen, Mazurie De Keroualin 2003; Demoule 2007). Around 5,200 BC, Early Neolithic Linearbandkeramik culture (LBK) from Central Europe arrived in the Paris Basin with cultural specificities (Jeunesse 1997). From 5,100 BC, an LBK-derived culture, called Ruban   R  cent du Bassin Parisien or RRBP (Constantin, Ilett 1997; Dubouloz 2003), appeared in this region. Although the RRBP presents many characteristics similar to the LBK culture (with rectangular houses, standard simple burials with bodies in contracted position), some instances of more complex burial structures with a step and an alcove (kind of shelter) have been observed in Aisne valley (Thevenet 2004). The end of the Early Neolithic period in the Paris Basin, around 4,900 BC, is characterized by the development of a new culture called Villeneuve-Saint-Germain (VSG) (Constantin, Ilett 1998). VSG funerary aspects were clearly in the continuity of Early Neolithic tradition with bodies observed in pits, lying on the left side in a contracted position with the head facing eastward (Jeunesse 1995b).

Around 4,700 BC monumental funerary structures appeared in the Paris Basin, concomitant with the Cerny culture, resulting in two major types of monuments. The first type of monument is called Structures de Type Passy (STP), associated with long monuments with an

axial symmetry in an east-west orientation (Duhamel, Mordant 1997; Chambon 2003). Between two and ten burials per monument were observed, where the burial pits were situated on an axis or in a peripheral position, and the bodies were laid on their backs in a coffin. The other main funerary tendency observed during this period was Malesherbes burials, comprising individual burials sealed with a megalithic slab on the ground level (Simonin et al. 1997). The bodies were buried in a contracted position with the head facing eastward. Despite differences between these two types of burials, these monuments partially overlapped spatially (STP being more frequent in the East of the Paris Basin, while Malesherbes is more frequent in the West). The without-monument necropolis is a third and more inconspicuous type of funerary profile observed in the Paris Basin, without monument and any structuring of funerary space (Thomas 2011).

In the southern part of France, the first Impressa settlements gave way to Cardial culture around 5,500 BC (Sénépart 2007). These groups were not associated with previous communities and are characterized by a different pottery style with shell-made decorations (cardium). The wide area of the Cardial culture distribution ranges from Italy to southern Spain along Mediterranean coasts. From 4,900 BC, the Chasséen culture showed an important regional diversity and occupied a large part of Southern France (Demoule, Dubouloz, Manolakakis 2007).

Gurgy 'Les Noisats' occupation was initiated at the end of Early Neolithic period and ended during the Middle Neolithic period, in the culturally rich and complex area described above. Despite the cultural diversity of this region, the site practices are rather homogeneous. Gurgy is a necropolis, without any monumental structure, with single (most frequent) and double pits (rarer), where decay in a void was observed. Wooden coffins are noteworthy for a number of burials (Rottier 2007), and could be compared to the Chamblandes cists in western Switzerland (Chambon 2007). Some burials showed alcove features similar to those observed during the RRBP (Thevenet 2004; Rottier et al. 2005). Few grave goods were observed in Gurgy burials, such as fauna (bones, teeth, shells), flint, ochre and rare pottery.

Sampling

We sampled the teeth or bones from the best 102 well-preserved individuals. Because the paleogenetic project of Gurgy 'Les Noisats' was set up during the second year of the site excavation, the burials discovered during the first year were excavated without any specific aDNA care (N=31). Stored in an archaeological warehouse since discovery, the burials were subsequently sampled in 2012 using gloves and masks, and benefited from the specific processing of decontamination (see details below). The other samples (N=71) were collected with all precautions to avoid contamination. Complete or fragmented mandibles, isolated teeth or bone fragments were sampled using gloves and masks and directly deposited in sterile plastic bags, without washing or examination. The samples were immediately stored at -20°C. Excavators in contact with the samples were genotyped (S2 Table), and manipulation traceability was used to trace potential contamination for each sample (S1 Table).

Ancient DNA (aDNA) laboratory conditions

All the genetic analyses were performed in the ancient DNA facilities of the Laboratory of Past Human Populations, UMR PACEA (Université de Bordeaux, Bordeaux, France) in a laboratory dedicated to analyses of aDNA. Pre-PCR procedures were conducted under sterile conditions in an aDNA room (characterized by a high-pressure system, filtered incoming air, UV light irradiation, bleach cleaning of every surface, and laminar flow hood), and the

laboratory equipment and reagents were DNA-free. The workers systematically wore clean-room suits, shoe protection, facemasks, and gloves. DNA isolation, PCR reagent preparation and mixing and DNA extraction were conducted in three distinct rooms of the aDNA-dedicated laboratory. These rooms were spatially distant from the main laboratory, where PCR amplification and subsequent procedures are conducted (at opposite ends of the same building) to avoid contamination from amplified DNA.

Sample preparation and DNA extraction

The teeth were isolated from the mandible in a sterile laminar flow hood. The 31 samples excavated without specific aDNA care were first scraped, cleaned with bleach and subsequently exposed to UV radiation for 20 minutes on each side. The 71 additional remains (supposed non-contaminated) were exposed to UV radiation for 20 minutes on each side. The DNA was extracted using the 'NucleoSpin® Extract II kit' (Macherey-Nagel, Düren, Germany) as previously described (2011), except for the lysis buffer. Each sample was preliminarily reduced to powder and incubated in a lysis buffer (0.5 M EDTA, pH 8, 25 mg/mL proteinase K, and 0.5% *N*-Lauryl sarkosyl) overnight at 55°C. The DNA extraction was performed according to the manufacturer's instructions, and 80 µL was concentrated in Amicon® columns and stored at -20°C.

SNP multiplex design

We performed a multiplex SNP typing designed using MassArray assay design software (version 4.0) to assess DNA conservation for every sample. A total of 28 mitochondrial SNPs and 10 Y chromosome SNPs were targeted. These SNPs facilitated the characterization of the occurrence of specific mutations for given haplogroups. The synthetic primers used for these experiments are listed in S3 Table. We used iPLEXTM Gold technology (Sequenom Inc., San Diego, CA, USA) according to the manufacturer's instructions to conduct MALDI-TOF MS-based SNP genotyping as previously described (Mendisco et al. 2011).

HVS-I analysis

We amplified four overlapping fragments of the mtDNA HVS-I control region. These fragments ranged from 93 to 130 bp, and the following primer pairs were used for PCR amplification: L15,989 and H16,158; L16,112 and H16,258; L16,190 and H16,322; and L16,268 and H16,420 (Kalmár et al. 2000; Gabriel et al. 2001; Adachi et al. 2009). This combination of primers yielded a 392 bp fragment of the HVS-I region (nps 16,009-16,400). The mutations were established according to the revised Cambridge Reference Sequence (rCRS) (Anderson et al. 1981; Andrews et al. 1999). The PCR amplifications were performed in a 25 µL reaction volume containing 6.5 µM MgCl₂, 0.4 µM dNTPs, 0.66 mg/mL BSA, 1 µM each primer, 2.5 µL GeneAmp 10X PCR Buffer, 3 µL DNA extract, and 1.25 U AmpliTaq Gold™. The PCR reactions were run for 40 cycles at 94°C for 45 s, 56°C for 45 s, and 72°C for 45 s. The PCR products were sequenced using Sanger techniques.

Authentication criteria

Endogenous ancient human DNA is difficult to authenticate, mainly due to contamination with modern DNA (Cooper, Poinar 2000). We consequently took all possible precautions to avoid contamination throughout the various steps. From the excavation site to the laboratory, sampling, storing and within laboratory procedures were performed under DNA-free conditions (except for the 31 samples from the first excavation year, see details above). We gathered two to four extracts from at least two distinct samples per human remains for comparison and further analysis. All sequences reported were confirmed using two to three

different DNA extracts for each individual. HVS-I ambiguities were resolved after analyzing multiple sequences originating from at least two amplifications per DNA extract. Consequently, all authentic sequences were deduced from the “consensus” among several sequences from multiple amplification products and extracts. Each individual consensus SNP typing (S8 Table) was deduced from two replicates per extract. Moreover, we systematically assessed whether HVS-I sequences and SNP typing specific to given haplogroups were consistent. All personnel in direct or indirect contact with the remains were genotyped to specifically trace eventual contamination (S2 Table). This contamination traceability and the occurrence of deamination in the sequences confirmed the authenticity of the sequences obtained. Furthermore, Gurgy genetic diversity is similar to other published Neolithic gene pools, with 11 haplotypes (over a total of 27) that have never been described to date in modern European populations.

Additional population samples used in this study

We collected sequences from all published ancient DNA data dating from the Paleolithic to the Late Neolithic periods. We divided these data into two groups: samples anterior and contemporaneous to Gurgy, with an upper-time boundary of 4,000 BC (Fig. 2), and samples posterior to Gurgy (groups referred to as ‘PRE’ and ‘POST’ prefixes, respectively, hereafter and throughout the main text). We fixed the limit of 4000 BC to observe admixture effects on Gurgy and (dis)continuity from Gurgy to later populations. We further defined three subsets within each group: hunter-gatherers, Neolithic farmers from Central Europe and Neolithic farmers from Southern Europe (‘HG’, ‘Central_F’ and ‘South_F’ suffixes, respectively, S4 Table). In summary, the following abbreviations were used in the text: PRE_HG (N=41), PRE_Central_F (N=147), PRE_South_F (N=56) (Fig. 2), POST_HG (N=30), POST_Central_F (N=28) and POST_South_F (N=49). Table S4 shows the dates published for the samples used either in BC or BP. We did not use the three individuals from Prissé-la-Charrière (Deguilloux et al. 2010) because the attribution of these individuals to one group or another was not clear. In addition, we considered six ancient populations whose sample sizes were at least 20 sequences (for statistical purposes): Derenburg (N=22 (Haak et al. 2005; Haak et al. 2010)), Halberstadt (N=31 (Haak et al. 2005; Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013)), Karsdorf (N=23 (Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013)), Salzmünde (N=32 (Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013)), Los Cascajos (N=27 (Hervella et al. 2012)) and Les Treilles (N=29 (Lacan et al. 2011a)). Moreover, we gathered a database of 20,535 mitochondrial sequences from 78 modern European and Near East populations (S5 Table). Only available sequences spanning nps 16,024 - 16,380 were retained. The populations were distinguished according to ethnicity, language, culture and geography.

F_{ST} and Multidimensional Scaling (MDS) Analyses

Population-specific pairwise genetic distances (F_{ST}) were calculated with Arlequin software version 3.5.1.2 (Excoffier, Laval, Schneider 2005) using a Kimura 2 parameter model (Kimura 1980) and a gamma distribution of 0.205 (Ho, Endicott 2008) (S10 Table). We used the software R version 3.1.2 (Pumpkin Helmet) to perform two-dimensional MDS to display F_{ST} values between Gurgy and the ancient dataset on one hand (Fig. 2) and the modern dataset on the other hand (S4 Figure).

Principal Component Analysis (PCA)

We performed classical PCAs from haplogroup frequencies using R version 3.1.2 (Pumpkin Helmet). Because haplogroup frequencies were not available for every modern population, we constituted a specific database of 14,304 individuals from 58 modern populations (S5

Table). We also used the six ancient groups and the seven ancient populations cited above. We considered the major European and Near Eastern haplogroups, *i.e.*, H, HV, V, J, T, K, N*, N1a, X, I, W, U2, U4, U5a, U5b, and other U. We also considered East Asian (A, B, C, D, F, G and Z) and African haplogroups (L and M1) and an additional group containing all other rare haplogroups (Fig. 1, S5 Figure).

Median-joining network

A median-joining network was constructed using the mitochondrial sequences anterior to 4,000 BC for nps 16,056-16,380 with NETWORK 4.6.1.3. (2004-2015 Fluxus Technology Ltd.). Sequences of short lengths (noted with ** on S4 Table) were removed.

Shared Haplotype Analysis

We built a new modern database to calculate the percentage of shared haplotypes between Gurgy and modern European populations. We created 31 groups ranging from 400 to 800 samples, with a mean of 622 (S7 Table). Because Bulgarian (Karachanak et al. 2012) and Scottish (Helgason et al. 2001) population samples were too large compared with the other samples, we randomly selected 1/3 and 1/4 of the sequences, respectively (marked with an asterisk on the S11 Table). These sets were distinguished according to ethnicity, language, culture and geography. The percentage of shared informative haplotype was calculated, and a map was generated using Surfer® 12 software (Golden Software, Inc.).

References

1. Rottier S, Mordant C, Chambon P, Thevenet C. Découverte de plus d'une centaine de sépultures du Néolithique moyen à Gurgy, les Noisats (Yonne). Bulletin de la Société préhistorique française. 2005; 102: 641-645.
2. Sénépart I. Premiers bergers et paysans des côtes méditerranéennes (5800-4500). In: Demoule J-P, editor. La révolution néolithique en France. Paris: La découverte; 2007. pp. 26-41.
3. Whittle AW. Europe in the Neolithic: the creation of new worlds: Cambridge University Press; 1996. 443 p.
4. Demoule J-P. De l'Europe centrale au Bassin parisien (5200-4400). In: Demoule J-P, editor. La révolution néolithique en France. Paris: La découverte; 2007. pp. 42-59.
5. Manen C, Mazurie De Keroualin K. Les concepts «La Hoguette» et «Limbourg»: un bilan des données. In: Besse M, Stahl Gretsche L-I, Curdy P, editors. ConstellaSion, Hommage à Alain Gallay. Lausanne: Cahiers d'archéologie romande 95; 2003.
6. Jeunesse C. Pratiques funéraires au néolithique ancien: sépultures et nécropoles des sociétés danubiennes (5500/-4900 av. J.-C.): Editions Errance; 1997.
7. Dubouloz J. Datation absolue du premier Néolithique du Bassin parisien: complément et relecture des données RRBP et VSG. Bulletin de la Société préhistorique française. 2003; 100: 671-689.
8. Constantin C, Ilett M. Une étape finale dans le Rubané récent du Bassin parisien. In: Jeunesse C, editor. Le Néolithique danubien et ses marges entre Rhin et Seine. Actes du 22e Colloque interrégional sur le Néolithique (27-29 octobre 1995, Strasbourg); 1997. pp. 207-300.

9. Thevenet C. Une relecture des pratiques funéraires du Rubané récent et final du Bassin parisien: l'exemple des fosses sépulcrales dans la vallée de l'Aisne. *Bulletin de la Société préhistorique française*. 2004; 101: 815-826.
10. Constantin C, Ilett M. Culture de Blicquy-Villeneuve-Saint-Germain, rapports chronologiques avec les cultures rhénanes. *Anthropologie et préhistoire*. 1998; 109: 207-216.
11. Jeunesse C. Les groupes régionaux occidentaux du Rubané (Rhin et Bassin parisien) à travers les pratiques funéraires. *Gallia préhistoire*. 1995; 37: 115-154.
12. Chambon P. Revoir Passy à la lumière de Balloy: les nécropoles monumentales Cerny du bassin Seine-Yonne. *Bulletin de la Société préhistorique française*. 2003: 505-515.
13. Duhamel P, Mordant D. Les nécropoles monumentales Cerny du bassin Seine-Yonne. *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*. 1997: 481-488.
14. Simonin D, Bach S, Richard G, Vintrou J. Les sépultures sous dalle de type Malesherbes et la nécropole d'Orville. *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*. 1997: 341-379.
15. Thomas A. Identités funéraires, variants biologiques et facteurs chronologiques : une nouvelle perception de contexte culturel et social du Cerny (Bassin parisien, 4700-4300 avant J.-C.): PhD thesis, Bordeaux 1. 2011. 788 p.
16. Demoule J-P, Dubouloz J, Manolakakis L. L'émergence des premières sociétés complexes (4500-3500). In: Demoule J-P, editor. *La révolution néolithique en France*. Paris: La découverte; 2007. pp. 60-77.
17. Rottier S. L'architecture funéraire des sépultures du Néolithique moyen des Noisats à Gurgy (Yonne, France). Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental. 2007: 99-107.
18. Chambon P (2007) Des Chamblandes au centre de la France ? In: Moinat P, Chambon P, editors. *Les cistes de Chamblandes et la place des coffres dans les pratiques funéraires du Néolithique moyen occidental*. Actes du colloques de Lausanne, 12 et 13 mai 2006: Cahiers d'archéologie romande 110 et Société préhistorique française XLIII. pp. 75-89.
19. Mendisco F, Keyser C, Hollard C, Seldes V, Nielsen AE, et al. Application of the iPLEXTM Gold SNP genotyping method for the analysis of Amerindian ancient DNA samples: Benefits for ancient population studies. *Electrophoresis*. 2011; 32: 386-393.
20. Gabriel MN, Huffine EF, Ryan JH, Holland MM, Parsons TJ. Improved MtDNA sequence analysis of forensic remains using a " mini-primer set" amplification strategy. *Journal of Forensic Sciences*. 2001: 247-253.
21. Adachi N, Shinoda Ki, Umetsu K, Matsumura H. Mitochondrial DNA analysis of Jomon skeletons from the Funadomari site, Hokkaido, and its implication for the origins of Native American. *American journal of physical anthropology*. 2009; 138: 255-265.
22. Kalmár T, Bachrati CZ, Marcsik A, Raskó I. A simple and efficient method for PCR amplifiable DNA extraction from ancient bones. *Nucleic Acids Research*. 2000; 28: e67.
23. Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, De Bruijn M, Coulson AR, et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. 1981.
24. Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM, et al. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature genetics*. 1999; 23: 147-147.

25. Cooper A, Poinar HN. Ancient DNA: Do It Right or Not at All. *Science*. 2000; 289: 1139.
26. Deguilloux M-F, Soler L, Pemonge M-H, Scarre C, Jousaume R, et al. News from the west: Ancient DNA from a French megalithic burial chamber. *American Journal of Physical Anthropology*. 2010; 144: 108-118.
27. Haak W, Forster P, Bramanti B, Matsumura S, Brandt G, et al. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science*. 2005; 310: 1016-1018.
28. Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, et al. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology*. 2010; 8: e1000536.
29. Brotherton P, Haak W, Templeton J, Brandt G, Soubrier J, et al. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. *Nature communications*. 2013; 4: 1764.
30. Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, et al. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science*. 2013; 342: 257-261.
31. Hervella M, Izagirre N, Alonso S, Fregel R, Alonso A, et al. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One*. 2012; 7: e34417.
32. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011; 108: 9788-9791.
33. Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*. 2005; 1: 47.
34. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*. 1980; 16: 111-120.
35. Ho SY, Endicott P. The crucial role of calibration in molecular date estimates for the peopling of the Americas. *American Journal of Human Genetics*. 2008; 83: 142-146.
36. Karachanak S, Carossa V, Nesheva D, Olivieri A, Pala M, et al. Bulgarians vs the other European populations: a mitochondrial DNA perspective. *International Journal of Legal Medicine*. 2012; 126: 497-503.
37. Helgason A, Hickey E, Goodacre S, Bosnes V, Stefánsson K, et al. mtDNA and the islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry. *The American Journal of Human Genetics*. 2001; 68: 723-737.

S1 Table. Gurgy aDNA results.

Individual	Sex	Age	Excavation date	Sampled with precaution against contamination	Manipulators / Archaeologists (ref Table S2)	cal. BP dating 14C	cal. BC dating 14C according to Stuiver and van der Plicht (eds) Intcal 2004	Laboratory code	Anatomical description	mt SNP **	SNP Hg	HVS-I sequence	HVS-I Hg
GLN 201	Male	Adult	2004	No	A1, A5, A15, A19, A28, M2, M3, M4, M6	6070 ± 45	5199-4845	Lyon-5872(SacA-14820)	RM ₁ , RM ₂	10550G 11467G 12705C	K		
GLN 202	Male	Adult	2004	No	A1, A5, A6, A8, A15, A28, A29, M2, M3, M4	5610 ± 40	4520-4355	Lyon-4447(SacA-8630)	LM ²	2706A 3010A 12705C 14766C	H1	16291T	H1
GLN 204		Non-adult	2004	No	A1, A3, A15, A25, A28, A29, M2, M3, M4				Rdm ² , Ldm ²	2706A 12705C 14766C	H	16209C	H
GLN 206		Non-adult	2004	No					Ldm ²				
GLN 207A	Male	Adult	2004	No		5335 ± 35	4317-4046	Lyon-4674(SacA-9826)	RM ² , RM ³				
GLN 207B	Female	Adult	2004	No					LM ¹ , RM ²				
GLN 208		Non-adult	2004	No					Rdm ₂ , Ldm ₂				
GLN 209	Male	Adult	2004	No		5675 ± 40	4597-4449	Lyon-6372(SacA-17082)	RM ₃				
GLN 210		Non-adult	2004	No	A1, A3, A15, A24, A28, M2, M3, M4				RM ¹ , LM ¹	11467G 12705C 13617C	U5	16183C 16189C 16270T	U5
GLN 211A		Non-adult	2004	No					Rdm ² , Ldm ²				
GLN 211B		Non-adult	2004	No					RI ₁ , LI ₁ , LM ₁				
GLN 212	Female	Adult	2005	Yes	A24, M2, M3, M4				LM ₁	2705A 3010A 7028C 11719G 12705C 14766C	H1		
GLN 213	Female	15-19	2005	Yes		5955 ± 40	4795-4616	Lyon-6373(SacA-17083)	LC', LM ¹				
GLN 214		9-10 ?	2005	Yes	A8, A24, A30, M2, M3, M4				RM ¹ , RM ²	2706A 6776C 7028C 11719G 12705C 14766C	H3	16235G	H3
GLN 215A		10-12 ?	2005	Yes					LM ¹				
GLN 215B		Non-adult	2006	Yes	A19, A24, M2, M3, M4				LP ₁	3010A 12612G 12705C	J1	16069T 16126C	J
GLN 216	Male	Adult	2005	Yes		5870 ± 40	4829-4623	Lyon-5873(SacA-14821)	LP ¹				
GLN 220	Male	Adult	2006	Yes	A24, M2, M3, M4	5635 ± 35	4539-4367	Lyon-4680(SacA-9832)	RM ₂ , RM ₃	10238C 13780G	N1a	16129A 16172C 16223T 16320T 16355T 16391A	N1a
GLN 221B	Male	Adult	2005	Yes		5910 ± 50	4906-4689	Lyon-4445(SacA-8628)	LM ₁				
GLN 223		Non-adult 8-10	2004	No	A1, A3, A15, A18, A20, A24, A28, M2, M3, M4	5795 ± 45	4765-4540	Lyon-5875(SacA-14823)	LM ₁	11467G 12705C 13617C	U5		
GLN 224	Male	Adult	2004	No					LM ¹ , LM ²				
GLN 225	Female	Adult	2005	Yes	A18, A20, A24, M2, M3, M4				LM ₁	4580A 11719G 12705C 14766C	V	16298C	V
GLN 226		inf1?	2007	Yes					Ldm ₂ , Rdm ₂				
GLN 227		Non-adult	2006	Yes	A24, M2, M3, M4				Ldm ₁ , Ldm ₂	2706A 6776C 7028C 11719G 12705C 14766C	H3	CRS	H3
GLN 229		Non-adult	2004	No	A1, A3, A4, A15, A23, A28, M2, M3, M4				RM ₁ , RM ₂	10550G 11467G 12705C	K	16224C 16311C	K
GLN 231A	Male	Adult	2007	Yes	A13, A24, M2, M3, M4				LP ² , LM ¹	12612G 12705C	J	16069T 16071T 16126C 16193T 16278T	J
GLN 231B		Non-adult	2007	Yes	A13, M2, M3, M4				Rdm ¹ , Rdm ²	11332T 11467G 12705C	U4		
GLN 232B	Female	Adult	2007	Yes	A24, A26, M2, M3, M4	5765 ± 40	4713-4504	Lyon-6376(SacA-17086)	LM ²	2706A 7028C 11719G 12705C 14766C	H		
GLN 232C		inf1?	2007	Yes	A24, A26, M2, M3, M4				Ldm ¹ , Ldm ²	10550G 11467G 12705C	K		
GLN 236A	Female	Adult	2006	Yes					RP ²				
GLN 236B		Non-adult	2006	Yes	A24, M2, M3, M4				Ldm ₁ , Ldm ²	1888A 12705C	T		
GLN 237A	indet.	Adult	2006	Yes		5915 ± 45	4899-4706	Lyon-5879(SacA-14827)	LM ₁				
GLN 237B		Non-adult	2006	Yes					Ldm ₁ , Ldm ₂				
GLN 240	Male	Adult	2005	Yes		5820 ± 40	4781-4551	Lyon-5878(SacA-14826)	LM ₂ , LM ₃				
GLN 241	Male	Adult	2005	Yes	A24, M2, M3, M4				RI ² , RC ¹ , RM ¹	10238C	N1a	16172C 16223T 16320T 16355T 16382T	N1a
GLN 242	Male	Adult	2005	Yes	A6, A24, M2, M3, M4	5640 ± 45	4546-4362	Lyon-5877(SacA-14825)	LM ₂ , LM ₃	10550G 11467G 12705C	K		
GLN 243A	Male	Adult	2005	Yes	A21, A24, M1, M2, M3, M4, M5	5870 ± 40	4829-4623	Lyon-4444(SacA-8627)	LM ₁ , LM ₂	3010A 7028C 10873T 12705C 14766C	H1	CRS	H1
GLN 243B	Female	Adult	2005	Yes	A21, A24, M1, M2, M3, M4, M5	5855 ± 40	4795-4616	Lyon-4446(SacA-8629)	LM ₁ , LM ₂	6371T	X	16189C 16223T 16278T	X2b
GLN 244		Non-adult	2004	No	A1, A3, A8, A15, A28, A29, M2, M3, M4, M6				Rdm ₁	10550G 11467G 12705C	K	16224C	K
GLN 245A		inf1	2005	Yes	A24, M2, M3, M4				Ldc,, Ldm ₁ , Ldm ₂	10550G 11467G 12705C	K	16224C	K
GLN 245B	Male	Adult	2005	Yes	A24, M2, M3, M4				LM ₂ , LM ₃	10550G 11467G 12705C	K	16224C	K
GLN 246	Female	Adult	2005	Yes	A17, A24, M2, M3, M4				LM ³ , LM ₃	2706A 6776C 7028C 11719G 12705C 14766C	H3	CRS	H3
GLN 248	indet.	Adult	2004	No	A1, A5, A14, A15, A17, A28, M2, M3, M4, M6	5303 ± 49	4316-3984	Ly-12933	RM ¹ , LM ₁	11467G 12705C	U	16093C 16189C 16270T	U5b
GLN 249	indet.	Old adult	2005	Yes	A24, M2, M3, M4				RM ₂	11467G 12705C	U	16224C 16256T 16270T	U5
GLN 250	Male	Old adult	2005	Yes		6020 ± 45	5025-4794	Lyon-5876(SacA-14824)	RM ²				
GLN 251	Female	Adult	2004	No	A1, A5, A15, A19, A28, A29, M2, M3, M4				femur fragment	12612G 12705C	J	16069T 16193T 16362C	J2
GLN 253	Male	Adult	2004	No		5280 ± 40	4235-3984	Lyon-4673(SacA-9825)	LM ₁ , RM ₁				
GLN 254		Non-adult	2004	No	A1, A3, A6, A15, A16, A28, M2, M3, M4, M6				Rdm ₂	6371T	X	16093C 16189C 16278T	X
GLN 255	Male	Adult	2006	Yes	A19, A24, M2, M3, M4	5775 ± 40	4718-4532	Lyon-6375(SacA-17085)	RP ₁ , RP ₂	2706A 3010A 7028C 11719G 12705C 14766C	H1	CRS	H1
GLN 256	indet.	Old adult	2005	Yes	A24, M2, M3, M4				LM ¹ , LM ²	2706A 3010A 7028C 11719G 12705C 14766C	H1	CRS	H1
GLN 257	Male	Adult	2005	Yes		5855 ± 55	4826-4609	Lyon-5881(SacA-14829)	LM ¹ , LM ²				
GLN 258		inf1/2?	2005	Yes	A6, A24, M2, M3, M4				Ldm ₂ , Ldm ² , LM ¹	10550G 11467G 12705C	K		
GLN 260	indet.	Adult	2005	Yes	A27, M2, M3, M4				LM ³	10238C 13780G	N1a	16172C 16223T 16234T 16248T 16320T	N1a
GLN 261	Male	Adult	2005	Yes					LC,, LP ₁				
GLN 262		inf2?	2005	Yes					Ldm ² , Rdm ²				
GLN 263	Female	Adult	2005	Yes		6060 ± 50	5199-4838	Lyon-5880(SacA-14828)	LM ₃				

GLN 264	Female	Adult	2004	No	A1, A4, A5, A8, A10, A15, A28, M2, M3, M4, M6				LM ² , RM ³	3010A 12612G 12705C	H1	CRS	H1
GLN 265	Male	Adult	2006	Yes					bone fragment				
GLN 266	Male	Adult	2006	Yes					LP ₁ , LP ₂				
GLN 268A		Non-adult	2004	No					Rdm ₂ , Ldm ₂				
GLN 268B		Non-adult	2004	No					LM ₁				
GLN 269	Female	Adult	2006	Yes	A24, M2, M3, M4				LM ₁ , LM ₂	2706A 6776C 7028C 11719G 12705C 14766C	H3		
GLN 270A	indet.	Adult	2006	Yes	A11, A18, M2, M3, M4				LM ₁ , RM ₁	11467G 12705C 13617C	U5	16129A 16183C 16189C 16270T 16362C	U5b2b1a
GLN 276	Male	Adult	2006	Yes	A24, M2, M3, M4				RM ₁ , RP ₂	10550G 11467G 12705C	K	16093C 16224C 16234T	K
GLN 277	indet.	Non-adult	2004	No	A1, A3, A15, A19, A28, M2, M3, M4				RM ¹ , LM ¹	12612G 12705C	J		
GLN 279		Non-adult	2006	Yes					Ldm ² , Rdm ²				
GLN 280	Male	Adult	2006	Yes	A12, A24, M2, M3, M4				LP ¹ , LP ²	2706A 7028C 11719G 12705C 14766C	H		
GLN 282		inf2?	2005	Yes	A18, A24, M2, M3, M4				Ldm ₂ , LM ₁	2706A 3010A 7028C 11719G 12705C 14766C	H1		
GLN 283	Female	Adult		No					RM ³				
GLN 284	Female	Adult	2004	No					LM ¹ , RM ¹				
GLN 285A	Male	inf1	2004	No	A1, A3, A8, A15, A28, A29, M2, M3, M4				LM ¹ , RM ³	10550G 11467G 12705C	K	16093C 16224C	K
GLN 285B		Non-adult	2004	No	A1, A3, A8, A15, A28, A29, M2, M3, M5				Ldi ¹ , Rdm ²	12705C 14766C	V	16291T 16298C	V
GLN 286		Non-adult	2004	No	A1, A3, A4, A15, A28, M2, M3, M4				Ldm ₂ , Ldm ²	1888A 12705C	T	16126C	T
GLN 287	indet.	Adult size	2005	Yes	A17, A24, M2, M3, M4				LC, LM ₁	11467G 12705C	U	16183C 16189C 16234T	U
GLN 288	indet.	Adult	2005	Yes					RP ¹ , LM ₂				
GLN 289B	Female	Adult	2004	No	A1, A5, A8, A15, A19, A28, M2, M3, M4	5773 ± 58	4772-4462	Ly-12934	RM ₂ , LM ₂	10550G 11467G 12705C	K	16093C 16224C	K
GLN 291	Male	Adult	2006	Yes					LM ₁ , LM ₂				
GLN 292	Female	Adult	2006	Yes	A24, M2, M3, M4				LC', LP ₁	2706A 7028C 11719G 12705C 14766C	H1	CRS	H1
GLN 294	Male	Adult	2005	Yes	A24, A27, M2, M3, M4				LM ₂ , LM ₃	11467G 12705C 13617C	U5		
GLN 296	Male	Adult	2004	No		5449 ± 47	4357-4170	Ly-12935	RM ₂				
GLN 297		Non-adult	2006	Yes					Ldc, Ldm ₁ , Ldm ₂				
GLN 298	indet.	Adult	2006	Yes					Li ₂ , LC,				
GLN 299	indet.	Adult size	2006	Yes	A8, A24, M2, M3, M4				LM ₁ , LM ₂	3010A 12612G 12705C	J1	16069T 16126C	J1
GLN 300	Male	Adult	2006	Yes					LM ¹ , LM ²				
GLN 301		10-14	2005	Yes		5790 ± 40	4722-4542	Lyon-4448(SacA-8631)	LM ²				
GLN 302	Male	Adult	2007	Yes					LP ² , LP ₂				
GLN 304	indet.	Adult size	2004	No					LM ₂ , LM ₃				
GLN 305	indet.	Adult	2005	Yes	A22, M2, M3, M4				LC,	12612G 12705C	J	16069T 16126C 16261T	J1
GLN 306		inf2?	2005	Yes					Li ² , C'				
GLN 307		inf1?	2005	Yes					Ldi ² , Li ¹ , Li ² , LC'				
GLN 308		10-14	2005	Yes					LC', LP ¹				
GLN 310B	indet.	Adult	2005	Yes					LM ₂ , LM ₃				
GLN 311	indet.	Adult	2005	Yes	A2, A24, M2, M3, M4				LM ₁ , LM ₂	11467G 12705C 13617C	U5	16183C 16189C	U5
GLN 312	indet.	Adult	2005	Yes	A2, A7, A24, M2, M3, M4				LC,	2706A 7028C 11719G 12705C 14766C	H	CRS	H
GLN 313		inf2?	2005	Yes	A7, A27, M2, M3, M4				Ri ²	2706A 7028C 11719G 12705C 14766C	H	16234T	H
GLN 315	Female	Adult	2006	Yes	A9, A24, M2, M3, M4	5945 ± 50	4943-4715	Lyon-5874(SacA-14822)	LM ₃	2706A 3010A 7028C 11719G 12705C 14766C	H1	CRS	H1
GLN 317	Male	Adult	2006	Yes	A18, A24, M1, M2, M3, M4, M5	5815 ± 45	4784-4546	Lyon-4449(SacA-8632)	LP ₂	2706A 7028C 10873T 11719G 12705C 14766C	H		
GLN 319	Male	Adult	2007	Yes		5610 ± 40	4520-4355	Lyon-4926(SacA-10414)	LP ₁ , LP ₂				
GLN 320	Male	Adult	2007	Yes					monoradicular tooth				
GLN 322		inf1?	2007	Yes	A17, A21, A24, M2, M3, M4				Ldm ₁ , Ldm ₂	2706A 3010A 12705C 14766C	H1		
GLN 325	Female	Adult	2007	Yes		6030 ± 45	5041-4800	Lyon-5883(SacA-14831)	LP ₂				
GLN 326		inf1	2007	Yes					Ldm ₂ , LM ²				

** SNP characterizing L2*, L3*, M* and N* are not shown because they are present on each individual as an ancestral lineage (see Table S8)

Individuals with SNP and HVS-I data
Individuals with SNP data

S2 Table. Manipulators genetic data.

Name	Code	HVS-I Haplotype	SNP	Haplogroup SNP	Haplogroup
Manipulator 1	M1	16209C			H
Manipulator 2	M2	16093C, 16189T, 16270T, 16274A			U5
Manipulator 3	M3	16189C, 16234T			H
Manipulator 4	M4	16069T, 16126C, 16145A	3010A, 10873T, 12612G, 12705C	J1	J1c*
Manipulator 5	M5	CRS			H / U
Manipulator 6	M6	16256T, 16270T			U5a
Archaeologist 1	A1	16051G, 16092C, 16129C, 16183C, 16189C, 16362C	10873T, 11467G, 12705C	U	U2e
Archaeologist 2	A2	16189C, 16292T, 16356C			H(1b?)
Archaeologist 3	A3	16356C	10873T, 11332T, 11467G, 12705C	U4	U4
Archaeologist 4	A4	16126C, 16261T, 16294T, 16296T	1888A, 10873T, 12705C	T	T2
Archaeologist 5	A5	16354T	2706A, 10873T, 12705C, 14766C	H	H2a1
Archaeologist 6	A6	16114A, 16183C, 16189C, 16270T			U5
Archaeologist 7	A7	16051G, 16092C, 16129C, 16189C, 16270T, 16311C, 16336A	10873T, 11467G, 12705C	U	U2
Archaeologist 8	A8	16063C, 16069T, 16126C	3010A, 10873T, 12612G, 12705C	J1	J1c3f
Archaeologist 9	A9	16189C, 16270T, 16311C, 16336A	10873T, 11467G, 12705C, 13617C	U5	U5b*
Archaeologist 10	A10	16189C			H / U
Archaeologist 11	A11	16278T, 16311C			HV*
Archaeologist 12	A12	16256T, 16270T, 16399G, 16411T			U5a1
Archaeologist 13	A13	16180G, 16411G, 16412T			H ?
Archaeologist 14	A14	16111T, 16304C			H5
Archaeologist 15	A15	16224C, 16311C, 16319A			K1b1a
Archaeologist 16	A16	16224C, 16249C, 16311C	10550G, 10873T, 11467G, 12705C	K	K
Archaeologist 17	A17	16172C, 16298C	11719G, 12705C, 14766C	HV	V
Archaeologist 18	A18	16189C, 16270T, 16362C	10873T, 11467G, 12705C, 13617C	U5	U5
Archaeologist 19	A19	16069T, 16126C, 16301T			J1*
Archaeologist 20	A20	16136C			H
Archaeologist 21	A21	CRS			H / U
Archaeologist 22	A22	16192T, 16256T, 16270T	10873T, 11467G, 12705C, 13617C	U5	U5a
Archaeologist 23	A23	16129A, 16157C, 16223T	10034C, 10873T, 13780G	I	I
Archaeologist 24	A24	16069T, 16126C, 16193T, 16278G	12612G, 12705C	J	J2b
Archaeologist 25	A25	CRS			H / U
Archaeologist 26	A26	16093C, 16224C, 16311C	10550G, 10873T, 11467G, 12705C	K	K1
Archaeologist 27	A27	16126C, 16294T, 16296T, 16304C			T2b
Archaeologist 28	A28	16291T	3010A, 10873T, 14766C	H1	H
Archaeologist 29	A29	CRS	2706A, 10873T, 12705C, 14766C	H	H
Archaeologist 30	A30	16126T, 16294T, 16296T, 16304C			T2b

S3 Table. SNP primers.

SNP	Second PCR primer	First PCR primer	Amplicon length (bp)	SBE unextended primer (UEP)	UEP direction
Mitochondrial SNPs					
A_4248	acgttggatgACCACTCACCTAGCAATTAC	acgttggatgCAGACATATTTCTTAGGTTTG	108	TACCCATTACAATCTCCAGCAT	F
B_8280	acgttggatgGTATTTACCCCTATAGCACCC	acgttggatgCTGTAAAGAGGTGTGGTTC	119	ACCCATAGCACCCCCTCTA	F
C_13263	acgttggatgATCGTAGCCTTCTCCACTTC	acgttggatgAGGAATGCTAGGTGGTGTG	100	cGCCTTCTCCACTCAAGTCA	F
D_5178	acgttggatgTTAAACTCCAGCACCCAGAC	acgttggatgGGTGGATGGAAATTAAGGTG	101	AGGGTGTATGTCATGTTA	F
D_5178	acgttggatgTTAAACTCCAGCACCCAGAC	acgttggatgGGTGGATGGAAATTAAGGTG	101	TACTACTATCTCCACCTGAAACAAG	F
H_2706	acgttggatgCATAGGCTCTCTCGTCTTG	acgttggatgAGGGTTCAGCTGTCTCTTAC	109	GTCTTCTCGTCTTGTGTGT	R
H_7028	acgttggatgGACATCGTACTACACGACAC	acgttggatgATGATGGCAAATACAGCTCC	100	GACACGFACTAGCTGTAGC	F
H1_3010	acgttggatgCGAACCTTTAATAGCGGCTG	acgttggatgTAGGGTTACGACCTCGATG	84	TTTAATAGCGGCTGCACCAT	R
H3_6776	acgttggatgCCTTCTAGGGTTATCTGTG	acgttggatgGGAGGTGAAATATGCTCGTG	100	TTATCGGTGAGCACACCA	F
HV_14766	acgttggatgACAAAGAACCAATGACCCC	acgttggatgGGGAGTTCGATGAAATGATG	97	ACCCCAATACGCAAAA	F
I_10034	acgttggatgAATAGTACGGTTAACTTCC	acgttggatgGTAAAGGCTAGGAGGGTGTG	120	CCTTAACTTCCAATTAAGTAC	F
I_10034	acgttggatgAATAGTACGGTTAACTTCC	acgttggatgGTAAAGGCTAGGAGGGTGTG	120	TACCGTTAACTTCCAATTAAGTAC	F
J_12612	acgttggatgCCTCTCCTAAGCTTCAAAC	acgttggatgCTATGATGGACCATGTAACG	100	cTCTCCATAATATTCACTCCCTGT	F
K_10550	acgttggatgGGAATACTAGTATATCGCTC	acgttggatgTTGAGGGTATGAGAGTACG	118	gggcTCGCTCACACCTCAT	F
L2_2885	acgttggatgAGACTTCACCAAGCAAAGCC	acgttggatgTCCCTAGCGTAACTTGTTC	97	TTCTACCACTCAAATAAGAAAGGT	R
L3_3594	acgttggatgTTCTACTATGAACCCCTCTC	acgttggatgAGTAAACGGCTAGGCTAGAG	116	CCCCCTCCCCATACCCAAACCCCTGGT	F
M_10400	acgttggatgTCTGGCCTATGAGTGACTAC	acgttggatgGAGTGCATAACTATCTGTTTG	101	ACAAAAAGGATTAAGACTGAAC	F
N_10873	acgttggatgGGGAACGCTAAATAGGTTG	acgttggatgATCAACACACCACCCACAG	108	TGTTGATTTGGTTAAAAAATAGTAG	R
NI_10238	acgttggatgGGTAAAGGGAGGGCAATTTCC	acgttggatgCGTTCCTTCTCCATAAA	100	TTCTAGACTCAAATAAAGAAAGGT	R
NIa_13780	acgttggatgAACAACAATTTCCCGCATC	acgttggatgAGTCTTAGAAAGTGACAGC	106	CCCCTTCCAAACAACA	F
R_12705	acgttggatgCAGACCCAAACATTAATCAG	acgttggatgGGTGTGATCGCGTAACTAAG	101	TCAGTCTTCAAATATCTACTCAT	F
R_12705	acgttggatgCAGACCCAAACATTAATCAG	acgttggatgGGTGTGATCGCGTAACTAAG	101	AACATAAGATTAGTATGGTAATTAGGAA	R
R0_11719	acgttggatgCGCAGTCACTTCTCAATATCG	acgttggatgGAGTGCCTGATGTTGAG	100	ggcgATAATCGCCACGGG	F
R0_11719	acgttggatgGAGTGCCTGATGTTGAG	acgttggatgCGCAGTCACTTCTCAATATCG	100	GGCAGATAAGTATGAGGATGTAAG	R
R9_13928	acgttggatgGGTTTGGCTCGTAAAGAGG	acgttggatgTCTCCACATACTCGGATTC	98	GTGGGTGTGTGATG	R
T_1888	acgttggatgTAGGTAGCTCGTCTGGTTTC	acgttggatgCTAACCCCTATACCTTCTGC	113	GGGGTCTTAGCTTTGG	R
U_11467	acgttggatgGGTTGAGATGAGTGTGAGG	acgttggatgCGCTGGGTCAATAGTACTTG	100	ACCATAGCCGCTAGTGT	R
U4_11332	acgttggatgCTCACTGCCAAGAACTATC	acgttggatgGGAGTCCGTAAAGAGGATC	117	CAAGAATATCAAACCTCTGAGC	F
U5_13617	acgttggatgTTACTCTCATCGCTACCTCC	acgttggatgAAGCGAGGTTGACCTGTAG	99	GCGCCTATAGCACTCGAATAAT	F
V_4580	acgttggatgACCTGAGTGGCCTAGAAAT	acgttggatgACTTGTAGGCACTCTCTGTG	111	tAGTAGGCCTAGAAATAAACAT	F
W_3505	acgttggatgACCAAAAGACCCCTAAAACC	acgttggatgTAGAAGAGCGATGGTGAAG	104	TAAAACCCGCCCATCT	F
W_8994	acgttggatgTCGAAACCATCAACCTACTC	acgttggatgGTGGCTGCAATGTTAG	94	gggaATTCAACCAATAAGCCCT	F
X_6371	acgttggatgCCGTAGACCTAACCATCTTC	acgttggatgGTGATGAAATGATGGCCCC	93	ACCTAGCAGGTGTCTC	F
Y chromosome SNPs					
E_L537	acgttggatgTGCTGCTTTTTGAGAGGAG	acgttggatgACGTGAGCCATTGTAGACAG	110	TTTTGAGAGGAGATTAGGA	F
E1b1b_M215	acgttggatgATCCAGCACAGAAAGCATCAG	acgttggatgCATACTGTCTGCAATTAAGAC	84	GCTGGAACAGTITAGAAAG	R
F_M213	acgttggatgTATTCAGAACCTAAAACATC	acgttggatgCAAAAACAACCTTTATAACAG	109	TATTCAGAACTTAAAACATCTCGTAC	R
G_M201	acgttggatgCTCAGATCTAAATAATCCAG	acgttggatgTCCAGCATCTATCAAGCTTC	100	GATCTAATAATCCAGTATCAACTGAGG	R
I_M170	acgttggatgGTGAGACAAACCCACACTG	acgttggatgCATATTTCTGTGCAATTATAC	102	GAGACACAAACCCACACTGAAAAAAA	F
J_M304	acgttggatgCTTTCAAAAACGTTTATACC	acgttggatgTGTAACAACAGTATGTGGG	116	TTATACCAAAATATCACCAGTGTGT	R
K_M9	acgttggatgCTGCAAAAGAAACGGCTAAG	acgttggatgCAATTGAAACGTTTGAACATGTC	94	GGCCTAAGATGGTTGAAT	F
R_M207	acgttggatgGGGCAAAATGTAAGTCAAGC	acgttggatgTCACCTCAACCTCTGTGTG	102	gATGTAAGTCAAGCAAGAAATTTA	F
R1a_M511	acgttggatgACCATCAACATTTGCCATTGC	acgttggatgCAGAGAAAGACATTTCAAGG	103	gaagCAACATTTGCCATTGCTTTAGT	F
R1b_M343	acgttggatgTCTTGTCTTTCCCAACAC	acgttggatgTATGCAATGACAGATGCC	111	CCCCACATATCTCCAGGTGT	R

S4 Table. Population references for the ancient dataset.

Code	Site	Culture	Dating (according to the publication)	N	Ref
PRE_HG	PRE_HG			41	
	Kostenki_Russia	Aurignacian	37985 ± 685 cal BP	1	[1,2]
	Dolni Vestonice_Czech Republic	Pavlovian	31155 ± 85 cal BP	3	[2]
	Paglicci cave_Italy	Gravettian	28000 - 24000 cal BP	3	[3,4]
	Hohler Fels_Germany	Magdalenian	13400 cal BC	1	[5]
	Villabrunne_Alpes	Magdalenian	14267 - 13831 cal BP	1	[6]
	Oberkassel_Germany	Magdalenian	14020 - 13430 cal BP	2	[2]
	Paglicci cave_Italy	Upper Paleolithic	n.d.	2	[2]
	Erralla_Gipuzkoa_Spain	Magdalenian	12310 BP	1	[7]
	La Pasiega_Cantabria_Spain	Magdalenian	n.d.	1	[7]
	La Chora_Cantabria_Spain	Magdalenian	n.d.	1	[7]
	Chekalino Iva_Russia	Yelshanskaya	7800 cal BC	1	[5]
	Lebyazhinka IV_Russia	Yelshanskaya	8000 - 7000 cal BC	1	[5]
	Bad Durrenberg 2_Germany	Mesolithic	6850 cal BC	1	[5]
	Hohlenstein-Stadel_Germany	Beuronien	6700 cal BC	2	[5]
	Spiginas 4_Lithuania	Kunda	6350 cal BC	1	[5]
	Donkalis 1_Lithuania	Kunda	n.d.	1	[5]
	Reuland-Loschbour_Luxembourg	Mesolithic	6220 - 5890 cal BC	1	[8]
	Kretuonas_Lithuania**	Narva	5580 ± 65 BC	1	[9]
	Uznyi Oleni Ostrov_Karelia_Russia	Veretye	7500-7000 BP	9	[10]
	Popovo_Russia	Veretye	7500-7000 BP	2	[10]
	La Braña_Arintero_Spain	Mesolithic	7000 BP	2	[11]
	Aizpea_Navarre_Spain	Mesolithic	6600 ± 65 BP	1	[7]
	Kretuonas_Lithuania	Narva	4450 cal BC	2	[5]
PRE_Central_F	PRE_Central_F			147	
	Szarvas_Hungaria**	Körös	5840 - 5630 BC	3	[9]
	Flomborn_Germany	LBK	7500 - 7000 BP	1	[12]
	Unterwiederstedt_Germany	LBK	7500 - 7000 BP	1	[12]
	Ecsegfalva_Hungaria	AVK	7500 - 7000 BP	1	[12]
	Derenburg_Meeranstieg_II_Germany	LBK	5500 - 4900 BC	22	[12,13]
	Halberstadt_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	31	[12,14,15]
	Karsdorf_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	23	[14,15]
	Naumburg_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	4	[14]
	Oberwiederstedt 1, Unterwiederstedt_Germany	LBK	5500 - 4775 cal BC	6	[14]
	Vedrovice_Czech Republic	LBK	5300 BC	6	[16]
	Esperstedt_Germany	Rössen	4626 - 4250 cal BC	1	[14]
	Oberwiederstedt 3, Schrammhoehle_Germany	Rössen	4626 - 4250 cal BC	8	[14,15]
	Oberwiederstedt 4, Arschkerbe Ost_Germany	Rössen	4625 - 4250 cal BC	1	[14]
	Halberstadt-Sonntagsfeld_Germany	Rössen	4625 - 4250 cal BC	1	[14]
	Wittmar_Germany	Rössen	4500 - 4200 cal BC	6	[17]
	Salzmünde-Schiebig_Germany	Schöningen	4100 - 3950 cal BC	32	[14,15]
PRE_South_F	PRE_South_F			56	
	Avellaner_Spain	Epicardial	1st part of fifth mill. BC	7	[18]
	CanSadurní_Barcelona_Spain **	Cardial	5475 - 5305 cal BC	7	[19]
	Chaves_Huesca_Spain **	Cardial	5329 - 4999 cal BC	3	[19]
	SantPau del Camp_Barcelona_Spain**	Epicardial	4250 - 3700 cal BC	3	[19]
	Los Cascajos_Navarre_Spain	Neolithic	6185 - 5185 BP	27	[7]
	Paternalbidea_Navarre_Spain	Neolithic	6090 - 4960 BP	9	[7]
POST_HG	POST_HG			30	
	Dudka_Poland	Zedmar	4000 - 3000 cal BC	2	[5]
	Ostorf_Germany	Funnel Beaker	3200 - 2950 BC	7	[5]
	Gotland_Sweden	PWC	3300 - 2500 BC	19	[20]
	Drestwo_Poland	Kunda	2250 BC	2	[5,9]
POST_Central_F	POST_Central_F			28	
	Gökhem_Sweden	TRB	3300 - 2500 BC	3	[20]
	Calden_Germany	TRB	3400 - 3000 cal BC	4	[21]
	Odagsen_Germany	TRB	3400 - 3000 cal BC	3	[21]
	Panker_Germany	TRB	3100 - 2800 cal BC	1	[21]
	Eulau_Germany	CWC	2700 - 2000 cal BC	9	[23]
	Kromsdorf_Germany	Bell Beaker	2600 - 2500 cal BC	6	[22]
	Damsbo_Danemark	Neolithic	4200 BP	2	[24]

POST_South_F	POST_South_F			49	
	Granollers_Spain	Neolithic	3500 - 3000 cal BC	11	[25]
	Otzi_Austria_Italy	Neolithic - Copper Age transition	5350 - 5100 BP	1	[26]
	Segudet_Ordino_Andorra	Epicardial	5350 ± 40 BP	1	[27]
	Marizulo_Spain	Neolithic	5285 BP	1	[7]
	Fuente_Hoz_Spain	Neolithic	5240 - 5160 BP	6	[7]
	LesTreilles_France	Late Neolithic	3000 BC	29	[28]

** removed from the Network because of the sequence length (S7 Figure)

References

- Krause J, Briggs AW, Kircher M, Maricic T, Zwyns N, et al. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. *Current Biology*; 2010. 20: 231-236.
- Fu Q, Mittnik A, Johnson Philip LF, Bos K, Lari M, et al. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology*; 2013. 23: 553-559.
- Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2003. 100: 6593-6597.
- Caramelli D, Milani L, Vai S, Modi A, Pecchioli E, et al. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PLoS One*; 2008. 3: e2700.
- Bramanti B, Thomas M, Haak W, Unterlaender M, Jores P, et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science*; 2009. 326: 137-140.
- Di Benedetto G, Nasidze IS, Stenico M, Nigro L, Krings M, et al. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. *European Journal of Human Genetics*; 2000. 8: 669-677.
- Hervella M, Izaguirre N, Alonso S, Fregel R, Alonso A, et al. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One*; 2012. 7: e34417.
- Delsate D, Guinet JM, Saverwyns S. De l'ocre sur le crâne mésolithique (haplogroupe U5a) de Reuland-Loschbour (Grand-Duché de Luxembourg). *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise*; 2009. 31: 7-30.
- Burger J, Kirchner M, Bramanti B, Haak W, Thomas MG. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2007. 104: 3736-3741.
- Der SarDer Sarkissian C, Balanovsky O, Brandt G, Khartanovich V, Buzhilova A, et al. Ancient DNA reveals prehistoric gene-flow from Siberia in the complex human population history of North East Europe. *PLoS genetics*. 2013; 9: e1003296kissian C. Mitochondrial DNA in Ancient Human
- Sánchez-Quinto F, Schroeder H, Ramirez O, Ávila-Arcos María C, Pybus M, et al. Genomic Affinities of Two 7,000-Year-Old Iberian Hunter-Gatherers. *Current Biology*; 2012. 22: 1494-1499.
- Haak W, Forster P, Bramanti B, Matsumura S, Brandt G, et al. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science*; 2005. 310: 1016-1018.
- Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, et al. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology*; 2010. 8: e1000536.
- Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, et al. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science*; 2013. 342: 257-261.
- Brotherton P, Haak W, Templeton J, Brandt G, Soubrier J, et al. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. *Nature communications*; 2013. 4: 1764.
- Bramanti B. Ancient DNA: Genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. *Anthropologie*; 2008. 46: 153-160.
- Lee EJ, Krause-Kyora B, Rinne C, Schütt R, Harder M, et al. Ancient DNA insights from the Middle Neolithic in Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences*; 2013. 6: 199-204.
- Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Tarrús J, et al. Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2011. 108: 18255-18259.
- Gamba C, Fernández E, Tirado M, Deguilloux MF, Pemonge MH, et al. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology*; 2011. 21: 45-56.
- Malmström H, Gilbert MTP, Thomas MG, Brandström M, Storå J, et al. Ancient DNA Reveals Lack of Continuity between Neolithic Hunter-Gatherers and Contemporary Scandinavians. *Current Biology*; 2009. 19: 1758-1762.
- Lee EJ, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Rinne C, et al. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. *Journal of Archaeological Science*; 2012. 174-180.
- Lee EJ, Makarewicz C, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, et al. Emerging genetic patterns of the European Neolithic: perspectives from a late Neolithic Bell Beaker burial site in Germany. *American Journal of Physical Anthropology*; 2012. 148: 571-579.
- Haak W, Brandt G, de Jong HN, Meyer C, Ganslmeier R, et al. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2008. 105: 18226-18231.
- Melchior L, Lynnerup N, Siegmund HR, Kivisild T, Dissing J. Genetic diversity among ancient Nordic populations. *PLoS One*; 2010. 5: e11898.
- Sampietro M, Lao O, Caramelli D, Lari M, Pou R, et al. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*; 2007. 274: 2161-2167.
- Ermini L, Olivieri C, Rizzi E, Corti G, Bonnal R, et al. Complete mitochondrial genome sequence of the Tyrolean Iceman. *Current Biology*; 2008. 18: 1687-1693.
- Díaz N, Solórzano E, Montiel R, García C, Yañez C, et al. Détermination génétique de l'individu Néolithique de Segudet (Ordino), les restes humains les plus anciens d'Andorre. *Anthropo*; 2004. 7: 39-44.
- Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2011. 108: 9788-9791.

S5 Table. Population references for the modern dataset.

	Code	Population	Ref.	N	Total	Total usable sequences	Hg data	Total Hg data
Middle East	IRAN	Iran	[1]	436	526	506	x	506
			[2]	78			x	
			[3]	12			x	
	N_IRAN	Northern Iran	[4]	100	159	158		59
			[2]	59			x	
	IRAQ	Iraq	[5]	175	291	280	x	175
			[3]	116				
	E_IRAQ	Eastern Iraq	[5]	144	144	142	x	142
	SYR	Syria	[3]	69	118	118	x	69
			[6]	49				
	JOR	Jordan	[7]	145	145	145	x	145
	TUR	Turkey	[8]	29	271	269		165
			[9]	45				
			[10]	72				
[11]			75	x				
[2]			50	x				
DRUZ	Druze population	[12]	45	356	356	x	356	
		[13]	311			x		
YEM	Yemen	[14]	185	300	299	x	185	
		[15]	115					
KURD	Kurdish population	[16]	29	102	102	x	102	
		[2]	20			x		
		[3]	53			x		
PAL	Palestine	[3]	117	117	117	x	117	
DUB	Dubai	[17]	249	249	243	x	243	
SAU_A	Saudi Arabia	[18]	120	673	673	x	673	
		[19]	553			x		
Caucasus	ARM	Armenia	[20]	42	233	233		191
			[3]	191			x	
			[21]	48			169	
	[16]	45	x					
	[20]	57						
	C_RUS	Caucasian Russia	[2]	19	300	300		87
[20]			213	x				
[12]			50	x				
AZER	Azerbaijan	[20]	39	87	87		48	
		[3]	48			x		
Southeastern Europe	GRE	Greece	[22]	25	373	372	x	344
			[23]	319			x	
			[6]	29				
	CRE	Crete	[6]	18	204	204		
			[24]	186				
	CYPR	Cyprus	[23]	91	91	91	x	91
	ALB	Albania	[25]	42	84	84		42
			[26]	42			x	
	MAC	Macedonia	[22]	37	237	230	x	230
			[26]	200			x	
ROM	Romania	[22]	105	105	105	x	105	
TRANS	Transylvania	[27]	360	360	337	x	337	
BULG	Bulgaria	[8]	30	885	882		855	
		[28]	855			x		
BOS	Bosnia	[29]	144	144	137	x	137	

Central southern Europe	N_ITA	Northern Italy	[30] 68 [31] 190	258	253	x	253
	C_ITA	Central Italy	[32] 166 [31] 205	371	361	x	361
	TUSC	Tuscany	[33] 322 [34] 61 [35] 52	435	435	x	322
	S_ITA	Southern Italy	[32] 74	74	74	x	74
	SIC	Sicily	[36] 106 [37] 49	155	155	x	155
	SARD	Sardinia	[38] 47 [39] 69 [34] 235	351	351		
	CORS	Corsica	[34] 53 [40] 53 [41] 46	152	152		
	Southwestern Europe	BASQ	Basque Country	[42] 55 [3] 156	211	211	x
SP_CA		Spain - Cantabria	[43] 128 [44] 242	370	369	x	369
N_SP		Northern Spain	[45] 118	118	111		
C_SP		Central Spain	[46] 214 [47] 148	362	362	x	214
E_SP		Eastern Spain	[43] 108	108	107	x	107
W_SP		Western Spain	[43] 282 [48] 43	325	325	x	325
S_SP		Southern Spain	[49] 108 [34] 133 [47] 50	291	291		
PORT		Portugal	[48] 299	299	299	x	299
Western Europe	SW_FR	Southwestern France	[50] 72 [51] 81	153	153	x	153
	FR_BR	France - Brittany	[50] 61 [51] 161	222	222	x	222
	NW_FR	Northwestern France	[51] 290	290	290	x	290
	N_FR	Northern France	[50] 39 [51] 125	164	164	x	164
	S_FR	Southern France	[50] 37 [51] 85	122	122	x	122
	E_FR	Eastern France	[51] 46	46	46	x	46
	FR	France	[51] 80 [52] 50	130	130	x	130
	SWI	Switzerland	[53] 154 [54] 75	229	227		
Northwestern Europe	ENG	England	[55] 100	100	96		
	IRE	Ireland	[56] 300	300	298	x	298
	SCOT	Scotland	[57] 1339	1339	1339		
	ICE	Iceland	[58] 395 [59] 39	434	430		
Central Europe	POL	Poland	[60] 436	436	407	x	407
	N_POL	Northern Poland	[61] 253	253	241	x	241
	S_POL	Southern Poland	[61] 87	87	83	x	83
	NE_POL	Northeastern Poland	[61] 73	73	73	x	73
	W_GER	Western Germany	[62] 50 [63] 109	159	157		
	N_GER	Northern Germany	[64] 213	213	209	x	209
	S_GER	Southern Germany	[65] 100	100	96	x	96
	GER	Germany	[66] 67 [67] 200 [68] 300	567	566		300
	AUS	Austria	[27] 273 [69] 101	374	371	x	273
	HUNG	Hungary	[70] 74 [71] 211 [72] 101	386	377	x	377
	SLOVA	Slovakia	[73] 370 [74] 207	577	565	x	565
	SLOVE	Slovenia	[29] 104 [75] 129	233	231	x	104
	CZ_R	Czech Republic	[76] 174 [77] 93	267	245	x	174
	TYR	Tyrol	[78] 70 [79] 263	333	333		

Northern Europe	FINL	Finland	[80]	200	603	603	x	603
			[81]	403			x	
	NOR	Norway	[57]	323	397	397		74
			[82]	74			x	
	SAA	Saami population	[83]	62	199	199		
		[84]	22					
		[59]	115					
SWE	Sweden	[85]	28	60	60			
		[86]	32					
Northeastern Europe	LATV	Latvia	[87]	299	299	299	x	299
	LITH	Lithuania	[88]	180	180	180		
	ESTO	Estonia	[59]	28	48	48		
			[86]	20				
	E_RUS	European Russia	[89]	50	50	50	x	50
	N_E_RUS	Northern European Russia	[61]	157	274	265	x	157
			[59]	117				
	S_E_RUS	Southern European Russia	[89]	18	219	212	x	212
		[60]	201			x		
BEL	Belarus	[90]	267	267	260	x	260	
Total					20786	20535		14140

References

- Metspalu M, Kivisild T, Metspalu E, Parik J, Hudjashov G, et al. Most of the extant mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans. *BMC Genetics*; 2004. 5: 26.
- Quintana-Murci L, Chaix R, Wells S, Behar D, Sayar H, et al. Where West meets East: The complex mtDNA landscape of the Southwest and Central Asian corridor. *American Journal of Human Genetics*; 2004. 74: 827 - 845.
- Richards M, Macaulay V, Hickey E, Vega E, Sykes B, et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *American Journal of Human Genetics*; 2000. 67: 1251 - 1276.
- Nasidze I, Quinque D, Rahmani M, Alemohamad SA, Stoneking M. Concomitant Replacement of Language and mtDNA in South Caspian Populations of Iran. *Current Biology*; 2006. 16: 668-673.
- Al-Zahery N, Pala M, Battaglia V, Grugni V, Hamod MA, et al. In search of the genetic footprints of Sumerians: a survey of Y-chromosome and mtDNA variation in the Marsh Arabs of Iraq. *BMC Evolutionary Biology*; 2011. 11: 288.
- Vernesi C, Di Benedetto G, Caramelli D, Secchieri E, Simoni L, et al. Genetic characterization of the body attributed to the evangelist Luke. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2001. 98: 13460-13463.
- González AM, Karadsheh N, Maca-Meyer N, Flores C, Cabrera VM, et al. Mitochondrial DNA variation in Jordanians and their genetic relationship to other Middle East populations. *Annals of Human Biology*; 2008. 35: 212-231.
- Calafell F, Underhill P, Tolun A, Angelicheva D, Kalaydjieva L. From Asia to Europe: mitochondrial DNA sequence variability in Bulgarians and Turks. *Annals of Human Genetics*; 1996. 60: 35-49.
- Comas D, Calafell F, Mateu E, Perez-Lezaun A, Bertranpetit J. Geographic variation in human mitochondrial DNA control region sequence: the population history of Turkey and its relationship to the European populations. *Molecular Biology and Evolution*; 1996. 13: 1067-1077.
- Di Benedetto G, Ergüven A, Stenico M, Castrifi L, Bertorelle G, et al. DNA diversity and population admixture in Anatolia. *American Journal of Physical Anthropology*; 2001. 115: 144-156.
- Mergen H, Öner R, Öner C. Mitochondrial DNA sequence variation in the Anatolian peninsula (Turkey). *Journal of Genetics*; 2004. 83: 39-47.
- Macaulay V, Richards M, Hickey E, Vega E, Cruciani F, et al. The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: a synthesis of control-region sequences and RFLPs. *The American Journal of Human Genetics*; 1999. 64: 232-249.
- Shlush LI, Behar DM, Yudkovsky G, Templeton A, Hadid Y, et al. The Druze: A Population Genetic Refugium of the Near East. *PLoS One*; 2008. 3: e2105.
- Černý V, Mulligan CJ, Ridl J, Žaloudková M, Edens CM, et al. Regional differences in the distribution of the sub-Saharan, West Eurasian, and South Asian mtDNA lineages in Yemen. *American Journal of Physical Anthropology*; 2008. 136: 128-137.
- Kivisild T, Reidla M, Metspalu E, Rosa A, Brehm A, et al. Ethiopian mitochondrial DNA heritage: tracking gene flow across and around the gate of tears. *The American Journal of Human Genetics*; 2004. 75: 752-770.
- Comas D, Calafell F, Bendukidze N, Fananas L, Bertranpetit J. Georgian and Kurd mtDNA sequence analysis shows a lack of correlation between languages and female genetic lineages. *American Journal of Physical Anthropology*; 2000. 112: 5-16.
- Alshamali F, Brandstätter A, Zimmermann B, Parson W. Mitochondrial DNA control region variation in Dubai, United Arab Emirates. *Forensic Science International: Genetics*; 2008. 2: e9-e10.
- Abu-Amero K, Larruga J, Cabrera V, Gonzalez A. Mitochondrial DNA structure in the Arabian Peninsula. *BMC Evolutionary Biology*; 2008. 8: 45.
- Abu-Amero KK, González AM, Larruga JM, Bosley TM, Cabrera VM. Eurasian and African mitochondrial DNA influences in the Saudi Arabian population. *BMC Evolutionary Biology*; 2007. 7: 32.
- Nasidze I, Stoneking M. Mitochondrial DNA variation and language replacements in the Caucasus. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*; 2001. 268: 1197-1206.
- Alfonso-Sánchez MA, Martínez-Bouzas C, Castro A, Peña JA, Fernández-Fernández I, et al. Sequence polymorphisms of the mtDNA control region in a human isolate: the Georgians from Swanetia. *Journal of Human Genetics*; 2006. 51: 429-439.
- Bosch E, Calafell F, González-Neira A, Flaiz C, Mateu E, et al. Paternal and maternal lineages in the Balkans show a homogeneous landscape over linguistic barriers, except for the isolated Aromuns. *Annals of Human Genetics*; 2006. 70: 459-487.
- Irwin J, Saunier J, Strouss K, Paintner C, Diegoli T, et al. Mitochondrial control region sequences from northern Greece and Greek Cypriots. *International Journal of Legal Medicine*; 2008. 122: 87-89.
- Villemers R. AJ274757-AJ274942. In: NCBI. 2000.
- Belledi M, Poloni ES, Casalotti R, Conterio F, Mikerezi I, et al. Maternal and paternal lineages in Albania and the genetic structure of Indo-European populations. *European Journal of Human Genetics*; 2000. 8: 480-486.
- Zimmermann B, Brandstätter A, Duftner N, Niederwieser D, Spiroski M, et al. Mitochondrial DNA control region population data from Macedonia. *Forensic Science International: Genetics*; 2007. 1: e4-e9.
- Brandstätter A, Egyed B, Zimmermann B, Duftner N, Padar Z, et al. Migration rates and genetic structure of two Hungarian ethnic groups in Transylvania, Romania. *Annals of Human Genetics*; 2007. 71: 791-803.

- 28 Karachanak S, Carossa V, Nesheva D, Olivieri A, Pala M, et al. Bulgarians vs the other European populations: a mitochondrial DNA perspective. *International Journal of Legal Medicine*; 2012. 126: 497-503.
- 29 Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Drobnič K, et al. Mitochondrial DNA Variability in Bosnians and Slovenians. *Annals of Human Genetics*; 2003. 67: 412-425.
- 30 Mogentale-Profizi N, Chollet L, StÉvanovitch A, Dubut V, Poggi C, et al. Mitochondrial DNA sequence diversity in two groups of Italian Veneto speakers from Veneto. *Annals of Human Genetics*; 2001. 65: 153-166.
- 31 Turchi C, Buscemi L, Previderè C, Grignani P, Brandstätter A, et al. Italian mitochondrial DNA database: results of a collaborative exercise and proficiency testing. *International Journal of Legal Medicine*; 2008. 122: 199-204.
- 32 Babalini C, Martínez-Labarga C, Tolk H-V, Kivisild T, Giampaolo R, et al. The population history of the Croatian linguistic minority of Molise (southern Italy): a maternal view. *European Journal of Human Genetics*; 2005. 13: 902-912.
- 33 Achilli A, Olivieri A, Pala M, Metspalu E, Fornarino S, et al. Mitochondrial DNA variation of modern Tuscans supports the near eastern origin of Etruscans. *The American Journal of Human Genetics*; 2007. 80: 759-768.
- 34 Falchi A, Giovannoni L, Calò CM, Piras IS, Moral P, et al. Genetic history of some western Mediterranean human isolates through mtDNA HVR1 polymorphisms. *Journal of Human Genetics*; 2006. 51: 9-14.
- 35 Francalacci P, Bertranpetit J, Calafell F, Underhill PA. Sequence diversity of the control region of mitochondrial DNA in Tuscany and its implications for the peopling of Europe. *American Journal of Physical Anthropology*; 1996. 100: 443-460.
- 36 Cali F, Le Roux M, D'Anna R, Flugy A, De Leo G, et al. MtDNA control region and RFLP data for Sicily and France. *International Journal of Legal Medicine*; 2001. 114: 229-231.
- 37 Vona G, Ghiani ME, Calò CM, Vacca L, Memmi M, et al. Mitochondrial DNA sequence analysis in Sicily. *American Journal of Human Biology*; 2001. 13: 576-589.
- 38 Calò C, Melis A, Vona G, Piras I. Review Synthetic Article: Sardinian Population (Italy): a Genetic Review. *International Journal of Modern Anthropology*; 2001. 1: 39-64.
- 39 Di Rienzo A, Wilson AC. Branching pattern in the evolutionary tree for human mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 1991. 88: 1597-1601.
- 40 Giovannoni L, Falchi A, Piras I, Amoros J, Moral P, et al. Structure génétique de la population Corse. *Antropo*; 2006. 11: 37-50.
- 41 Varesi L, Memmi M, Cristofari MC, Mameli GE, Calò CM, et al. Mitochondrial control-region sequence variation in the Corsican population, France. *American Journal of Human Biology*; 2000. 12: 339-351.
- 42 Alfonso-Sánchez M, Cardoso S, Martínez-Bouzas C, Pena J, Herrera R, et al. Mitochondrial DNA haplogroup diversity in Basques: a reassessment based on HVI and HVII polymorphisms. *American Journal of Human Biology*; 2008. 20: 154-164.
- 43 Álvarez-Iglesias V, Mosquera-Miguel A, Cerezo M, Quintáns B, Zarrabeitia MT, et al. New population and phylogenetic features of the internal variation within mitochondrial DNA macro-haplogroup R0. *PLoS One*; 2009. 4: e5112.
- 44 Maca-Meyer N, Sánchez-Velasco P, Flores C, Larruga J-M, González A-M, et al. Y chromosome and mitochondrial DNA characterization of Pasiegos, a human isolate from Cantabria (Spain). *Annals of Human Genetics*; 2003. 67: 329-339.
- 45 Crespillo M, Luque J, Paredes M, Fernandez R, Ramirez E, et al. Mitochondrial DNA sequences for 118 individuals from northeastern Spain. *International Journal of Legal Medicine*; 2000. 114: 130-132.
- 46 Alvarez L, Santos C, Ramos A, Prattedesaba R, Francalacci P, et al. Mitochondrial DNA patterns in the Iberian Northern plateau: population dynamics and substructure of the Zamora province. *American Journal of Physical Anthropology*; 2010. 142: 531-539.
- 47 Larruga JM, Díez F, Pinto FM, Flores C, González AM. Mitochondrial DNA characterisation of European isolates: the Maragatos from Spain. *European Journal of Human Genetics*; 2001. 9: 708-716.
- 48 Gonzalez AM, Brehm A, Pérez JA, Maca-Meyer N, Flores C, et al. Mitochondrial DNA affinities at the Atlantic fringe of Europe. *American Journal of Physical Anthropology*; 2003. 120: 391-404.
- 49 Casas MJ, Hagelberg E, Fregel R, Larruga JM, González AM. Human mitochondrial DNA diversity in an archaeological site in al-Andalus: Genetic impact of migrations from North Africa in medieval Spain. *American Journal of Physical Anthropology*; 2006. 131: 539-551.
- 50 Dubut V, Chollet L, Murail P, Cartault F, Béraud-Colomb E, et al. mtDNA polymorphisms in five French groups: importance of regional sampling. *European Journal of Human Genetics*; 2004. 12: 293-300.
- 51 Richard C, Pennarun E, Kivisild T, Tambets K, Tolk H-V, et al. An mtDNA perspective of French genetic variation. *Annals of Human Biology*; 2007. 34: 68-79.
- 52 Rousselet F, Mangin P. Mitochondrial DNA polymorphisms: a study of 50 French Caucasian individuals and application to forensic casework. *International Journal of Legal Medicine*; 1998. 111: 292-298.
- 53 Dimo-Simonin N, Grange F, Taroni F, Brandt-Casadevall C, Mangin P. Forensic evaluation of mtDNA in a population from south west Switzerland. *International Journal of Legal Medicine*; 2000. 113: 89-97.
- 54 Pult I, Sajantila A, Simanainen J, Georgiev O, Schaffner W, et al. Mitochondrial DNA sequences from Switzerland reveal striking homogeneity of European populations. *Biological Chemistry Hoppe-Seyler*; 1994. 375: 837-840.
- 55 Piercy R, Sullivan KM, Benson N, Gill P. The application of mitochondrial DNA typing to the study of white Caucasian genetic identification. *International Journal of Legal Medicine*; 1993. 106: 85-90.
- 56 McEvoy B, Richards M, Forster P, Bradley DG. The Longue Durée of Genetic Ancestry: Multiple Genetic Marker Systems and Celtic Origins on the Atlantic Facade of Europe. *The American Journal of Human Genetics*; 2004. 75: 693-702.
- 57 Helgason A, Hickey E, Goodacre S, Bosnes V, Stefánsson K, et al. mtDNA and the islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry. *The American Journal of Human Genetics*; 2001. 68: 723-737.
- 58 Helgason A, Sigurðardóttir S, Gulcher JR, Ward R, Stefánsson K. mtDNA and the origin of the Icelanders: deciphering signals of recent population history. *The American Journal of Human Genetics*; 2000. 66: 999-1016.
- 59 Sajantila A, Lahermo P, Anttinen T, Lukka M, Sistonen P, et al. Genes and languages in Europe: an analysis of mitochondrial lineages. *Genome Research*; 1995. 5: 42-52.
- 60 Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Woźniak M, et al. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians. *Annals of Human Genetics*; 2002. 66: 261-283.
- 61 Grzybowski T, Malyarchuk BA, Derenko MV, Perkova MA, Bednarek J, et al. Complex interactions of the Eastern and Western Slavic populations with other European groups as revealed by mitochondrial DNA analysis. *Forensic Science International: Genetics*; 2007. 1: 141-147.
- 62 Baasner A, Schäfer C, Junge A, Madea B. Polymorphic sites in human mitochondrial DNA control region sequences: population data and maternal inheritance. *Forensic Science International*; 2007. 98: 169-178.
- 63 Pfeiffer H, Brinkmann B, Hühne J, Rolf B, Morris AA, et al. Expanding the forensic German mitochondrial DNA control region database: genetic diversity as a function of sample size and microgeography. *International Journal of Legal Medicine*; 1999. 112: 291-298.
- 64 Tetzlaff S, Brandstätter A, Wegener R, Parson S, Weirich V. Mitochondrial DNA population data of HVS-I and HVS-II sequences from a northeast German sample. *Forensic Science International*; 2007. 172: 218-224.

- 65 Brandstätter A, Klein R, Duftner N, Wiegand P, Parson W. Application of a quasi-median network analysis for the visualization of character conflicts to a population sample of mitochondrial DNA control region sequences from southern Germany (Ulm). *International Journal of Legal Medicine*; 2006. 120: 310-314.
- 66 Hofmann S, Jaksch M, Bezold R, Mertens S, Aholt S, et al. Population genetics and disease susceptibility: characterization of central European haplogroups by mtDNA gene mutations, correlation with D loop variants and association with disease. *Human Molecular Genetics*; 1997. 6: 1835-1846.
- 67 Lutz S, Weisser H-J, Heizmann J, Pollak S. Location and frequency of polymorphic positions in the mtDNA control region of individuals from Germany. *International Journal of Legal Medicine*; 1998. 111: 67-77.
- 68 Poetsch M, Wittig H, Krause D, Lignitz E. Mitochondrial diversity of a northeast German population sample. *Forensic Science International*; 2003. 137: 125-132.
- 69 Parson W, Parsons TJ, Scheithauer R, Holland MM. Population data for 101 Austrian Caucasian mitochondrial DNA d-loop sequences: Application of mtDNA sequence analysis to a forensic case. *International Journal of Legal Medicine*; 1998. 111: 124-132.
- 70 Bogacsi-Szabo E, Kalmar T, Csanyi B, Tömöry G, Cibula A, et al. Mitochondrial DNA of ancient Cumanians: culturally Asian steppe nomadic immigrants with substantially more western Eurasian mitochondrial DNA lineages. *Human Biology*; 2005. 639-662.
- 71 Irwin J, Egyed B, Saunier J, Szamosi G, O'Callaghan J, et al. Hungarian mtDNA population databases from Budapest and the Baranya county Roma. *International Journal of Legal Medicine*; 2007. 121: 377-383.
- 72 Tömöry G, Csányi B, Bogács-Szabó E, Kalmár T, Cibula Á, et al. Comparison of maternal lineage and biogeographic analyses of ancient and modern Hungarian populations. *American Journal of Physical Anthropology*; 2007. 134: 354-368.
- 73 Lehocký I, Baldovič M, Kádaši Ľ, Metspalu E. A database of mitochondrial DNA hypervariable regions I and II sequences of individuals from Slovakia. *Forensic Science International: Genetics*; 2008. 2: e53-e59.
- 74 Malyarchuk BA, Perkova MA, Derenko MV, Vanecek T, Lazur J, et al. Mitochondrial DNA Variability in Slovaks, with Application to the Roma Origin. *Annals of Human Genetics*; 2007. 72: 228-240.
- 75 Zupanič Pajnič I, Balažič J, Komel R. Sequence polymorphism of the mitochondrial DNA control region in the Slovenian population. *International Journal of Legal Medicine*; 2004. 118: 1-4.
- 76 Malyarchuk BA, Vanecek T, Perkova MA, Derenko MV, Sip M. Mitochondrial DNA variability in the Czech population, with application to the ethnic history of Slavs. *Human Biology*; 2006. 681-696.
- 77 Vanecek T, Vorel F, Sip M. Mitochondrial DNA D-loop hypervariable regions: Czech population data. *International Journal of Legal Medicine*; 2004. 118: 14-18.
- 78 Stenico M, Nigro L, Bertorelle G, Calafell F, Capitanio M, et al. High mitochondrial sequence diversity in linguistic isolates of the Alps. *American Journal of Human Genetics*; 1996. 59: 1363.
- 79 Thomas MG, Barnes I, Weale ME, Jones AL, Forster P, et al. New genetic evidence supports isolation and drift in the Ladin communities of the South Tyrolean Alps but not an ancient origin in the Middle East. *European Journal of Human Genetics*; 2007. 16: 124-134.
- 80 Hedman M, Brandstätter A, Pimenoff V, Sistonen P, Palo J, et al. Finnish mitochondrial DNA HVS-I and HVS-II population data. *Forensic Science International*; 2007. 172: 171-178.
- 81 Meiniälä M, Finnilä S, Majamaa K (2007). Evidence for mtDNA Admixture between the Finns and the Saami. *Human Heredity*; 2007. 52: 160-170.
- 82 Passarino G, Cavalleri GL, Lin AA, Cavalli-Sforza LL, Borresen-Dale A-L, et al. Different genetic components in the Norwegian population revealed by the analysis of mtDNA and Y chromosome polymorphisms. *European Journal of Human Genetics*; 2002. 10: 521-529.
- 83 Delghandi M, Utsi E, Krauss S. Saami mitochondrial DNA reveals deep maternal lineage clusters. *Human Heredity*; 1998. 48: 108-114.
- 84 Lahermo P, Sajantila A, Sistonen P, Lukka M, Aula P, et al. The genetic relationship between the Finns and the Finnish Saami (Lapps): analysis of nuclear DNA and mtDNA. *American Journal of Human Genetics*; 1996. 58: 1309.
- 85 Kittles RA, Bergen AW, Urbanek M, Virkkunen M, Linnola M, et al. Autosomal, mitochondrial, and Y chromosome DNA variation in Finland: Evidence for a male-specific bottleneck. *American Journal of Physical Anthropology*; 1999. 108: 381-399.
- 86 Sajantila A, Salem AH, Savolainen P, Bauer K, Gierig C, et al. Paternal and maternal DNA lineages reveal a bottleneck in the founding of the Finnish population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 1996. 93: 12035-12039.
- 87 Pliss L, Tambets K, Loogväli EL, Pronina N, Lazdins M, et al. Mitochondrial DNA Portrait of Latvians: Towards the Understanding of the Genetic Structure of Baltic-Speaking Populations. *Annals of Human Genetics*; 2006. 70: 439-458.
- 88 Kasperavičiūtė D, Kučinskas V, Stoneking M. Y chromosome and mitochondrial DNA variation in Lithuanians. *Annals of Human Genetics*; 2004. 68: 438-452.
- 89 Malyarchuk BA, Derenko MV. Mitochondrial DNA variability in Russians and Ukrainians: Implication to the origin of the Eastern Slavs. *Annals of Human Genetics*; 2001. 65: 63-78.
- 90 Kushniarevich A, Sivitskaya L, Danilenko N, Novogrodskii T, Tsybovsky I, et al. Uniparental Genetic Heritage of Belarusians: Encounter of Rare Middle Eastern Matrilineages with a Central European Mitochondrial DNA Pool. *PLoS One*; 2013. 8: e66499.

S6 Table. Shared haplotype frequencies for the ancient dataset.

							Haplotype:	Guregy													
								PRE_HG	PRE_Central_F	PRE_South_F	POST_HG	POST_Central_F	POST_South_F	Dereenburg	Halberstadt	Karsdorf	Salzmünde	Los Cascajos	Les Treilles		
Non informative Haplotype	H3/H1/H	CRS					Hap_8	9	5	18	16	0	5	13	3	4	6	4	11	6	
	J1	16069T	16126C				Hap_5	2	0	14	1	1	1	8	3	1	3	3	2	6	
	K	16224C	16311C				Hap_9	1	0	12	6	1	0	3	1	0	2	5	3	2	
	V	16298C					Hap_7	1	0	9	0	0	3	3	1	5	0	0	0	3	
	H1j2	16291T					Hap_1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	J1c?	16069T	16126C	16261T			Hap_25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	H	16209C					Hap_2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	K	16224C					Hap_13	3	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
	US (?)	16183C	16189C				Hap_26	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	T	16126C					Hap_23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	USb (?)	16093C	16189C	16270T			Hap_14	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	H	16234T					Hap_27	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	US	16183C	16189C	16270T			Hap_3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	V	16291T	16298C				Hap_22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	K	16093C	16224C				Hap_21	2	0	4	3	0	0	0	0	4	0	0	0	0	
	H3	16235G					Hap_4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		N1a	16129A	16172C	16223T	16320T	16355T	16391A	Hap_6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		J	16069T	16071T	16126C	16193T	16278T		Hap_10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N1a		16172C	16223T	16320T	16355T	16382T		Hap_11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
X2b		16189C	16233T	16278T				Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
US		16224C	16256T	16270T				Hap_15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
J2		16069T	16193T	16362C				Hap_16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
X		16093C	16189C	16278T				Hap_17	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
N1a		16172C	16223T	16234T	16248T	16320T		Hap_18	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
USb2b1a		16129A	16183C	16189C	16270T	16362C		Hap_19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
K		16093C	16224C	16234T				Hap_20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
U		16183C	16189C	16234T				Hap_24	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
N Ind Tot								41	147	56	30	28	49	22	31	23	32	27	29		
N Ind Ht								5	59	28	2	9	27	8	16	11	12	16	17		
N Ht inf								0	6	5	0	0	0	0	6	0	0	0	0		
% inf/total								0,00	4,08	8,93	0,00	0,00	0,00	0,00	19,35	0,00	0,00	0,00	0,00		
% Ht part								12,20	40,14	50,00	6,67	32,14	55,10	36,36	51,61	47,83	37,50	59,26	58,62		
% HT non inf								12,20	36,05	41,07	6,67	32,14	55,10	36,36	32,26	47,83	37,50	59,26	58,62		

S7 Table. Shared haplotype frequencies for the modern dataset.

		Haplotypes																										Total									
		Gurgy	Dubai - Yemen	Saudi_Arabia	Syria - Jordan - Palestine - Druze	Iran - Iraq	Iran	Caucasus	Turkey - Kurdistan - Cyprus	Greece - Crete	Albania - Bosnia - Macedonia	Bulgaria - Romania	Hungary - Transylvania	Austria - Slovenia	North Italy	South Italy - Sicily	Corsica - Sardinia	South France - North Spain	South and Center Spain	West Iberian Peninsula	North Spain	NW France	UK - Ireland	Iceland	Tyrol - Switzerland - South Germany	Germany	Germany - Poland	South Poland - Czech Republic	Slovakia	Norway - Saami - Sweden	Finland	Baltic states - Belarus	European Russia	Total			
Non informative Haplotypes	H3/H1/H	CRS	Hap_8	9	7	18	54	29	39	83	65	78	62	59	58	97	103	109	108	144	137	120	66	107	116	42	92	81	105	123	75	83	68	103	66	2497	
	J1	16069T 16126C	Hap_5	2	4	3	8	1	3	5	6	7	6	8	36	24	19	5	7	12	14	16	7	26	38	20	16	18	18	16	21	23	10	18	12	427	
	K	16224C 16311C	Hap_9	1	3	7	18	7	11	12	19	8	11	11	48	16	20	17	7	19	11	15	6	31	21	17	22	8	13	12	6	10	19	15	8	448	
	V	16298C	Hap_7	1	0	0	4	0	4	4	0	8	11	7	21	8	13	7	6	30	9	11	37	16	19	1	14	14	17	19	12	80	10	18	14	414	
Informative Haplotypes	H1J2	16291T	Hap_1	1	0	0	0	3	1	0	1	0	5	2	2	2	1	6	8	2	2	5	0	4	1	2	1	2	0	1	1	5	0	0	0	59	
	J1c?	16069T 16126C 16261T	Hap_25	1	0	0	0	1	0	0	1	7	3	6	4	3	1	2	0	1	0	0	1	2	0	0	5	1	0	0	1	0	0	0	0	39	
	H	16209C	Hap_2	1	1	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	5	1	0	1	2	0	0	2	3	5	1	1	3	1	0	35	
	K	16224C	Hap_13	3	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1	1	2	4	0	0	0	3	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	21	
	US (?)	16183C 16189C	Hap_26	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	5	0	7	0	0	2	3	2	0	0	0	4	1	2	5	0	0	0	4	0	1	0	39	
	T	16126C	Hap_23	1	0	0	4	0	1	2	0	0	0	0	2	0	1	0	6	3	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	24	
	USb (?)	16093C 16189C 16270T	Hap_14	1	0	0	0	0	0	0	1	1	4	1	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	3	3	3	3	0	1	2	1	26	
	H	16234T	Hap_27	1	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	2	1	0	0	2	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	18	
	US	16183C 16189C 16270T	Hap_3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	11	
	V	16291T 16298C	Hap_22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5
	K	16093C 16224C	Hap_21	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	H3	16235G	Hap_4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	Unique Haplotypes	N1a	16129A 16172C 16223T 16320T 16355T 16391A	Hap_6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J		16069T 16071T 16126C 16193T 16278T	Hap_10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
N1a		16172C 16223T 16320T 16355T 16382T	Hap_11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
X2b		16189C 16233T 16278T	Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
US		16224C 16256T 16270T	Hap_15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
J2		16069T 16193T 16362C	Hap_16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
X		16093C 16189C 16278T	Hap_17	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
N1a		16172C 16223T 16234T 16248T 16320T	Hap_18	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
USb2b1a		16129A 16183C 16189C 16270T 16362C	Hap_19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
K		16093C 16224C 16234T	Hap_20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
U		16183C 16189C 16234T	Hap_24	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
N Ind Tot				39	542	673	736	580	506	784	462	576	451	532	714	602	688	590	503	769	653	624	480	676	730	430	656	566	680	734	565	656	603	787	527		
N Ind Inf				15	30	89	42	60	113	99	112	103	101	178	162	162	145	145	225	183	167	123	187	203	89	153	132	169	180	123	199	121	157	102			
N Inf				1	2	5	5	3	9	9	11	13	16	15	17	7	7	17	20	12	5	7	7	9	9	9	11	16	10	9	3	14	3	2			
% inf/total				0,18	0,3	0,68	0,86	0,59	1,15	1,95	1,91	2,88	3,01	2,1	2,82	1,02	1,19	3,38	2,6	1,84	0,8	1,46	1,04	1,23	2,09	1,37	1,94	2,35	1,36	1,59	0,46	2,32	0,38	0,38			
% Ht part				2,77	4,46	12,09	7,24	11,86	14,41	21,43	19,44	22,84	18,98	24,93	26,91	23,55	24,58	28,83	29,26	28,02	26,76	25,63	27,66	27,81	20,7	23,32	23,32	24,85	24,52	21,77	30,34	20,07	19,95	19,35			
% HT non inf				2,58	4,16	11,41	6,38	11,26	13,27	19,48	17,53	19,96	15,98	22,83	24,09	22,53	23,39	25,45	26,66	26,19	25,96	24,17	26,63	26,58	18,6	21,95	21,38	22,5	23,16	20,18	29,88	17,74	19,57	18,98			

S8 Table. Detailed mitochondrial SNPs obtained for positive Gurgy individuals.

	L2*	L3*	M*	C	D	N*	A	N1*	N1a	I	W	X	R*	R0*	HV*	H	H	H1(J1)	H3	V	B	R9	J	T	U*	U4	U5	K		
	2885	3594	10400	13263	5179	10873	4248	10238	13780	10034	3505	6371	12705	11719	14766	2706	7028	3010	6776	4580	8280	13928	12612	1888	11467	11332	13617	10550		
Individual	C/T	T/C	C/T	A/G	C/A	C/T	T/C	T/C	A/G	T/C	A/G	C/T	T/C	A/G	T/C	G/A	T/C	G/A	T/C	G/A	C/G	G/C/A	A/G	G/A	A/G	C/T	T/C	A/G	Hg	
GLN 201	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	CT	G		G		G	C	G	A	G	G		T	G	K	
GLN 202			C			T			A		A	C	C		C	A		A	T				A	G	A	C	T	A	H1	
GLN 204			C			T			A		A	C	C		C	GA		G	T				A	G	GA	C	T	GA	H	
GLN 210	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		G	T	G	C	GC	A	G	G	C	C	A	U5	
GLN 212		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	A	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H1
GLN 214			C	A	C			T	A	T	A	C	C		C	GA	C	G	TC				A	G	A	C	T	A	H3	
GLN 215B		C	C	A	C	T	T	T	A		A	C	C	A	A	G	T	A	T	G				G	G	A	C	T	A	J1
GLN 220		C	C	A	C	T	T	C	AG		A	C	T	A	T	G	T	G	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	N1a	
GLN 223			C	A	C	T		T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	G	T	G	C	G	A	G	G	C	C	A	U5	
GLN 225		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	G	T	G	T	A	C	G	A	G	A	C	T	A	V
GLN 227		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	G	C	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H3
GLN 229			C			T			A		A	C	C		T	G		G	T	G			A	G	G	C	T	G	K	
GLN 231A		C	C	A	C	T			A	T	A	C	C	A	T	G	T	G	T			G	AG	G	A	C	T	A	J	
GLN 231B	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		G	T		C	G	A	G	G	T	T	A	U4	
GLN 232B			C	A	C			T	A		T		C		G	C	GA	C	G	T		C		GA	A	C	T	A	H	
GLN 232C		C	C	A	C			T	A		A	C	C	A	T	G	T	G	T			G	A	G	G	C	TC	G	K	
GLN 236B			C			T			A		A	C	C		T	G		G	T	G			A	A	A	C	T	A	T	
GLN 241		C	C	A	C	T	T	C			A	C	T	A	T	G		G	T				A	G	A	C	T	A	N1	
GLN 242		C	C	A	C	T		T	A		A	C	C	A	T	G		GA	T	G	C	G	A	G	G	C	T	G	K	
GLN 243A		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	CT	G	C	A	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H1
GLN 243B			C	A	C	T	T	T	A		A	T	T	A	T	G	T	G	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	X	
GLN 244	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		G	T	G	CG	G	A	G	G	C	T	G	K	
GLN 245A		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	G	T	G	C	G	A	G	G	C	T	G	K	
GLN 245B		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	G	T	G	C	G	A	G	G	C	T	G	K	
GLN 246		C	C	A	C	T		T	A		A	C	C		G	C	A	C	G	C	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H3
GLN 248			C	A	C	T	T	T	A		A	C	C	A	T	G		G	T		C	G	A	G	G	C	T	A	U	
GLN 249		C	C	A	C	T	CT	T	A		A	C	C	A	T	GA	T	G	T	G		G	A	G	G		T		U	
GLN 251			C			T			A		A	C	C		T	G		G	T				AG	G	A	C	T	A	J	
GLN 254		C	C	A	A	T	T	T	A	T	A	T	T	A	T	G		G	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	X	
GLN 255			C	A	C	T			A		A	C	C		G	C	GA	C	GA	T			A	GA	A	C	T	A	H1	
GLN 256		C	C	A	A	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	A	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H1
GLN 258			C						A		A	C	C		T	G		G	T				A	G	G	C	T	G	K	
GLN 260		C	C	A	C	T	T	C	G	T	A	C	T	A	T	G	T	G	T	G			A	G	A	C	T	A	N1a	
GLN 264	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		GA	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H1	
GLN 269		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	G	C	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H3
GLN 270A		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		G	T			G	A	G	G	C	C	A	U5	
GLN 276		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	G			G	C	G	A	G	G	C	T	G	K
GLN 277	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	GA					G	C	G	G	G	A	C	CT	A	J
GLN 280		C	C	A	C	T	T	T	A		A	C	C		G	C	GA	C	G	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H
GLN 282		C	C	A	C	T		T	A	T	A	C	C	AG	C	GA	C	GA	C		G	C	G	A	G	A	C	T	A	H1
GLN 285A		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		G	T	G	C	G	A	G	G	C	T	G	K	
GLN 285B			C						A		A	C	C		C								A	G	AG	C	T	AG	HV	
GLN 286	T	C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G		G	T	G	C	G	AG	A	A	C	T	A	T	
GLN 287		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	G	T	G	C	G	A	G	G	C	T	A	U	
GLN 289B		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		T	G		G	T	G	C	G	A	G	G	C	T	G	K	
GLN 292			C	A	C	T		T	A		A	C	C		G	C	GA	C	G	T			A	G	A	C	T	A	H	
GLN 294		C	C	A	C	T		T	A		A	C	C		T	G	TC	G	T		C	G	A	G	G	C	C	A	U5	
GLN 299		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	A	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	J1	
GLN 305		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C	A	T	G	T	GA	T	G	C	G	G	G	A	C	T	A	J	
GLN 311		C	C	A	C	T		T	A		A	C	C	A	T	G	C	G	T				A	G	G	C	C	A	U5	
GLN 312		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	G	T		C	G	A	G	A	C	T	A	H
GLN 313		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	G		G	C	G	A	G	A	C	T	A	H
GLN 315		C	C	A	C	T	T	T	A	T	A	C	C		G	C	A	C	A	T	G	C	G	A	G	A	C	T	A	H1
GLN 317		C	C	A	C	T		T	A		A	C	C		G	C	A	C				C	G	A	G	A	C	T	A	H
GLN 322		C	C	A	C	T		T	A		A	C	C	AG	CT	GA		A	T			C	G	A	G	A	C	T	A	H1

C observed mutation
SNP not performed
no result

S9 Table. Genetic diversity indices for the ancient dataset.

Pop	N	N HT	Polymorphic sites	Gene Diversity	Nucleotide diversity	Mean pairwise
Gurgy	39	27	26	0.9447 +/- 0.0284	0.010056 +/- 0.005795	3.590072 +/- 1.862162
PRE_HG	41	21	23	0.9305 +/- 0.0250	0.010527 +/- 0.006019	3.758211 +/- 1.934445
PRE_Central_F	147	52	44	0.9552 +/- 0.0069	0.014945 +/- 0.008029	5.335294 +/- 2.589456
PRE_South_F	56	26	27	0.9026 +/- 0.0308	0.008340 +/- 0.004910	2.977357 +/- 1.580038
POST_HG	30	18	21	0.9494 +/- 0.0225	0.010074 +/- 0.005852	3.596500 +/- 1.877284
POST_Central_F	28	18	33	0.9471 +/- 0.0258	0.014873 +/- 0.008241	5.309556 +/- 2.642344
POST_South_F	49	22	25	0.9005 +/- 0.0299	0.010504 +/- 0.005982	3.749964 +/- 1.924313
Derenburg	22	14	24	0.9567 +/- 0.0238	0.016332 +/- 0.009056	5.830588 +/- 2.897613
Halberstadt	31	20	23	0.9613 +/- 0.0178	0.016831 +/- 0.009171	6.008585 +/- 2.942937
Karsdorf	23	15	24	0.9249 +/- 0.0422	0.011815 +/- 0.006787	4.217799 +/- 2.172447
Salzmünde	32	18	28	0.9516 +/- 0.0191	0.013731 +/- 0.007641	4.902062 +/- 2.452255
Los Cascajos	27	12	15	0.8234 +/- 0.0670	0.005805 +/- 0.003733	2.072254 +/- 1.196522
Les Treilles	29	13	17	0.9064 +/- 0.0312	0.010612 +/- 0.006125	3.788420 +/- 1.964636

S10 Table. Matrix of FST values.

	Gurgy	PRE_HG	POST_HG	PRE_Central_F	POST_Central_F	PRE_South_F	POST_South_F	Derenburg	Halberstadt	Karsdorf	Salzmünde	Los_Cascajos	Les_Treilles
Gurgy	-												
PRE_HG	0.08016	-											
POST_HG	0.06264	0.03547	-										
PRE_Central_F	0.03333	0.10950	0.07025	-									
POST_Central_F	0.00965	0.05292	0.04661	0.02367	-								
PRE_South_F	0.03176	0.10421	0.08354	0.02743	0.00564	-							
POST_South_F	0.01774	0.07467	0.05149	0.02140	0.00722	0.01254	-						
Derenburg	0.04634	0.12588	0.07564	-0.02118	0.02083	0.04278	0.02684	-					
Halberstadt	0.06183	0.14415	0.10425	-0.00471	0.03978	0.06884	0.06134	-0.02674	-				
Karsdorf	0.02311	0.09797	0.04830	-0.00761	0.01244	0.01545	-0.00454	-0.01252	0.01986	-			
Salzmünde	0.03173	0.12888	0.07829	-0.00259	0.01005	0.01960	0.01844	-0.00880	0.01923	-0.01495	-		
Los_Cascajos	0.02448	0.10937	0.08407	0.02248	0.00904	-0.01339	0.00579	0.04164	0.06914	0.00807	0.02031	-	
Les_Treilles	0.01006	0.07557	0.05798	0.02224	0.00589	0.02804	-0.02165	0.02816	0.05869	0.00024	0.02159	0.01927	-

Distance method: Kimura 2p (0,205)

S11 Table. Modern dataset references for the shared haplotype frequencies table (S7 Table).

Set	N	Pop	N	References
Yemen - Dubai	549	YEM	185	[1]
			115	[2]
		DUB	249	[3]
Saudi Arabia	673	SAU_A	120	[4]
			553	[5]
Syria - Jordan - Palestine - Cyprus	471	SYR	69	[6]
			49	[7]
		JOR	145	[8]
		PAL	117	[6]
Iran - Iraq	593	CYPR	91	[9]
		N_IRAN	100	[10]
			58	[11]
		IRAQ	175	[12]
Iran	507		116	[6]
		E_IRAQ	144	[12]
		IRAN	436	[13]
			59	[11]
Caucasus	789		12	[6]
		ARM	42	[14]
			191	[6]
		AZER	39	[14]
			48	[6]
		GEOR	48	[15]
			45	[16]
			57	[14]
		C_RUS	19	[11]
			213	[14]
37	[11]			
Turkey - Druze - Kurd	729		50	[17]
		TUR	29	[18]
			45	[19]
			72	[20]
			75	[21]
			50	[11]
		DRUZ	45	[17]
			311	[22]
		KURD	29	[16]
			53	[6]
Crete - Greece	577		20	[11]
		CRE	18	[7]
			186	[23]
		GRE	25	[24]
Albania - Bosnia - Macedonia	465		319	[9]
			29	[7]
		ALB	42	[25]
			42	[24]
Bulgaria - Romania	532	BOS	144	[26]
		MAC	37	[24]
			200	[27]
Hungary - Transylvania	746	BULG*	427	[28]
		ROM	105	[24]
		TRANS	360	[29]
Slovenia - Austria	607	HUNG	74	[30]
			211	[31]
			101	[32]
Northern Italy	693	SLOVE	104	[26]
			129	[33]
		AUS	273	[29]
			101	[34]
Southern Italy	598	N_ITA	68	[35]
			190	[36]
		TUSC	61	[37]
			52	[38]
Southern Italy	598		322	[39]
		C_ITA	166	[40]
			205	[36]
		S_ITA	72	[40]
	106	[41]		
	49	[42]		

Corsica - Sardinia	497	CORS	53	[37]
			47	[43]
			46	[44]
		SARD	47	[45]
			69	[46]
			235	[37]
Southern France - Northeastern Spain	770	E_FR	46	[47]
		FR	80	[47]
			50	[48]
		SW_FR	72	[49]
			81	[47]
		S_FR	37	[49]
			85	[47]
E_SP	108	[50]		
BASQ	55	[51]		
	156	[6]		
South and Central Spain	653	C_SP	214	[52]
			148	[53]
		S_SP	108	[54]
			133	[37]
	50	[53]		
West Iberian Peninsula	624	W_SP	282	[50]
			43	[55]
		PORT	299	[55]
Northern Spain	488	SP_CA	128	[50]
			242	[56]
		N_SP	118	[57]
Northern and Northwestern France	676	FR_BR	61	[49]
			161	[47]
		NW_FR	290	[47]
		N_FR	39	[49]
125	[47]			
UK - Ireland	730	SCOT*	336	[58]
		ENG	100	[59]
		IRE	300	[60]
Iceland	434	ICE	395	[61]
			39	[62]
Tyrol - Switzerland - Southern Germany	662	TYR	70	[63]
			263	[64]
		S_GER	100	[65]
		SWI	154	[66]
			75	[67]
Germany	567	GER	67	[68]
			200	[69]
			300	[70]
Germany - Poland	698	N_GER	213	[71]
		W_GER	50	[72]
			109	[73]
		NE_POL	73	[74]
N_POL	253	[74]		
Southern Poland - Czech Republic	786	POL	436	[75]
		S_POL	87	[74]
		CZ_R	174	[76]
			93	[77]
Slovakia	577	SLOVA	370	[78]
			207	[79]
Sweden - Norway - Saami	656	SAA	62	[80]
			22	[81]
			115	[62]
		NOR	323	[58]
			74	[82]
		SWE	28	[83]
32	[84]			
Finland	603	FINL	200	[85]
			403	[86]
Baltic States - Belarus	794	LATV	299	[87]
		LITH	180	[88]
		BEL	267	[89]
		ESTO	28	[62]
			20	[84]
European Russia	543	E_RUS	50	[90]
			157	[74]
		N_E_RUS	117	[62]
			18	[90]
		S_E_RUS	201	[75]

References

- 1 Černý V, Mulligan CJ, Rídl J, Žaloudková M, Edens CM, et al. Regional differences in the distribution of the sub-Saharan, West Eurasian, and South Asian mtDNA lineages in Yemen. *American Journal of Physical Anthropology*; 2008. 136: 128-137.
- 2 Kivisild T, Reidla M, Metspalu E, Rosa A, Brehm A, et al. Ethiopian mitochondrial DNA heritage: tracking gene flow across and around the gate of tears. *The American Journal of Human Genetics*; 2004. 75: 752-770.
- 3 Alshamali F, Brandstätter A, Zimmermann B, Parson W. Mitochondrial DNA control region variation in Dubai, United Arab Emirates. *Forensic Science International: Genetics*; 2008. 2: e9-e10.
- 4 Abu-Amero K, Larruga J, Cabrera V, Gonzalez A. Mitochondrial DNA structure in the Arabian Peninsula. *BMC Evolutionary Biology*; 2008. 8: 45.
- 5 Abu-Amero KK, González AM, Larruga JM, Bosley TM, Cabrera VM. Eurasian and African mitochondrial DNA influences in the Saudi Arabian population. *BMC Evolutionary Biology*; 2007. 7: 32.
- 6 Richards M, Macaulay V, Hickey E, Vega E, Sykes B, et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *American Journal of Human Genetics*; 2000. 67: 1251 - 1276.
- 7 Vernesi C, Di Benedetto G, Caramelli D, Secchieri E, Simoni L, et al. Genetic characterization of the body attributed to the evangelist Luke. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 2001. 98: 13460-13463.
- 8 González AM, Karadsheh N, Maca-Meyer N, Flores C, Cabrera VM, et al. Mitochondrial DNA variation in Jordanians and their genetic relationship to other Middle East populations. *Annals of Human Biology*; 2008. 35: 212-231.
- 9 Irwin J, Saunier J, Strouss K, Paintner C, Diegoli T, et al. Mitochondrial control region sequences from northern Greece and Greek Cypriots. *International Journal of Legal Medicine*; 2008. 122: 87-89.
- 10 Nasidze I, Quinque D, Rahmani M, Alemohamad SA, Stoneking M. Concomitant Replacement of Language and mtDNA in South Caspian Populations of Iran. *Current Biology*; 2006. 16: 668-673.
- 11 Quintana-Murci L, Chaix R, Wells S, Behar D, Sayar H, et al. Where West meets East: The complex mtDNA landscape of the Southwest and Central Asian corridor. *American Journal of Human Genetics*; 2004. 74: 827 - 845.
- 12 Al-Zahery N, Pala M, Battaglia V, Grugni V, Hamod MA, et al. In search of the genetic footprints of Sumerians: a survey of Y-chromosome and mtDNA variation in the Marsh Arabs of Iraq. *BMC Evolutionary Biology*; 2011. 11: 288.
- 13 Metspalu M, Kivisild T, Metspalu E, Parik J, Hudjashov G, et al. Most of the extant mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans. *BMC Genetics*; 2004. 5: 26.
- 14 Nasidze I, Stoneking M. Mitochondrial DNA variation and language replacements in the Caucasus. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*; 2001. 268: 1197-1206.
- 15 Alfonso-Sánchez MA, Martínez-Bouzas C, Castro A, Peña JA, Fernández-Fernández I, et al. Sequence polymorphisms of the mtDNA control region in a human isolate: the Georgians from Swanetia. *Journal of Human Genetics*; 2006. 51: 429-439.
- 16 Comas D, Calafell F, Bendukidze N, Fanas L, Bertranpetit J. Georgian and Kurd mtDNA sequence analysis shows a lack of correlation between languages and female genetic lineages. *American Journal of Physical Anthropology*; 2000. 112: 5-16.
- 17 Macaulay V, Richards M, Hickey E, Vega E, Cruciani F, et al. The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: a synthesis of control-region sequences and RFLPs. *The American Journal of Human Genetics*; 1999. 64: 232-249.
- 18 Calafell F, Underhill P, Tolun A, Angelicheva D, Kalaydjieva L. From Asia to Europe: mitochondrial DNA sequence variability in Bulgarians and Turks. *Annals of Human Genetics*; 1996. 60: 35-49.
- 19 Comas D, Calafell F, Mateu E, Perez-Lezaun A, Bertranpetit J. Geographic variation in human mitochondrial DNA control region sequence: the population history of Turkey and its relationship to the European populations. *Molecular Biology and Evolution*; 1996. 13: 1067-1077.
- 20 Di Benedetto G, Ergüven A, Stenico M, Castrfi L, Bertorelle G, et al. DNA diversity and population admixture in Anatolia. *American Journal of Physical Anthropology*; 2001. 115: 144-156.
- 21 Mergen H, Öner M, Öner C. Mitochondrial DNA sequence variation in the Anatolian peninsula (Turkey). *Journal of Genetics*; 2004. 83: 39-47.
- 22 Shlush LI, Behar DM, Yudkovsky G, Templeton A, Hadid Y, et al. The Druze: A Population Genetic Refugium of the Near East. *PLoS One*; 2008. 3: e2105.
- 23 Villemers R. AJ274757-AJ274942. In: NCBI. 2000.
- 24 Bosch E, Calafell F, González-Neira A, Flaiz C, Mateu E, et al. Paternal and maternal lineages in the Balkans show a homogeneous landscape over linguistic barriers, except for the isolated Aromuns. *Annals of Human Genetics*; 2006. 70: 459-487.
- 25 Belledi M, Poloni ES, Casalotti R, Conterio F, Mikerezi I, et al. Maternal and paternal lineages in Albania and the genetic structure of Indo-European populations. *European Journal of Human Genetics*; 2000. 8: 480-486.
- 26 Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Drobnič K, et al. Mitochondrial DNA Variability in Bosnians and Slovenians. *Annals of Human Genetics*; 2003. 67: 412-425.
- 27 Zimmermann B, Brandstätter A, Duftner N, Niederwieser D, Spiroski M, et al. Mitochondrial DNA control region population data from Macedonia. *Forensic Science International: Genetics*; 2007. 1: e4-e9.
- 28 Karachanak S, Carossa V, Nesheva D, Olivieri A, Pala M, et al. Bulgarians vs the other European populations: a mitochondrial DNA perspective. *International Journal of Legal Medicine*; 2012. 126: 497-503.
- 29 Brandstätter A, Egyed B, Zimmermann B, Duftner N, Padar Z, et al. Migration rates and genetic structure of two Hungarian ethnic groups in Transylvania, Romania. *Annals of Human Genetics*; 2007. 71: 791-803.
- 30 Bogácsi-Szabo E, Kalmar T, Csányi B, Tömöry G, Czibula A, et al. Mitochondrial DNA of ancient Cumanians: culturally Asian steppe nomadic immigrants with substantially more western Eurasian mitochondrial DNA lineages. *Human Biology*; 2005. 639-662.
- 31 Irwin J, Egyed B, Saunier J, Szamosi G, O'Callaghan J, et al. Hungarian mtDNA population databases from Budapest and the Baranya county Roma. *International Journal of Legal Medicine*; 2007. 121: 377-383.
- 32 Tömöry G, Csányi B, Bogácsi-Szabó E, Kalmár T, Czibula Á, et al. Comparison of maternal lineage and biogeographic analyses of ancient and modern Hungarian populations. *American Journal of Physical Anthropology*; 2007. 134: 354-368.
- 33 Zupanič Pajnič I, Balažič J, Komel R. Sequence polymorphism of the mitochondrial DNA control region in the Slovenian population. *International Journal of Legal Medicine*; 2004. 118: 1-4.
- 34 Parson W, Parsons TJ, Scheithauer R, Holland MM. Population data for 101 Austrian Caucasian mitochondrial DNA d-loop sequences: Application of mtDNA sequence analysis to a forensic case. *International Journal of Legal Medicine*; 1998. 111: 124-132.
- 35 Mogentale-Profiži N, Chollet L, StÉvanovitch A, Dubut V, Poggi C, et al. Mitochondrial DNA sequence diversity in two groups of Italian Veneto speakers from Veneto. *Annals of Human Genetics*; 2001. 65: 153-166.
- 36 Turchi C, Buscemi L, Previderè C, Grignani P, Brandstätter A, et al. Italian mitochondrial DNA database: results of a collaborative exercise and proficiency testing. *International Journal of Legal Medicine*; 2008. 122: 199-204.
- 37 Falchi A, Giovannoni L, Calo CM, Piras IS, Moral P, et al. Genetic history of some western Mediterranean human isolates through mtDNA HVR1 polymorphisms. *Journal of Human Genetics*; 2006. 51: 9-14.
- 38 Francalacci P, Bertranpetit J, Calafell F, Underhill PA. Sequence diversity of the control region of mitochondrial DNA in Tuscany and its implications for the peopling of Europe. *American Journal of Physical Anthropology*; 1996. 100: 443-460.
- 39 Achilli A, Olivieri A, Pala M, Metspalu E, Fornarino S, et al. Mitochondrial DNA variation of modern Tuscans supports the near eastern origin of Etruscans. *The American Journal of Human Genetics*; 2007. 80: 759-768.
- 40 Babalini C, Martínez-Labarga C, Tolik H-V, Kivisild T, Giampaolo R, et al. The population history of the Croatian linguistic minority of Molise (southern Italy): a maternal view. *European Journal of Human Genetics*; 2005. 13: 902-912.
- 41 Cali F, Le Roux M, D'Anna R, Flugy A, De Leo G, et al. MtDNA control region and RFLP data for Sicily and France. *International Journal of Legal Medicine*; 2001. 114: 229-231.

- 42 Vona G, Ghiani ME, Calò CM, Vacca L, Memmi M, et al. Mitochondrial DNA sequence analysis in Sicily. *American Journal of Human Biology*; 2001. 13: 576-589.
- 44 Varesi L, Memmi M, Cristofari MC, Mameli GE, Calò CM, et al. Mitochondrial control-region sequence variation in the Corsican population, France. *American Journal of Human Biology*; 2000. 12: 339-351.
- 45 Calò C, Melis A, Vona G, Piras I. Review Synthetic Article: Sardinian Population (Italy): a Genetic Review. *International Journal of Modern Anthropology*; 2001. 1: 39-64.
- 46 Di Rienzo A, Wilson AC. Branching pattern in the evolutionary tree for human mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 1991. 88: 1597-1601.
- 47 Richard C, Pennarun E, Kivisild T, Tambets K, Tolk H-V, et al. An mtDNA perspective of French genetic variation. *Annals of Human Biology*; 2007. 34: 68-79.
- 48 Rousselle F, Mangin P. Mitochondrial DNA polymorphisms: a study of 50 French Caucasian individuals and application to forensic casework. *International Journal of Legal Medicine*; 1998. 111: 292-298.
- 49 Dubut V, Chollet L, Murail P, Cartault F, Béraud-Colomb E, et al. mtDNA polymorphisms in five French groups: importance of regional sampling. *European Journal of Human Genetics*; 2004. 12: 293-300.
- 50 Álvarez-Iglesias V, Mosquera-Miguel A, Cerezo M, Quintáns B, Zarrabeitia MT, et al. New population and phylogenetic features of the internal variation within mitochondrial DNA macro-haplogroup R0. *PLoS One*; 2009. 4: e5112.
- 51 Alfonso-Sánchez M, Cardoso S, Martínez-Bouzas C, Pena J, Herrera R, et al. Mitochondrial DNA haplogroup diversity in Basques: a reassessment based on HVI and HVII polymorphisms. *American Journal of Human Biology*; 2008. 20: 154-164.
- 52 Alvarez L, Santos C, Ramos A, Pradesaba R, Francalacci P, et al. Mitochondrial DNA patterns in the Iberian Northern plateau: population dynamics and substructure of the Zamora province. *American Journal of Physical Anthropology*; 2010. 142: 531-539.
- 53 Larruga JM, Díez F, Pinto FM, Flores C, González AM. Mitochondrial DNA characterisation of European isolates: the Maragatos from Spain. *European Journal of Human Genetics*; 2001. 9: 708-716.
- 54 Casas MJ, Hagelberg E, Fregel R, Larruga JM, González AM. Human mitochondrial DNA diversity in an archaeological site in al-Andalus: Genetic impact of migrations from North Africa in medieval Spain. *American Journal of Physical Anthropology*; 2006. 131: 539-551.
- 55 Gonzalez AM, Brehm A, Pérez JA, Maca-Meyer N, Flores C, et al. Mitochondrial DNA affinities at the Atlantic fringe of Europe. *American Journal of Physical Anthropology*; 2003. 120: 391-404.
- 56 Maca-Meyer N, Sánchez-Velasco P, Flores C, Larruga J-M, González A-M, et al. Y chromosome and mitochondrial DNA characterization of Pasiegos, a human isolate from Cantabria (Spain). *Annals of Human Genetics*; 2003. 67: 329-339.
- 57 Crespillo M, Luque J, Paredes M, Fernandez R, Ramirez E, et al. Mitochondrial DNA sequences for 118 individuals from northeastern Spain. *International Journal of Legal Medicine*; 2000. 114: 130-132.
- 58 Helgason A, Hickey E, Goodacre S, Bosnes V, Stefánsson K, et al. mtDNA and the islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry. *The American Journal of Human Genetics*; 2001. 68: 723-737.
- 59 Piercy R, Sullivan KM, Benson N, Gill P. The application of mitochondrial DNA typing to the study of white Caucasian genetic identification. *International Journal of Legal Medicine*; 1993. 106: 85-90.
- 60 McEvoy B, Richards M, Forster P, Bradley DG. The Longue Durée of Genetic Ancestry: Multiple Genetic Marker Systems and Celtic Origins on the Atlantic Facade of Europe. *The American Journal of Human Genetics*; 2004. 75: 693-702.
- 61 Helgason A, Sigurðardóttir S, Gulcher JR, Ward R, Stefánsson K. mtDNA and the origin of the Icelanders: deciphering signals of recent population history. *The American Journal of Human Genetics*; 2000. 66: 999-1016.
- 62 Sajantila A, Lahermo P, Anttinen T, Lukka M, Sistonen P, et al. Genes and languages in Europe: an analysis of mitochondrial lineages. *Genome Research*; 1995. 5: 42-52.
- 63 Stenico M, Nigro L, Bertorelle G, Calafell F, Capitanio M, et al. High mitochondrial sequence diversity in linguistic isolates of the Alps. *American Journal of Human Genetics*; 1996. 59: 1363.
- 64 Thomas MG, Barnes I, Weale ME, Jones AL, Forster P, et al. New genetic evidence supports isolation and drift in the Ladin communities of the South Tyrolean Alps but not an ancient origin in the Middle East. *European Journal of Human Genetics*; 2007. 16: 124-134.
- 65 Brandstätter A, Klein R, Duftner N, Wiegand P, Parson W. Application of a quasi-median network analysis for the visualization of character conflicts to a population sample of mitochondrial DNA control region sequences from southern Germany (Ulm). *International Journal of Legal*
- 66 Dimo-Simonin N, Grange F, Taroni F, Brandt-Casadevall C, Mangin P. Forensic evaluation of mtDNA in a population from south west Switzerland. *International Journal of Legal Medicine*; 2000. 113: 89-97.
- 67 Pult I, Sajantila A, Simanainen J, Georgiev O, Schaffner W, et al. Mitochondrial DNA sequences from Switzerland reveal striking homogeneity of European populations. *Biological Chemistry Hoppe-Seyler*; 1994. 375: 837-840.
- 68 Hofmann S, Jaksch M, Bezold R, Mertens S, Aholt S, et al. Population genetics and disease susceptibility: characterization of central European haplogroups by mtDNA gene mutations, correlation with D loop variants and association with disease. *Human Molecular Genetics*; 1997. 6: 1835-
- 69 Lutz S, Weisser H-J, Heizmann J, Pollak S. Location and frequency of polymorphic positions in the mtDNA control region of individuals from Germany. *International Journal of Legal Medicine*; 1998. 111: 67-77.
- 70 Poetsch M, Wittig H, Krause D, Lignitz E. Mitochondrial diversity of a northeast German population sample. *Forensic Science International*; 2003. 137: 125-132.
- 71 Tetzlaff S, Brandstätter A, Wegener R, Parson W, Weirich V. Mitochondrial DNA population data of HVS-I and HVS-II sequences from a northeast German sample. *Forensic Science International*; 2007. 172: 218-224.
- 72 Baasner A, Schäfer C, Junge A, Madea B. Polymorphic sites in human mitochondrial DNA control region sequences: population data and maternal inheritance. *Forensic Science International*; 2007. 98: 169-178.
- 73 Pfeiffer H, Brinkmann B, Hühne J, Rolf B, Morris AA, et al. Expanding the forensic German mitochondrial DNA control region database: genetic diversity as a function of sample size and microgeography. *International Journal of Legal Medicine*; 1999. 112: 291-298.
- 74 Grzybowski T, Malyarchuk BA, Derenko MV, Perkova MA, Bednarek J, et al. Complex interactions of the Eastern and Western Slavic populations with other European groups as revealed by mitochondrial DNA analysis. *Forensic Science International: Genetics*; 2007. 1: 141-147.
- 75 Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Woźniak M, et al. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians. *Annals of Human Genetics*; 2002. 66: 261-283.
- 76 Malyarchuk BA, Vanecek T, Perkova MA, Derenko MV, Sip M. Mitochondrial DNA variability in the Czech population, with application to the ethnic history of Slavs. *Human Biology*; 2006. 681-696.
- 77 Vanecek T, Vorel F, Sip M. Mitochondrial DNA D-loop hypervariable regions: Czech population data. *International Journal of Legal Medicine*; 2004. 118: 14-18.
- 78 Lehocký I, Baldovič M, Kádaši L, Metspalu E. A database of mitochondrial DNA hypervariable regions I and II sequences of individuals from Slovakia. *Forensic Science International: Genetics*; 2008. 2: e53-e59.
- 79 Malyarchuk BA, Perkova MA, Derenko MV, Vanecek T, Lazur J, et al. Mitochondrial DNA Variability in Slovaks, with Application to the Roma Origin. *Annals of Human Genetics*; 2007. 72: 228-240.
- 80 Delghandi M, Utsi E, Krauss S. Saami mitochondrial DNA reveals deep maternal lineage clusters. *Human Heredity*; 1998. 48: 108-114.
- 81 Lahermo P, Sajantila A, Sistonen P, Lukka M, Aula P, et al. The genetic relationship between the Finns and the Finnish Saami (Lapps): analysis of nuclear DNA and mtDNA. *American Journal of Human Genetics*; 1996. 58: 1309.

- 82 Passarino G, Cavalleri GL, Lin AA, Cavalli-Sforza LL, Borresen-Dale A-L, et al. Different genetic components in the Norwegian population revealed by the analysis of mtDNA and Y chromosome polymorphisms. *European Journal of Human Genetics*; 2002. 10: 521-529.
- 83 Kittles RA, Bergen AW, Urbanek M, Virkkunen M, Linnoila M, et al. Autosomal, mitochondrial, and Y chromosome DNA variation in Finland: Evidence for a male-specific bottleneck. *American Journal of Physical Anthropology*; 1999. 108: 381-399.
- 84 Sajantila A, Salem AH, Savolainen P, Bauer K, Gierig C, et al. Paternal and maternal DNA lineages reveal a bottleneck in the founding of the Finnish population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 1996. 93: 12035-12039.
- 85 Hedman M, Brandstätter A, Pimenoff V, Sistonen P, Palo J, et al. Finnish mitochondrial DNA HVS-I and HVS-II population data. *Forensic Science International*; 2007. 172: 171-178.
- 86 Meirilä M, Finnilä S, Majamaa K (2007). Evidence for mtDNA Admixture between the Finns and the Saami. *Human Heredity*; 2007. 52: 160-170.
- 87 Pliss L, Tambets K, Loogväli EL, Pronina N, Lazdins M, et al. Mitochondrial DNA Portrait of Latvians: Towards the Understanding of the Genetic Structure of Baltic-Speaking Populations. *Annals of Human Genetics*; 2006. 70: 439-458.
- 88 Kasperavičiūtė D, Kučinskas V, Stoneking M. Y chromosome and mitochondrial DNA variation in Lithuanians. *Annals of Human Genetics*; 2004. 68: 438-452.
- 89 Kushniarevich A, Sivitskaya L, Danilenko N, Novogrodskii T, Tsybovsky I, et al. Uniparental Genetic Heritage of Belarusians: Encounter of Rare Middle Eastern Matrilines with a Central European Mitochondrial DNA Pool. *PLoS One*; 2013. 8: e66499.
- 90 Malyarchuk BA, Derenko MV. Mitochondrial DNA variability in Russians and Ukrainians: Implication to the origin of the Eastern Slavs. *Annals of Human Genetics*; 2001. 65: 63-78.

S12 Table. Genetic diversity indices for the modern dataset.

Pop	N	N HT	Polymorphic sites	Gene Diversity	Nucleotide diversity	Mean pairwise
Gurgy	39	27	26	0.9447 +/- 0.0284	0.010056 +/- 0.005795	3.590072 +/- 1.862162
ALB	84	56	62	0.9676 +/- 0.0127	0.012706 +/- 0.006993	0.012706 +/- 0.006993
ARM	233	153	113	0.9876 +/- 0.0035	0.016571 +/- 0.008784	5.915764 +/- 2.834218
AUS	371	177	105	0.9658 +/- 0.0063	0.014045 +/- 0.007567	5.013909 +/- 2.442237
AZER	87	78	83	0.9971 +/- 0.0024	0.017040 +/- 0.009074	6.083224 +/- 2.923754
BASQ	211	74	61	0.9323 +/- 0.0121	0.008654 +/- 0.004996	3.089454 +/- 1.611869
BEL	260	139	98	0.9785 +/- 0.0048	0.014750 +/- 0.007912	5.265646 +/- 2.553116
BOS	137	76	71	0.9662 +/- 0.0085	0.011916 +/- 0.006581	4.254114 +/- 2.122374
BULG	882	402	149	0.9825 +/- 0.0023	0.014338 +/- 0.007695	5.118660 +/- 2.484192
BULG*	427	254	131	0.9842 +/- 0.0031	0.014664 +/- 0.007859	5.234928 +/- 2.536731
CORS	152	62	64	0.9527 +/- 0.0119	0.011643 +/- 0.006445	4.156576 +/- 2.078805
CRE	204	94	78	0.9494 +/- 0.0110	0.012148 +/- 0.006676	4.336883 +/- 2.154006
CYPR	91	60	72	0.9797 +/- 0.0070	0.016857 +/- 0.008981	6.018113 +/- 2.894331
CZ_R	244	127	101	0.9710 +/- 0.0069	0.014999 +/- 0.008033	5.354516 +/- 2.591963
DRUZ	356	92	77	0.9774 +/- 0.0022	0.016606 +/- 0.008788	5.928483 +/- 2.836229
DUB	243	152	115	0.9944 +/- 0.0011	0.023171 +/- 0.011921	8.272070 +/- 3.846693
ENG	96	70	64	0.9796 +/- 0.0081	0.013455 +/- 0.007343	4.803455 +/- 2.366572
ESTO	48	37	43	0.9876 +/- 0.0074	0.012344 +/- 0.006882	4.406977 +/- 2.213613
FINL	603	151	99	0.9680 +/- 0.0029	0.013609 +/- 0.007351	4.858502 +/- 2.373217
FR_tot	1127	460	164	0.9674 +/- 0.0035	0.012373 +/- 0.006757	4.417283 +/- 2.181589
FR	130	95	86	0.9778 +/- 0.0080	0.014069 +/- 0.007617	5.022491 +/- 2.456048
FR_BR	222	121	79	0.9693 +/- 0.0071	0.012480 +/- 0.006833	4.455273 +/- 2.204517
E_FR	46	37	48	0.9758 +/- 0.0151	0.013004 +/- 0.007210	4.642302 +/- 2.318552
N_FR	164	106	79	0.9829 +/- 0.0046	0.013285 +/- 0.007229	4.742878 +/- 2.331902
NW_FR	290	142	94	0.9554 +/- 0.0088	0.010855 +/- 0.006047	3.875194 +/- 1.951601
S_FR	122	72	73	0.9569 +/- 0.0125	0.012806 +/- 0.007015	4.571841 +/- 2.261817
SW_FR	153	71	67	0.9535 +/- 0.0112	0.011927 +/- 0.006581	4.257939 +/- 2.122692
GEOR	164	100	89	0.9808 +/- 0.0055	0.015664 +/- 0.008367	5.591988 +/- 2.698762
GER_tot	1028	459	144	0.9754 +/- 0.0029	0.012910 +/- 0.007013	4.608860 +/- 2.264339
GER	566	295	125	0.9750 +/- 0.0041	0.012285 +/- 0.006721	4.385819 +/- 2.169583
N_GER	209	128	93	0.9767 +/- 0.0063	0.014278 +/- 0.007694	5.097240 +/- 2.482417
S_GER	96	63	59	0.9816 +/- 0.0056	0.014146 +/- 0.007675	5.050112 +/- 2.473597
W_GER	157	96	73	0.9693 +/- 0.0088	0.012623 +/- 0.006914	4.506380 +/- 2.230050
GRE	372	212	115	0.9864 +/- 0.0028	0.015056 +/- 0.008049	5.375141 +/- 2.597837
HUNG	377	184	100	0.9799 +/- 0.0036	0.013073 +/- 0.007103	4.667012 +/- 2.292557
ICE	430	118	76	0.9743 +/- 0.0027	0.014279 +/- 0.007676	5.097542 +/- 2.477526
IRAN	506	322	143	0.9904 +/- 0.0018	0.017561 +/- 0.009234	6.269223 +/- 2.980697
N_IRAN	158	119	105	0.9932 +/- 0.0023	0.018845 +/- 0.009887	6.727506 +/- 3.188913
IRAQ	280	176	115	0.9926 +/- 0.0017	0.019238 +/- 0.010046	6.867924 +/- 3.242006
E_IRAQ	142	74	90	0.9868 +/- 0.0025	0.020098 +/- 0.010492	7.174916 +/- 3.383604
IRE	298	151	94	0.9582 +/- 0.0079	0.011898 +/- 0.006546	4.247593 +/- 2.112656

ITA_tot	1123	536	161	0.9719 +/- 0.0033	0.013939 +/-0.007503	4.976184 +/-2.422385
C_ITA	361	213	114	0.9657 +/- 0.0068	0.014214 +/-0.007648	5.074542 +/-2.468520
TUSC	435	223	115	0.9744 +/- 0.0048	0.013567 +/-0.007336	4.843293 +/-2.367909
N_ITA	253	154	96	0.9724 +/- 0.0067	0.013428 +/-0.007282	4.793775 +/-2.349754
S_ITA	74	63	75	0.9826 +/- 0.0101	0.016336 +/-0.008754	5.831837 +/-2.819613
JOR	145	98	95	0.9785 +/- 0.0062	0.017438 +/-0.009221	6.225418 +/-2.973929
KURD	102	73	84	0.9777 +/- 0.0088	0.016016 +/-0.008567	5.717836 +/-2.761552
LATV	299	108	67	0.9682 +/- 0.0050	0.012988 +/-0.007068	4.636834 +/-2.280833
LITH	180	99	78	0.9726 +/- 0.0071	0.013877 +/-0.007509	4.954133 +/-2.422173
MAC	230	119	87	0.9779 +/- 0.0050	0.013697 +/-0.007413	4.889708 +/-2.391947
NOR	397	182	108	0.9552 +/- 0.0075	0.012701 +/-0.006925	4.534325 +/-2.235045
PAL	117	100	90	0.9944 +/- 0.0031	0.017841 +/-0.009429	6.369261 +/-3.040129
POL	407	205	114	0.9631 +/- 0.0066	0.013665 +/-0.007384	4.878523 +/-2.383405
NE_POL	73	45	59	0.9730 +/- 0.0092	0.014969 +/-0.008097	5.343861 +/-2.608100
N_POL	241	126	88	0.9648 +/- 0.0081	0.012933 +/-0.007047	4.617226 +/-2.273873
S_POL	83	56	53	0.9730 +/- 0.0106	0.013462 +/-0.007359	4.806000 +/-2.370900
PORT	299	153	90	0.9483 +/- 0.0103	0.013220 +/-0.007178	4.719539 +/-2.316538
ROM	105	61	64	0.9769 +/- 0.0074	0.013934 +/-0.007566	4.974307 +/-2.438900
E_RUS	50	43	41	0.9910 +/- 0.0070	0.013717 +/-0.007543	4.896791 +/-2.426524
N_E_RUS	265	129	93	0.9764 +/- 0.0050	0.013406 +/-0.007270	4.785780 +/-2.345956
S_E_RUS	212	114	86	0.9759 +/- 0.0058	0.013755 +/-0.007444	4.910424 +/-2.401622
C_RUS	300	170	129	0.9777 +/- 0.0048	0.015701 +/-0.008361	5.605261 +/-2.698328
SAA	199	38	37	0.8465 +/- 0.0170	0.013096 +/-0.007131	4.675320 +/-2.300633
SARD	351	149	97	0.9464 +/- 0.0095	0.012675 +/-0.006914	4.524933 +/-2.231596
SAU_A	673	267	134	0.9884 +/- 0.0012	0.022538 +/-0.011590	8.046180 +/-3.741598
SCOT	1339	408	154	0.9714 +/- 0.0027	0.013390 +/-0.007241	4.780374 +/-2.337803
SCOT*	336	167	105	0.9722 +/- 0.0054	0.014235 +/-0.007659	5.081747 +/-2.472043
SIC	155	81	68	0.9420 +/- 0.0150	0.012258 +/-0.006740	4.376118 +/-2.173769
SLOVA	565	259	118	0.9763 +/- 0.0036	0.013304 +/-0.007207	4.749389 +/-2.326410
SLOVE	231	119	89	0.9699 +/- 0.0065	0.013462 +/-0.007301	4.805898 +/-2.355719
SP_tot	1565	545	175	0.9644 +/- 0.0033	0.013223 +/-0.007160	4.720453 +/-2.311792
SP_CA	369	111	81	0.9672 +/- 0.0044	0.011798 +/-0.006494	4.211982 +/-2.096141
C_SP	362	174	99	0.9453 +/- 0.0097	0.013193 +/-0.007161	4.709730 +/-2.311197
E_SP	107	78	75	0.9670 +/- 0.0125	0.013472 +/-0.007343	4.809623 +/-2.367139
N_SP	111	78	59	0.9658 +/- 0.0125	0.013034 +/-0.007130	4.653042 +/-2.298572
S_SP	291	156	106	0.9615 +/- 0.0084	0.014360 +/-0.007723	5.126677 +/-2.492352
W_SP	325	174	112	0.9682 +/- 0.0066	0.013598 +/-0.007357	4.854485 +/-2.374252
SWE	60	37	51	0.9520 +/- 0.0189	0.013377 +/-0.007353	4.775556 +/-2.366811
SWI	227	125	91	0.9735 +/- 0.0062	0.013059 +/-0.007109	4.662055 +/-2.293726
SYR	118	100	93	0.9944 +/- 0.0031	0.017138 +/-0.009092	6.118100 +/-2.931471
TRANS	337	134	93	0.9757 +/- 0.0038	0.015610 +/-0.008315	5.572680 +/-2.683490
TUR	269	190	137	0.9729 +/- 0.0069	0.014836 +/-0.007952	5.296378 +/-2.566093
TYR	333	164	121	0.9686 +/- 0.0059	0.014233 +/-0.007659	5.081318 +/-2.471913
YEM	299	162	110	0.9900 +/- 0.0016	0.025189 +/-0.012869	8.992440 +/-4.153252

Annexe 4. SI article : Rivollat et al. - Soumis - Investigating *mtDNA relationships in Neolithic western Europe through serial coalescent simulations. Molecular Biology and Evolution.*

Table S1: Details of the ancient mtDNA samples used in the current analysis. Group name refers to the archaeological/cultural background of the sample (i.e. “Gurgy” refers to the Gurgy "Les-Noisats" necropolis, “Central-F” to central European Neolithic context, “South-F” to southern Europe Neolithic context and “HG” to European hunter-gatherer archaeological context, see main text Figure 1 and Figure 2). The archaeological sites where the samples have been excavated from are given in the column “Sites” along with the reference where they have been published first and sequence accession numbers. Group number refers to the gene genealogy group number (from more recent – Gr1 – to most ancient – Gr26).....317

Table S2: Female effective population size values explored for parameters NEf_{45000} 45 000 years ago and NEf_{5900} 5 900 years ago. Figure 3 x-axis and y-axis values are NEf_{5900} and NEf_{45000} values, respectively. 50 000 gene genealogies were generated under each combination of NEf_{45000} and NEf_{5900} values.....319

Table S1

Group Name	Group Number	Sample Size	Sites	References	Accession numbers
Gurgy	Gr5	39	Gurgy "les Noisats"	Rivollat et al. 2015	Genbank database: KP863031-KP863069
South_F	Gr1	3	San Pau del Camp	Gamba et al. 2011	-
	Gr6	36	Paternanbidea Los Cascajos	Hervella et al. 2012 Hervella et al. 2012	- -
	Gr7	7	Avellaners	Lacan et al. 2011	-
	Gr10	10	Chaves Can Sadurni	Gamba et al. 2011 Gamba et al. 2011	- -
Central_F	Gr2	32	Salzmünde	Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013	Genbank database: KF600862-KF600892; KC553993-KC553994
	Gr4	17	Wittmar	Lee et al. 2013	-
			Oberwiederstedt 4, Arschkherbe Ost	Brandt et al. 2013	Genbank database: KF600861
			Oberwiederstedt 3, Schrammhöhe	Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013	Genbank database: KF600857-KF600860; KC553989-KC553992
			Esperstedt Halberstadt	Brandt et al. 2013 Brandt et al. 2013	Genbank database: KF600855 Genbank database: KF600856
	Gr8	88	Unterwiederstedt	Haak et al. 2005	Genbank database: DQ211978
			Ecsefalva	Haak et al. 2005	Genbank database: DQ211979
Naumburg			Brandt et al. 2013	Genbank database: KF600845-KF600848	
Gr9	7	Karsdorf	Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013	Genbank database: KF600825-KF600844 KC553986-KC553988	
		Halberstadt	Haak et al. 2005; Brandt et al. 2013; Brotherton et al. 2013	Genbank database: DQ211976; KF600801-KF600824; KC553980-KC553983	
		Derenburg Flomborn Oberwiederstedt 1, Unterwiederstedt	Haak et al. 2005; 2010 Haak et al. 2005 Brandt et al. 2013	Genbank database: DQ211974-DQ211975; HM009339-HM009341; HM009343-HM009355; HM009358 Genbank database: DQ211977 Genbank database: KF600849-KF600854	
Gr12	3	Szarvas	Bramanti et al. 2008	-	
HG	Gr3	3	Kretuonas	Bramanti et al. 2009; Burger et al. 2007	Genbank database: GQ862360; GQ862362
	Gr11	1	Aizpea	Hervella et al. 2012	-
	Gr13	2	La Braña	Sanchez-Quinto et al. 2012	Genbank database: JX186998
	Gr14	11	Uznyi Oleni Ostrov	Der Sarkissian et al. 2013	Genbank database: KC414891-KC414899
			Popovo	Der Sarkissian et al. 2013	Genbank database: KC414900-KC414901
	Gr15	1	Reuland-Loschbourg	Delsate et al. 2009; Fu et al. 2013	Genbank database: KC521455
	Gr16	2	Spiginas	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862370
			Donkalis	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862353
	Gr17	2	Hohlenstein	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862357-GQ862358
	Gr18	1	Bad Durrenberg	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862351
	Gr19	2	Chekalino	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862352
			Lebyazhinka	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862361
	Gr20	2	Oberkassel	Fu et al. 2013	Genbank database: KC521457
	Gr21	1	Villabruna	Di Benedetto et al. 2000	-
	Gr22	3	Erralla	Hervella et al. 2012	-
La Pasiega			Hervella et al. 2012	-	
La Chora			Hervella et al. 2012	-	
Gr23	1	Hohler Fels	Bramanti et al. 2009	Genbank database: GQ862359	
Gr24	4	Paglicci cave	Caramelli et al. 2003; 2008	Genbank database: AY283027-AY283028	
Gr25	3	Dolni Vestonice	Fu et al. 2013	Genbank database: KC521458-KC521459	
Gr26	1	Kostenki	Krause et al. 2010; Fu et al. 2013	EBI nucleotide database: FM 600416	

References

- Bramanti, B. 2008. Ancient DNA: Genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. *Anthropologie* 46:153-160.
- Bramanti, B, M Thomas, W Haak, M Unterlaender, P Jores, K Tambets, I Antanaitis-Jacobs, M Haidle, R Jankauskas, C-J Kind. 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science* 326:137-140.
- Brandt, G, W Haak, CJ Adler, et al. 2013. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science* 342:257-261.
- Brotherton, P, W Haak, J Templeton, G Brandt, J Soubrier, CJ Adler, SM Richards, C Der Sarkissian, R Ganslmeier, S Friederich. 2013. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. *Nature communications* 4:1764.
- Burger, J, M Kirchner, B Bramanti, W Haak, MG Thomas. 2007. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:3736-3741
- Caramelli, D, C Lalueza-Fox, C Vernesi, et al. 2003. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:6593-6597.
- Caramelli, D, L Milani, S Vai, A Modi, E Pecchioli, M Girardi, E Pilli, M Lari, B Lippi, A Ronchitelli. 2008. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PLoS One* 3:e2700.
- Delsate, D, JM Guinet, S Saverwyns. 2009. De l'ocre sur le crâne mésolithique (haplogroupe U5a) de Reuland-Loschbour (Grand-Duché de Luxembourg). *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise* 31:7-30.
- Der Sarkissian, C, O Balanovsky, G Brandt, V Khartanovich, A Buzhilova, S Koshel, V Zaporozhchenko, D Gronenborn, V Moiseyev, E Kolpakov. 2013. Ancient DNA reveals prehistoric gene-flow from Siberia in the complex human population history of North East Europe. *PLoS genetics* 9:e1003296.
- Di Benedetto, G, IS Nasidze, M Stenico, L Nigro, M Krings, M Lanzinger, L Vigilant, M Stoneking, S Pääbo, G Barbujani. 2000. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. *European journal of human genetics* 8:669-677.
- Fu, Q, A Mittnik, Philip LF Johnson, et al. 2013. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology* 23:553-559.
- Gamba, C, E Fernández, M Tirado, et al. 2012. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology* 21:45-56
- Haak, W, P Forster, B Bramanti, et al. 2005. Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites. *Science* 310:1016-1018.
- Haak, W, O Balanovsky, JJ Sanchez, S Koshel, V Zaporozhchenko, CJ Adler, CS Der Sarkissian, G Brandt, C Schwarz, N Nicklisch. 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS biology* 8:e1000536.
- Hervella, M, N Izagirre, S Alonso, R Fregel, A Alonso, VM Cabrera, C de la Rúa. 2012. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One* 7:e34417
- Krause, J, AW Briggs, M Kircher, T Maricic, N Zwyns, A Derevianko, S Pääbo. 2010. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. *Current Biology* 20:231-236.
- Lacan, M, C Keyser, F-X Ricaut, N Brucato, J Tarrús, A Bosch, J Guilaine, E Crubézy, B Ludes. 2011. Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:18255-18259.
- Lee, EJ, B Krause-Kyora, C Rinne, R Schütt, M Harder, J Müller, N von Wurmb-Schwark, A Nebel. 2013. Ancient DNA insights from the Middle Neolithic in Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences* 6:199-204.
- Rivollat, M, F Mendisco, M-H Pemonge, A Safi, D Saint-Marc, A Brémond, C Couture-Veschambre, S Rottier, M-F Deguilloux. 2015. When the Waves of European Neolithization Met: First Paleogenetic Evidence from Early Farmers in the Southern Paris Basin. *PLoS One* 10:e0125521
- Sánchez-Quinto, F, H Schroeder, O Ramirez, et al. 2012. Genomic Affinities of Two 7,000-Year-Old Iberian Hunter-Gatherers. *Current Biology* 22:1494-1499.

Table S2

N_{Ef5900}	$N_{Ef45000}$
10	1
100	3
200	5
500	10
800	14
1000	18
1250	25
1750	27
2000	30
2250	33
2750	37
3000	40
3250	45
3750	50
4000	55
4250	60
4750	67
5100	74
5750	81
6000	90
6550	100
7250	110
7750	122
8500	134
9500	150
10100	164
11100	180
12250	220
13750	245
14250	270
15100	300
16250	330
17250	365
19250	400
21250	460

23750	545
26750	600
29750	665
33000	735
36750	850
41250	900
45750	950
51250	1010
57250	1425
63750	2010
71000	2500
79250	3010
88250	3500
98750	4010
100000	5000

Annexe 5. SI article : Le Roy et al. - Soumis - Distinct ancestries for similar funerary practices? A GIS analysis that compares funerary with biological and aDNA data from the Middle Neolithic necropolis Gurgy “Les Noisats” (Yonne, France) - Journal of Archaeological Science

SI_1 - Table dates.....	322
SI_2 - Table ancestries.....	322
SI_3 - PCA from Rivollat et al. 2015.....	323
SI_4 - MDS from Rivollat et al. 2015.....	323
SI_5 - Fisher exact test_paleogenetics vs bioarchaeology.....	324
SI_6 - Fisher exact test_clusters vs archaeology.....	324
SI_7 - Genetic diversities - Differentiation test.....	324

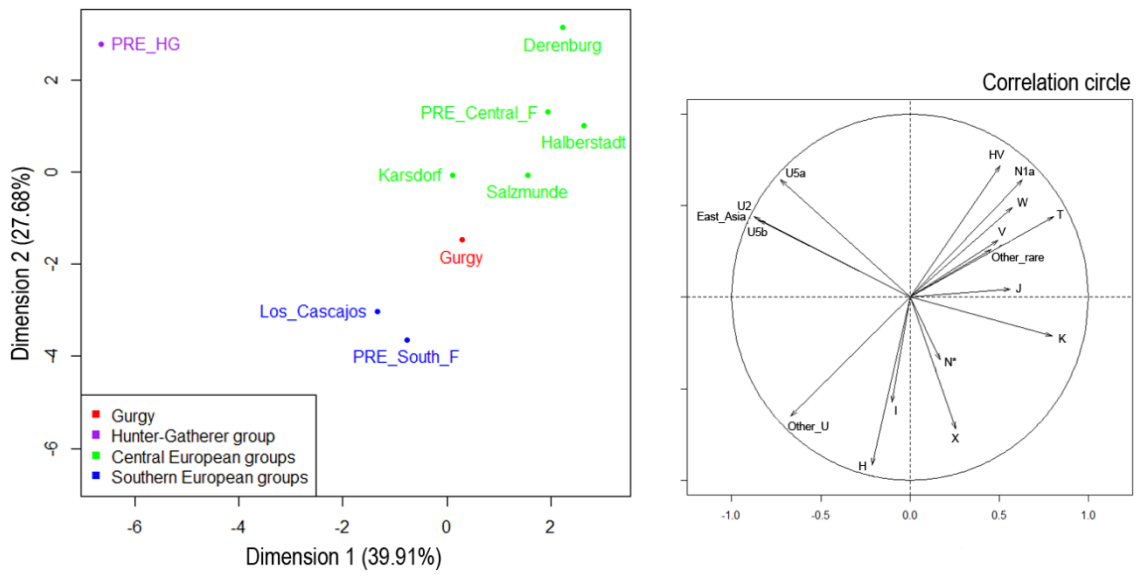
SI_1 - Table dates

ID	Lab code	Type	Age BP	Age cal. BC	Ancestry group
GLN 201	Lyon-5872(SacA-14820)	AMS	6070+/-45	5199 - 4845	Undetermined
GLN 315	Lyon-5874(SacA-14822)	AMS	5945+/-50	4943 - 4715	South_F
GLN 243A	Lyon-4444(SacA-8627)	AMS	5870+/-40	4829 - 4623	South_F
GLN 243B	Lyon-4446(SacA-8629)	AMS	5855+/-40	4795 - 4616	South_F
GLN 317	Lyon-4449(SacA-8632)	AMS	5815+/-45	4784 - 4546	South_F
GLN 223	Lyon-5875(SacA-14823)	AMS	5795+/-45	4765 - 4540	HG
GLN 255	Lyon-6375(SacA-17085)	AMS	5775+/-40	4718 - 4532	South_F
GLN 289B	Ly-12934	classic	5773+/-58	4772 - 4662	Undetermined
GLN 232B	Lyon-6376(SacA-17086)	AMS	5765+/-40	4713 - 4504	South_F
GLN 242	Lyon-5877(SacA-14825)	AMS	5640+/-45	4546 - 4362	Undetermined
GLN 220	Lyon-4680(SacA-9832)	AMS	5635+/-35	4539 - 4367	Central_F
GLN 202	Lyon-4447(SacA-8630)	AMS	5610+/-40	4520 - 4355	South_F
GLN 248	Ly-12933	classic	5303+/-49	4316 - 3984	HG

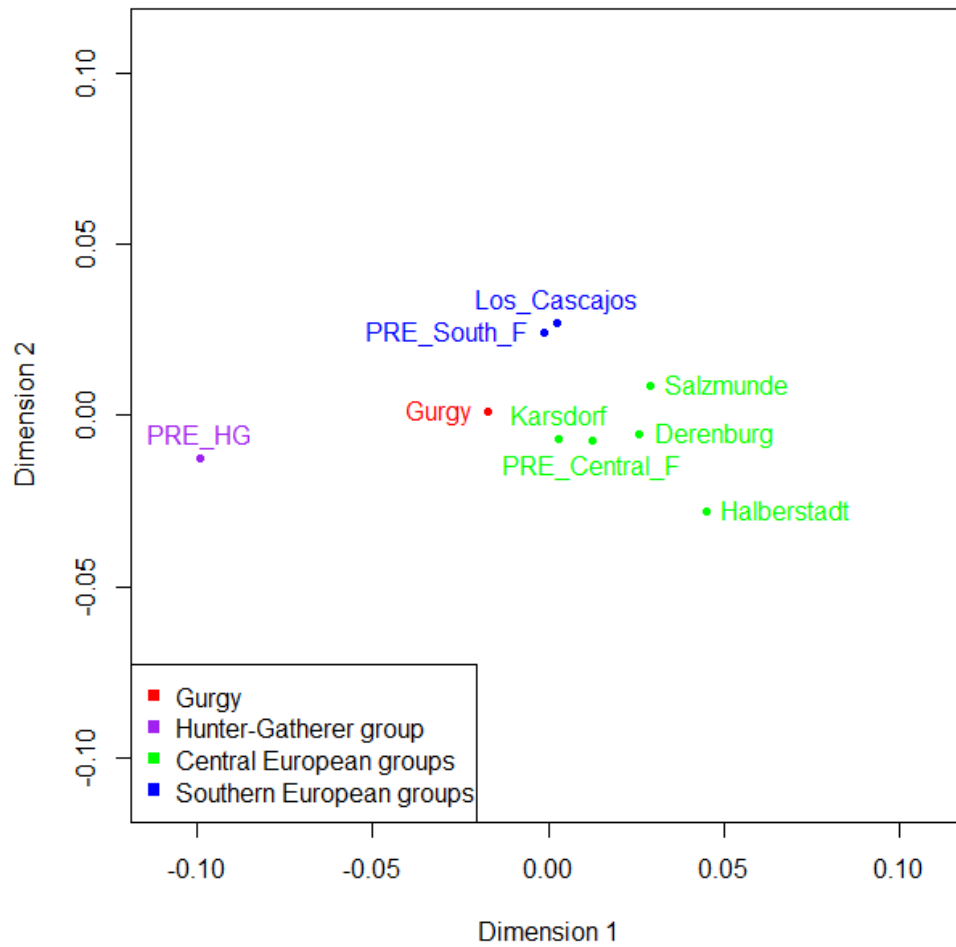
SI_2 - Table ancestries

Groups	Haplogroups	N
Hunter-Gatherers (HG)	U4, U5	8
Central European Farmers (Central_F)	J, T, V, N1a	13
Southern European Farmers (South_F)	H, X, other U	23
Undetermined	K	11

SI_3 - PCA from Rivollat et al. 2015



SI_4 - MDS from Rivollat et al. 2015



SI_5 - Fisher exact test_paleogenetics vs bioarchaeology

statistical significance $p < 0.05$

Genetic data	Sex	Age	Trunk position	Upper limb position	Lower limb position	Grave goods
X	0.36	0.27	0.26	1	1	1
V	0.36	0.99	0.26	1	1	0.18
U	0.69	0.64	0.67	1	1	0.81
T	1	0.62	1	1	0.2	1
N1a	0.24	0.2	1	1	1	0.5
K	0.46	0.91	0.45	1	0.18	0.45
J	1	0.37	0.6	0.56	0.23	0.83
H	0.08	0.63	0.77	1	0.89	0.98
HG	0.87	0.88	0.67	1	0.7	0.81
Central F	1	0.92	1	0.32	1	0.81
South F	0.2	0.67	1	0.74	0.46	0.98

SI_6 - Fisher exact test_clusters vs archaeology

statistical significance $p < 0.05$

Cluster	Contentant	Pit	Global	Right upper limb	Left upper limb	Goods	Right lower limb	Left lower limb	Head orientation
Cl.1 p/ Total	0.357	0.788	0.305	NA	NA	0.743	0.464	0.487	0.989
Cl.2 p/ Total	0.378	0.551	0.67	NA	NA	0.932	0.81	0.41	0.913
Cl.3 p/ Total	0.13	0	0.962	NA	NA	0.718	0.117	0.135	0.374

SI_7 - Genetic diversities - Differentiation test

Genetic diversity

Considered group	Genetic diversity		Genetic diversity of the rest of the Gurgy group	
	N		N	
Total group	39	0.9447 +/- 0.0284		
Spatial concentrations	5	1.0000 +/- 0.1265	34	0.9447 +/- 0.0310
Flexed lower limbs	8	0.9643 +/- 0.0772	31	0.9441 +/- 0.0304
Hyper-flexed lower limbs	12	0.9697 +/- 0.0443	27	0.9373 +/- 0.0396
Head toward South	9	0.9722 +/- 0.0640	30	0.9126 +/- 0.0457

Test of differentiation

statistical significance $p < 0.05$

Considered group	Exact test of differentiation compared with the rest of the Gurgy group	
	N	
Total group	39	
Spatial concentrations	5	0.62315+-0.0268
Flexed lower limbs	8	0.37107+-0.0237
Hyper-flexed lower limbs	12	0.52077+-0.0135
Head toward South	9	0.03167+-0.0050

Du fonctionnement des sites funéraires aux processus de Néolithisation sur le territoire français (Néolithique ancien et moyen) : premiers apports de l'approche paléogénétique

Les cultures néolithiques atteignent le territoire français vers 5600-5200 cal. BC. Bien que les données de l'ADN ancien apportent depuis peu un nouvel éclairage concernant les modalités de diffusion(s) du Néolithique en Europe, de telles données restaient inexistantes concernant les premiers groupes fermiers s'implantant sur le territoire français. Ce travail propose donc l'analyse inédite du pool génétique des groupes humains de cinq sites du Néolithique ancien et moyen (5200-3600 cal. BC), répartis sur la partie nord du territoire français et représentatifs de la diversité culturelle de la période, y compris au niveau des pratiques funéraires. Un total de 88 haplogroupes et 63 haplotypes mitochondriaux a pu être caractérisé. À l'échelle régionale, une continuité claire est démontrée entre les groupes du courant danubien et ceux de la moitié nord de la France. Cependant, les données issues de la nécropole de Gurgy (Yonne, sud du Bassin parisien) montrent un métissage avec des groupes néolithiques issus du courant méditerranéen et un métissage précoce avec des descendants des chasseurs-cueilleurs. Ce dernier, également détecté à Fleury-sur-Orne (Normandie), renforce l'hypothèse d'un métissage croissant entre chasseurs-cueilleurs et fermiers vers l'ouest du continent. À l'échelle locale, les résultats révèlent une frappante diversité des schémas de fonctionnement des groupes. À Obernai (Alsace) des groupes maternellement et culturellement différenciés semblent utiliser successivement la nécropole, mais de façon sectorisée. À Gurgy, aucune corrélation entre lignées maternelles et organisation de la nécropole ou pratiques funéraires n'a pu être identifiée, impliquant une acculturation totale (au niveau funéraire) d'individus aux origines multiples. Enfin, à Fleury-sur-Orne, une continuité maternelle entre individus déposés au sein de monuments de type Passy et de dolmens plus tardifs (sépultures collectives) est démontrée, suggérant une évolution sociale complexe du groupe. Enfin, l'importante diversité mitochondriale observée sur l'ensemble des sites apparaît cohérente avec un système matrimonial de type patrilocal, incluant l'intégration de femmes chasseurs-cueilleurs au sein des groupes fermiers au début du Néolithique.

Mots clés : ADN ancien, ADN mitochondrial, populations humaines, Néolithique ancien et moyen, migrations, interactions chasseurs-cueilleurs/fermiers, pratiques funéraires, diversité, patrilocalité

From the function of funerary sites to Neolithisation processes in the French Early and Middle Neolithic: initial insights from a paleogenetic perspective

The study of ancient DNA has recently shed new light on the different Neolithic expansion waves into Europe, however no palaeogenetic data was available for first farmer groups that settled modern day France from 5600-5200 cal. BC. Here we present the first analysis of the gene pool from five Early and Middle Neolithic sites (5200-3600 cal. BC) spread across northern France that are representative of both the period's cultural diversity and variable funerary practices. A total of 88 mitochondrial haplogroups and 63 haplotypes could be identified. At the regional scale, a clear continuity is evident between Danubian populations and the farmer groups that settled the northern half of France. However, data from the Gurgy necropolis (Yonne) south of the Paris Basin evinces admixture with Neolithic groups from the Mediterranean expansion wave as well as early admixture with descendants of hunter-gatherer groups. This latter pattern is also observable at Fleury-sur-Orne (Normandy), reinforcing the hypothesis of increasing admixture between hunter-gatherers and farmers from eastern to western Europe. More locally, our data shows a clear diversity in the funerary organization of farmer groups. At Obernai (Alsace), maternally and culturally differentiated groups seem to have successively used different sectors to bury their dead. At Gurgy, no correlation between maternal lineages and necropolis organization or funerary practices could be identified, implying the complete acculturation of individuals with diverse ancestries, at least in terms of burial practices. Finally, at Fleury-sur-Orne, a maternal continuity between individuals buried in Passy-type structures and later dolmens (collective burials) is evident, suggesting a complex social evolution of the group. Finally, the substantial mitochondrial diversity observed in all sites appears consistent with a patrilocal kinship system, including the integration of hunter-gatherer females in Early Neolithic farmer groups.

Key words: ancient DNA, mitochondrial DNA, human populations, Early and Middle Neolithic, migrations, hunter-gatherers/farmers interactions, funerary practices, diversity, patrilocality
