HAL
open science

Migrations et fonctionnements des groupes humains entre le Néolithique et l'Âge du Bronze dans le sud de la France : apports de la paléogénomique

Ana Arzelier

▶ **To cite this version:**

Ana Arzelier. Migrations et fonctionnements des groupes humains entre le Néolithique et l'Âge du Bronze dans le sud de la France : apports de la paléogénomique. Anthropologie biologique. Université de Bordeaux, 2023. Français. NNT : 2023BORD0215 . tel-04300426

HAL Id: tel-04300426

https://theses.hal.science/tel-04300426

Submitted on 22 Nov 2023

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 PRESENTÉE POUR
OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

SPÉCIALITÉ ANTHROPOLOGIE BIOLOGIQUE

Par Ana ARZELIER

Migrations et fonctionnements des groupes humains entre le Néolithique et l'Âge du Bronze dans le sud de la France : Apports de la Paléogénomique

Sous la direction de : Marie-France Deguilloux

Soutenue le 29/09/2023

Membres du jury :

Mme DEGUILLOUX Marie-France, Maître de conférence, Université de Bordeaux	Directrice
Mme BESSE Marie, Professeure, Université de Genève, Suisse	Rapporteure
M. OTTONI Claudio, Associate Professor, Université de Rome Tor Vergata, Italie	Rapporteur
M. ARD Vincent, Chargé de recherche, CNRS, Toulouse	Examinateur
Mme CASTEX Dominique, Directrice de recherche, CNRS Bordeaux	Présidente
M. HAAK Wolfgang, Group Leader, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Allemagne	Examinateur
M. LEFRANC Philippe, Professeur, Université de Strasbourg	Examinateur
Mme PRUVOST Mélanie, Chargée de recherche, CNRS Bordeaux	Invité
M. DUDAY Henri, Directeur de recherche émérite, CNRS Bordeaux	Invité

À mes parents,
Leni,
Lily le léopard,
Nonna

Remerciements

Aknowlegdement

Je tiens en premier lieu à remercier l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté de lire ce manuscrit. Je remercie mes rapporteurs Marie Besse (Université de Genève, Suisse) et Claudio Ottoni (Université de Rome Tor Vergata), thank you so much for accepting to be the reviewers of this doctoral thesis. Je remercie sincèrement Vincent Ard (CR, CNRS, UMR UMR5608 TRACES, Toulouse), Dominique Castex (DR, CNRS, UMR 5199 PACEA, Bordeaux) Wolfgang Haak (Group Leader, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Allemagne) et Philippe Lefranc (Professeur, UMR 7044, Université de Strasbourg) d'avoir accepté d'examiner ce travail. J'adresse également un grand merci à Henri Duday (UMR 5199 PACEA) pour sa participation à ce jury.

Indispensables s'il en est, renhardissantes sans aucun doute, à mes directrices, Marie-France Deguilloux et Mélanie Pruvost, je souhaite exprimer une reconnaissance infinie pour leur investissement, leur soutien et leur bienveillance inaltérables. Merci d'abord de m'avoir accordé toute votre confiance, et de m'avoir accompagnée et guidée dans les balbutiements de ma vie académique. Merci d'avoir éclairé de mille lanternes les circonvolutions obscures de la paléogénomique avec une patience, une pédagogie et un enthousiasme de chaque instant.

Marie-France, merci pour ton secours et tes encouragements quotidiens, ta positivité communicative et ton oreille toujours attentive. Merci d'avoir eu la patience de me redonner confiance. Merci pour tes petites et grandes attentions et merci de m'avoir donné l'opportunité de m'investir et de m'épanouir pleinement dans les activités d'enseignement.

Mélanie, je ne saurais te remercier assez pour toute ton aide, cardinale dans les affres et tourments de la bio-informatique et de toujours avoir été à l'écoute de mes doutes et interrogations. Un immense merci pour ton énergie effervescente, pour toutes nos discussions, pour ton intarissable attention au détail et tes idées lumineuses.

Merci à toutes les deux pour votre complémentarité dans cet encadrement, merci d'avoir toujours entretenu un environnement sécuritaire et inspirant, tant humain que scientifique. Impossible de résumer en quelques lignes toute la reconnaissance qui vous est due pour ces années de découverte et d'épanouissement à vos côtés, j'espère que vous trouverez ici une portion de ma gratitude, qui sera complétée par du chocolat.

Ce travail a été rendu possible grâce à une allocation attribuée par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche à l'issue du concours organisé par l'École doctorale Sciences et Environnements de l'Université de Bordeaux (EDSE 304). Je remercie la direction de l'Ecole doctorale Frédéric Garabetian et Brigitte Bordes pour leur aide et leur disponibilité tout au long de cette thèse.

Les analyses menées au cours ce travail ont majoritairement été financées grâce à l'Agence Nationale de la Recherche, dans le cadre des projets ANR ANCESTRA (*ANR15-CE27-0001, coord. Mélanie Pruvost)* et ANR-DFG INTERACT (*ANR-17-FRAL-0010, DFG-HA-5407/4-1, coord. Marie-France Deguilloux et Wolfgang Haak*).

Je souhaite exprimer ma reconnaissance envers l'UMR 5199-PACEA, pour l'hébergement de ce travail ainsi que de ma personne. Je remercie les membres des deux équipes de direction successives, Anne Delagnes, Christine Couture, Catherine Morel-Chevillet, William Banks et Priscilla Bayle pour leur soutien. Merci d'avoir ouvert et entretenu une dynamique d'échange ainsi que d'avoir garanti des conditions très favorables au déroulement de ces années de recherche. Un grand merci également aux membres du pôle secrétariat et gestion Régine Wortmann, Nadia Sancerni, Nathalie Kellay et Audrey Laborde pour leur disponibilité et leur accompagnement administratif tout au long de mon parcours.

J'adresse de vifs remerciements à l'ensemble des membres de mon comité de suivi de thèse : Dominique Castex, Henri Duday, Muriel Gandelin et Etienne Patin. Merci à chacun de m'avoir prodigué conseils et éclairages à de multiples reprises et d'avoir suivi l'avancée de ce projet avec beaucoup de bienveillance.

De chaleureux remerciements sont de rigueur pour tous les membres de la plateforme paléogénomique de PACEA que j'ai eu le plaisir de côtoyer : Sierra Blunt, Harmony de Bellevalet, Marie-France Deguilloux, Claire-Elise Fischer, Pierre Justeau, Fanny Mendisco, Marie-Hélène Pémonge, Mélanie Pruvost et Maïté Rivollat. J'exprime notamment toute ma gratitude à Marie-Hélène et Harmony, pour avoir guidé mes pas en surchaussures et pour leur investissement dans le volet technique de ce travail.

Au cours des dernières années j'ai toujours pu compter sur l'expertise et le soutien de nombreuses personnes de PACEA et d'ailleurs, pour cette aide de toute taille et nature je suis profondément reconnaissante.

Je souhaite remercier tous les collègues et collaborateurs impliqués dans les projets ANCESTRA, INTERACT et LINK, avec qui j'ai eu le privilège et le plaisir de travailler ou échanger notamment Aurélien Alcantara, Nicolas Antunes, Vincent Ard, Didier Binder, Bruno Boulestin, Fabien Convertini, Patrice Courtaud, Henri Duday, Muriel Gandelin, Pauline

Garberi, Jean Guilaine, Detlef Gronenborn, Wolfgang Haak, Delphine Linard, Diego Lopez-Onandia, Florent Mazière, Maïté Rivollat, Jérôme Rouquet, Frédéric Santos.

Ce travail n'aurait su aboutir sans le décisif patronage d'Henri Duday. Je tiens à lui exprimer toute ma reconnaissance pour son temps, son investissement dans ce travail et sa confiance. Je ne saurais le remercier assez pour la richesse de nos échanges et de cette immersion dans les passionnantes chroniques de l'Aven de la Boucle. Un immense merci pour son aide et ses encouragement si précieux.

Un merci également tout particulier à Didier Binder, pour le soutien apporté dès les premiers temps de ce travail, toujours avec une grande bienveillance. Merci pour ton investissement dans les corrections et les modélisations bayésiennes, et merci également pour de stimulantes discussions qui m'ont toujours aidée à prendre du recul et n'ont eu de cesse de m'encourager jusqu'à aujourd'hui.

De la même manière, je remercie sincèrement Muriel Gandelin pour ses conseils et son soutien tout au long de ce travail. De chaleureux remerciements vont également à Bruno Boulestin pour sa disponibilité, sa gentillesse et ses relectures attentives, un immense merci pour de nombreux échanges des plus enrichissants.

I would also like to express special thanks to Wolfgang Haak for including me in the INTERACT adventure with kindness and enthusiasm. Thank you so much for your precious support during the past few years and for your accessibility.

Je souhaite remercier toute l'équipe pédagogique du laboratoire, d'abord pour ces années de master puis de m'avoir permis d'exercer à mon tour des activités d'enseignements au sein du Master BGS/ASA. Merci à Priscilla Bayle, Christine Couture, Marie-France Deguilloux, Christopher Knüsel et Stéphane Rottier de m'avoir accompagnée et fait confiance.

Je souhaite également revenir sur le rôle déterminant joué par Stéphane Rottier dans mon bout de chemin à PACEA. Tu as été mon premier guide quand, dès le master, entêtée d'avenir et de corps sans têtes, je suis venue frapper à ta porte. Tu as également été le premier à me diriger à bon port vers ce sujet, merci donc pour ta gentillesse et ton accessibilité et de t'être autant investi dans mon « après ».

Merci également à Christine Couture pour son aide, sa bienveillance et sa gentillesse d'un autre monde qui a réparé bien des fois ma confiance en l'humanité.

« *It takes a village* » disent certains, tout le sens de ce vague proverbe m'est apparu au cours de ces années de thèse. Je tiens à remercier le village de PACEA de m'avoir soutenue jusqu'au moment de soutenir, et plus particulièrement toutes les personnes qui ont pris part aux répétitions, Mathilde Augoyard, Priscilla Bayle, Sierra Blunt, Antony Colombo, Christine

Couture, Marie-France Deguilloux, Juliette Henrion, Sacha Kacki, Véronique Laroulandie, Adeline Le Cabec, Diego Lopez-Onaindia, Bruno Maureille, Fanny Mendisco, Eliza Orellana-González, Mélanie Pruvost, merci encore pour votre temps et vos conseils. Un grand merci également à Éric Pubert pour son aide indispensable dans ces derniers moments de chaos technique, sans oublier de précieux régisseurs bénévoles Eliza, Juliette, Raphaël et Sierra.

Il était un petit navire qui n'avait jamais navigué, je souhaite saluer également les personnes qui ont, chacune à leur façon, influencé les directions vers lesquelles j'ai cheminé bon gré mal gré. Je remercie les personnes qui m'ont permis de fouiller, dans leurs placards ou sur le terrain, Cyril Marcigny de m'avoir parlé pour la première fois d'archéothanatologie et du Master de Bordeaux, et l'École du Louvre pour ces belles années et pour avoir, à sa manière, confirmé mon aversion respectueuse pour la marqueterie André-Charles Boulle.

Mais que seraient devenus ces remerciements sans les autres personnes qu'il me reste maintenant à remercier.

Cette section abrite ainsi mes respects fraternels à tous mes pairs et mes impairs. À tous mes compagnons doctorants post doctorants, contractuels, précaires, mais toujours d'équerre, Adrien, Alex, Anaïs D., Anaïs V., Anna, Antony, Arthur, Caroline, Dany, Diego, Elle, Eliza, Fanny, Flora, Floriane, Juliette, Kate, Laura, Léa, Lisa, Maïté, Manon, Marion, Mathilde, Monica, Nico, Patricia, Pauline, Pierre, Pierre-Hadrien, Quentin, Sierra, Valentin. Saluant de toute mon admiration ces intrépides inventifs, une pensée particulière vogue vers le microcosme du bureau des Kardashians, dont je remercie vivement les occupantes d'avoir respecté l'intégrité de ma colonie de tasses à moitié vides. Au nom de la rose, je vous sais gré. Je remercie également Calvin Cordozar Broadus, Jr. pour ses sages paroles que je ne saurais paraphraser.

De bon ton, je remercie Bordeaux d'avoir conquis subrepticement mon cœur de toulousaine puis parisienne. Ceci n'aurait été possible sans le concours des brocanteurs de Saint Michel, j'ai nommé Jack l'Arnaque, Jean Ferraille, Arsouille Slick et Yabocoudechoses. Merci à ces bonnes âmes de toujours m'avoir escroquée honnêtement. Merci à cette place de me couvrir chaque dimanche d'horreurs ambulantes et vieilleries superflues dont je ne saurais me passer. Merci au 26 rue Saint Genès pour ses bons et loyaux services, et merci à la BF Pascale d'avoir si vite baissé les bras.

À mes frères sûrs et âmes sœurs, merci pour leur patience et leur indulgence, une révérence toute particulière aux LBGDA, aux Natoufs et à mes reptiliennes consorts pour leur persévérance, sans oublier Benoît campi et les irréductibles de Taltahul.

Voix de velour et prose prophétique, François Juno nous aura rappelé que les octaves et la gouache amènent indubitablement la notoriété...Macro-remerciements aux Micro Aventuriers pour nos péripéties champêtres et parenthèses mélomanes, si robotisantes et enrichissantes.
Étrange oiseau de drôles d'augures, ces années auraient été plus rudes sans la présence auspicieuse de Ferdinand Pantalon Mimolette Pédalo Kukrapok Cornichon Buisson. Merci d'être un enfant prodige démontrant tant d'aptitudes à ton si jeune âge et de me donner tant de fierté.
À ma Nonna, de vifs remerciement sont dus pour avoir bravé mon chauvinisme et ma tête déconfite à l'entrée du chenil pour m'accompagner dans les tâtonnements de ma vie d'étudiante. Merci pour ton écoute, pour les crumbles à volonté et pour ta douceur depuis toujours.
À ma sœur, sourire, le yin de mon yang, le ou à mon delalie, merci d'être le pragmatisme qui me fait défaut, merci de toujours rentrer en premier au restau et merci pour ton regard critique. Sans ton œil de taupe, jamais je n'aurais réalisé qu'il y avait vraiment trop de « iques » dans ce titre, pour cette aide, puisses-tu trouver ici l'expression de ma gratitude carabinée.
À Raphaël, merci d'avoir fait la vaisselle. Dans les accompagnements de ma vie en friche, merci pour ton absence totale de demi-mesure et ton secours démesuré, merci d'avoir des yeux d'aventure et d'années lumières.

À mes parents, vétérans de la rescousse, voilà qui est fait, ouf même.
Merci d'avoir toujours chassé la peur de l'inconnu et la sorcière sous l'escalier avec une bénévolence sans faille. Mamanchériequejaimedetoutmoncœuradoréquejaime, dresseuse d'espaces insécables, pourfendeuse de fautes typographiques et chasseuse de chaussette solitaire, merci pour ton soutien indéfectible même dans tes moments d'extrême diminution. Merci d'être curieuse de tout et de n'avoir peur de rien. Merci de m'écouter rouméguer pendant des heures avec un intérêt manifeste, merci pour tes chorégraphies et merci de rire à toutes mes blagues. Pop-pop, merci de m'avoir appris les divisions euclidiennes, une science obscure mais salutaire, de même, moult grand merci pour ta pédagogie dans cette entreprise. Merci de toujours m'avoir inspiré le second degré et la remise en question, d'avoir écouté mes introspections et extrospections.
Merci à tous les deux d'avoir cultivé mon amour des curiosités, d'avoir su percevoir mes aptitudes de fouzegaïre et de m'avoir mis entre les mains copain de l'archéologie.

Merci enfin à tous ces Grands Morts, « formes d'une autre vie que nous ignorons » de s'être prétés au jeu de l'anthropologie biologique.

Table des matières
Table of Contents

Remerciements 5

Table des matières 11

Liste des figures 14

Liste des tableaux 21

Introduction 22

Partie 1 - Transitions culturelles et transformations biologiques : apports des données génétiques à la compréhension des dynamiques des populations protohistoriques en Europe occidentale .. 27

Chapitre 1 – Avant la néolithisation : les groupes humains à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène 35

I. Dynamiques populationnelles des groupes du Paléolithique supérieur : apports de l'ADN ancien 37

II. Le Mésolithique : structure génétique des derniers groupes de chasseurs-cueilleurs en Europe occidentale 46

Chapitre 2 - Restitution des dynamiques migratoires et populationnelles au Néolithique 51

I. Émergence et diffusion d'un nouveau mode de vie : un bref état des données archéologiques 53

I.1. Le berceau proche-oriental 53

I.2. Diffusion vers l'Europe occidentale entre modèles théoriques et données archéologiques 55

II. Contribution de l'ADN ancien à la restitution des mécanismes de néolithisation de l'Europe occidentale 62

III. Dynamiques des populations au cours du Néolithique en France : approche archéogénomique 73

III.1. Un bref aperçu de la géographie culturelle des groupes néolithiques de la France 74

III..2. Dynamiques populationnelles des groupes néolithiques. La France dans le paysage européen : apports de la paléogénomique et problématiques actuelles 78

Chapitre 3 - Du Néolithique à l'Âge du Bronze en Europe occidentale : confrontation des données archéologiques et génétiques 83

I. Mouvements populationnels entre le IVe et le IIIe millénaire en Europe occidentale : récits archéogénomiques 86

II. Le Campaniforme : apports de l'ADN ancien et questions actuelles 95

III. La documentation archéo-génétique des groupes humains au cours de l'Âge du Bronze : questions et enjeux sur le territoire de la France actuelle 102

Partie 2 - Regards croisés entre archéologie funéraire et génétique : vers une meilleure appréhension du fonctionnement funéraire et social des groupes protohistoriques 109

I. Différents proxys pour différentes questions 111

II. Approche croisée entre archéologie funéraire et génomique : quelques exemples 114

Partie 3 - Matériels et Méthodes **119**
Chapitre 1 - Matériels : les sites et les échantillons **121**
I. Critères de sélection et description du corpus d'étude 123
II. Bilan des échantillons analysés : *Tableau 2* 127
Chapitre 2 - Méthodes d'analyses paléogénomiques **133**
I. Caractéristiques générales de l'ADN humain 135
I.1. L'ADN mitochondrial 135
I.2. L'ADN nucléaire 136
I.3. Le chromosome Y 138
II. De la paléogénétique à la paléogénomique 139
II.1. L'ADN ancien : caractéristiques et limites 139
II.2. Vers la paléogénomique : un bref historique des avancées disciplinaires 140
III. Protocoles d'étude paléogénomique 141
III.1. Préparation des échantillons, extraction et purification de l'ADN 143
III.2. Construction des librairies 144
III.4. Examen des données brutes de séquençage 147
IV. Analyses statistiques et bio-informatiques 151
IV.1. À l'échelle de l'individu 151
IV.2. À l'échelle du groupe 151
IV.3. À l'échelle populationnelle et phylogéographique 152
V. Datations radiocarbone 156
Partie 4 - Analyse paléogénomique des sites archéologiques : approche multi-scalaire **159**
Chapitre 1 - Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France **161**
I. Problématiques et objectifs 163
I.1. Interroger la transition : la question des interactions entre chasseurs-cueilleurs et fermiers néolithiques en Europe occidentale 163
I.2. Évolution de la structure génétique des groupes au cours du Néolithique en France 167
I.3. Corpus et objectifs de l'étude 168
II. Article 1 : "Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities" 170
III. Résultats complémentaires : Une sépulture épicardiale de la Grotte Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude) 199
IV. Bilan des résultats 206
Chapitre 2 - Entre continuité et rupture, nouveaux apports de la génomique à la documentation d'une sépulture collective du Néolithique récent et final dans le sud de la France : l'Aven de la Boucle (Corconne, Gard) **209**
I. L'Aven de la Boucle, une brève historiographie 212
II. Les niveaux archéologiques et les restes humains 214

III. Problématiques et objectifs de l'étude archéo-génomique 220

IV. Ancient DNA sheds light on the funerary practices of a Late Neolithic collective burial in Southern France 223

V. Discussion, limites, perspectives 265

Chapitre 3 - Caractérisation génomique des populations du Languedoc à l'Âge du Bronze. 271

I. Problématiques et objectifs de l'étude 273

II. Unveiling genetic ancestry shifts and cultural dynamics of Bronze Age groups in southern France with ancient DNA 275

III. Discussion, limites et perspectives 314

Conclusions & perspectives 323

Bibliographie 331

Liste des Annexes 359

Références des tables numériques 363

Annexes 365

Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – Méthodes 366

Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1 : Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France 374

Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 – Aven de la Boucle 393

Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3 : Caractérisation génomique des populations du Languedoc à l'Âge du Bronze 419

Liste des figures

List of figures

Partie 1 - Transitions culturelles et transformations biologiques : Apports des données génétiques à la compréhension des dynamiques des populations protohistoriques en Europe occidentale

Figure 1 : *Carte représentant la distribution temporelle et géographique des principales dynamiques de peuplement des populations humaines entre 200 000 et 2 500 BP. (Source : International mapping, Chris Stringer, Natural History Museum, London).....30*

Figure 2 *: A) Bilan des génomes anciens par année de publication entre 2010 et 2023 (Mallick et al., 2023). B) Distribution géographique et chronologique des données paléogénomiques pour les groupes humains d'après la base de données AADR v54.1 (Mallick et al., 2023, pour une carte interactive voir https://umap.openstreetmap.fr/en/map/ancienthuman dna_41837#8/ 44.196/2.208).....31*

Figure 3 *: Proportions des trois sources génétiques ancestrales résumant la composition génomique des populations européennes actuelles (d'après Haak et al., 2015).....33*

Chapitre 1 - Avant la néolithisation : les groupes humains à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène

Figure 4 : *Distribution chronologique et spatiale des haplogroupes mitochondriaux des individus analysés en Europe de la fin du Pléistocène au début de l'Holocène.*
A) Avant le dernier maximum glaciaire (DMG, 45-25 000 BP) : Dispersion pré-LGM de populations hors d'Afrique, porteuses des lignées M et N (les haplogroupes R, U, U5 et U2'3'4'7'8'9 appartiennent au clade N, distinct du clade M).
B) Après le dernier maximum glaciaire (19 500-14 500 BP) : Réexpansion post-glaciaire en Europe après la rétractation des glaciers et perte de diversité génétique.
C) Au cours du Dryas (14 500-11 500 BP) : Changement des fréquences des haplogroupes mitochondriaux à la fin du Tardiglaciaire.
D) Au début de l'Holocène (11 500-7 000 BP) : Remplacements populationnels, les lignées mitochondriales des groupes chasseurs-cueilleurs appartiennent principalement à l'haplogroupe U5 (Posth et al., 2016).....39

Figure 5 *: Modèle démographique mettant en relation les fluctuations climatiques et démographiques des groupes chasseurs-cueilleurs européens de la fin du Pléistocène au début de l'Holocène (45-7 000 BP) (Posth et al., 2016).....40*

Figure 6 *: Bilan schématisé des clusters génétiques définis pour les groupes européens entre 43 000 et 7 000 BP et des relations de filiation et d'interaction génétique entre clusters (actualisation des résultats de Fu et al., 2016, d'après Rivollat et Deguilloux, 2020 ; incluant les données de Posth et al., 2023 ; Villalba-Mouco et al., 2023).....41*

Figure 7 *: Distribution chronologique et spatiale des individus porteurs des composantes génétiques GoyetQ2 (vert) et Villabruna (orange) en Europe occidentale entre 19 000 et 11 000 BP. A) Carte représentant la répartition des composantes génétiques et leurs proportions pour chaque individu B) Répartition chronologique des échantillons et des composantes génétiques en parallèle des fluctuations climatiques en Europe occidentale entre 19 000 et 11 000 BP (Charlton et al., 2022)*.....44

Figure 8 *: Diversité génétique des groupes chasseurs-cueilleurs Pre-DMG et Post-DMG en Eurasie. A) Représentation des distances génétiques entre individus par Multidimentional scaling (MDS). B) Analyse en composantes principales (ACP) d'individus chasseurs-cueilleurs Post-DMG et de fermiers néolithiques d'Anatolie et d'Europe centrale, projetés sur la variabilité génétique des populations eurasiatiques modernes (Rivollat et Deguilloux, 2020).*45

Figure 9 *: Distribution des valeurs de sROH[4-8] au sein de huit régions d'Europe. L'évolution des valeurs de ROH courts est représentée entre 12 000 BP et le présent, en considérant pour chaque échantillon (cercle) le mode de vie attribué à l'individu (couleurs), (Modifié d'après Ringbauer et al., 2021)*.....49

Chapitre 2 - Restitution des dynamiques migratoires et populationnelles au Néolithique

Figure 10 *: Carte illustrant l'expansion des groupes néolithiques depuis le Proche-Orient vers l'Europe occidentale entre 9 600 et 4 000 BCE (Detlef Gronenborn, Barbara Horejs, Börner, Ober ; RGZM 2019)*.....56

Figure 11*: Éléments du Néolithique ancien en Méditerranée occidentale d'après Guilaine, 2016 A) Céramiques à sillons d'impressions. Pont de Roque-Haute, Portiragnes (Hérault, vers 5 800 BCE). B) Céramique à sillons d'impressions. Grotte des Arene Candide, Finale Ligure (Italie, vers 5 900 BCE). C) Vase à décor cardial. Grotte Bayol (Gard, 5 300/5 200 BCE) D) Coquillage cardium (erastoderma edule, Ansgar Koreng / CC BY-SA 4.0) (figure modifiée d'après Guilaine, 2016)*.....59

Figure 12 *: Carte résumant les grandes étapes et les groupes culturels associés à la néolithisation de la Méditerranée, les dates indiquent l'apparition du Néolithique, les couleurs indiquent les sphères culturelles (modifié d'après Guilaine, 2016)*.....60

Figure 13 *: Biais sexuel au cours de la transition néolithique en Europe centrale mesuré dans Goldberg et al., 2017 A) Schéma théorique illustrant les métissages au cours de la transition néolithique en Europe Centrale. B) Comparaison des proportions de la composante génétique héritée des chasseurs cueilleurs (rose) et des fermiers anatoliens (vert) entre le chromosome X et les autosomes chez les individus d'Europe centrale au Néolithique ancien et moyen (CE). C) Ratio entre individus masculins et féminins au niveau de la contribution génétique de chaque population source chasseurs-cueilleurs (HG, graphique supérieur) et fermiers d'Anatolie (AF, graphique inférieur) (Figures modifiées d'après Goldberg et al., 2017)*.....66

Figure 14 *: (a) Relations phylogénétiques et (b) Répartition des individus porteurs de l'haplogroupe H2. Les formes et les couleurs indiquent les deux principaux clades déduits de l'arbre phylogénétique. L'ombrage des symboles indique le début ou la fin du Néolithique (opaque) ou le post-néolithique (transparent). Les points noirs indiquent tous les individus néolithiques non-H2 publiés dans Freeman et al., 2020 pour indiquer la prévalence d'échantillonnage H2 (d'après* Rohrlach *et al.,* 2021)*.....68*

Figure 15 : *Carte représentant la distribution des différentes composantes génétiques associées aux groupes chasseurs-cueilleurs et néolithiques en Europe au cours du temps. A) Proportions des composantes type Villabruna, EHG, GoyetQ2 et Anatolia_Neolithic pour les chasseurs-cueilleurs post-DMG (14 000-4 000 cal BCE) estimées via qpAdm d'après Rivollat et al., 2020. Les cinq panneaux suivants (B à F) montrent les groupes d'agriculteurs néolithiques (6 000-3 500 cal. BCE) modélisés avec les composantes Anatolia_Neolithic, KO1 et Loschbour, par tranches de 500 ans. Les couleurs transparentes indiquent les individus ou les groupes pour lesquels les modèles ne sont pas accompagnés d'une P-value significative (P < 0,05) d'après Rivollat et al., 2020.....72*

Figure 16 *: Cartes représentant l'évolution des faciès culturels néolithiques en France entre 5 800 et 2 100 cal BCE.....75*

Figure 17 *: Récapitulatif chronologique des faciès culturels du Néolithique récent et final dans la moitié sud de la France (d'après Gernigon et al., 2008 ; DAO L. Vergnaud).....78*

Figure 18 *: Répartition des individus portant de fortes proportions d'héritage génétique mésolithique entre 4 000 et 3 200 BCE en Europe occidentale 1) Tangermünde (Rivollat et al., 2020) ; 2) Blätterhöle (Lipson et al., 2017) ; 3) Niedertiefenbach (Immel et al., 2021) ; 4) Mont-Aimé (Seguin-Orlando et al., 2021).....81*

Chapitre 3 - Du Néolithique à l'Âge du Bronze en Europe occidentale : confrontation des données archéologiques et génétiques

Figure 19 *: Carte représentant la répartition des trois entités culturelles en Europe au IIIe millénaire avant notre ère (d'après Furholt, 2020).....85*

Figure 20 *: Principaux éléments participants aux caractéristiques des nouveaux faciès culturels à sépultures individuelles du IIIe millénaire en Europe, individualisation des sépultures, sépultures individuelles en position contractée en lien avec un tumulus funéraire ; prépondérance des éléments renvoyant à l'image du guerrier, différenciation sexuelle des sépultures illustrée notamment par l'orientation des corps dans les tombes ; céramique liée à la consommation de boissons prenant différentes formes : céramique cordée, campaniforme, coupes Âge du Bronze (Furholt, 2019 & 2021).....87*

Figure 21 *: ACP présentant les affinités génomiques entre individus appartenant à différents groupes chronologiques et culturels, entre le Mésolithique et l'Âge du Bronze (Modifié d'après Haak et al., 2015).....89*

Figure 22 *: Évolution temporelle de la variabilité génétique en Europe centrale entre 4 500 et 1 800 BCE A) Variations temporelles des fréquences des haplogroupes du chromosome Y chez les individus masculins. B) Variabilité génétique des individus masculins et féminins appartenant à différents groupes culturels (couleurs) selon les valeurs de l'axe PC2 sur l'ACP. (Papac et al., 2021).....91*

Figure 23 : *Biais sexuel au cours de migrations depuis les steppes pontiques en Europe centrale mesuré dans Goldberg et al., 2017. A) Schéma théorique illustrant les métissages au cours des processus migratoires en Europe centrale. B) Comparaison des proportions de composantes génétiques héritées des groupes des steppes (orange, SP) et des groupes néolithiques d'Europe centrale précédents (bleu, CE) entre le chromosome X et les autosomes*

chez les individus d'Europe centrale à la fin du Néolithique et au début de l'Âge du Bronze (BA). C) Proportions de la contribution génétique masculine entre chaque population source steppique (SP, orange) et fermiers néolithiques d'Europe centrale (CE, bleu) (Figures modifiées d'après Goldberg et al., 2017).....93

***Figure 24** : Illustration d'un ensemble d'éléments caractéristiques des groupes campaniformes, vue d'artiste d'une scène de banquet (Modifié d'après Rojo-Guerra et al., 2006. Dessin de Luis Pascual).*
a. Vase campaniforme provenant de Sierentz, Haut-Rhin (photo de A. Denaire) ; b. Boutons en os à perforations en « v» (d'après Lefranc et al., 2016 ; dessin P. Lefranc, Inrap) ; c. Différents types de poignards campaniformes provenant d'Europe centrale ; d. Éléments associés à la panoplie de l'archer provenant d'Europe centrale, en haut brassards d'archers en grès en galet et en schiste, en bas pointes de flèches campaniformes (c. & d. d'après Clément, 2020 ; photos de N. Clément).....96

***Figure 25** : Variabilité génétique de 226 individus associés au Campaniforme en Europe d'après les résultats de Olalde et al., 2018. a. Analyse en composante principale b. Proportions d'ascendance génétique des steppes (type Yamnaya, en noir) dans les groupes associés au Campaniforme, selon un modèle à trois sources ancestrales (Steppe_EBA + Anatolia_N + WHG) (Modifié d'après Olalde et al., 2018). c. Modélisation des groupes des îles Britanniques entre le Néolithique et l'Âge du Bronze via qpAdm, chaque individu est représenté par une barre verticale comme un mélange de proportions entre une composante génétique néolithique locale (bleu) et une composante issue des groupes continentaux des Pays-Bas associés au Campaniforme (rouge).....100*

***Figure 26** : Répartition des données génomiques actuelles entre 2 500 et 850 BCE en Europe (D'après la base de données1240k disposée par D. Reich V54.1).....103*

***Figure 27** : Évolution des proportions d'ancestralité génétique néolithique au sein des populations européennes entre la fin du Néolithique et l'Âge du Fer (Patterson et al., 2022).105*

***Figure 28** : Fréquences des haplogroupes du chromosome Y observées en France entre le Néolithique et l'Âge du Bronze A) Intervalle chronologique 5 500 – 2 500 BCE, 62 individus masculins ; B) Intervalle chronologique 2 500-850 BCE, 27 individus masculins (D'après la base de données génomiques 1240k disposée par D. Reich v52.2. https://reich.hms.harvard.edu/allen-ancient-dna-resource-aadr-downloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data).....107*

Partie 2 - Regards croisés entre archéologie funéraire et génétique : vers une meilleure appréhension du fonctionnement funéraire et social des groupes protohistoriques

***Figure 29** : Arbre de parenté reconstruit pour 35 individus du monument d'Hazleton North (Fowler et al., 2022) a) Plan de Hazleton North montrant les chambres nord et sud au sein du monument b) Détail des chambres nord et sud et emplacements général des individus étudiés (les carrés représentent les hommes et les cercles représentent les femmes, les couleurs représentent les sous-lignages maternels). c) Reconstruction de l'arbre, en utilisant le même code couleur. Les individus avec un contour en pointillé sont non échantillonnés (U) et leur emplacement dans l'arbre est inféré. Les lignes en pointillés roses, bleues et orange indiquent des relations de deuxième, troisième et quatrième degré probable, respectivement.....116*

Figure 30 *: Schéma illustrant l'apport des études archéo-génomiques à la documentation des contextes funéraires.....118*

Partie 3 - Matériels et Méthodes

Chapitre 1 - Matériels : les sites et les échantillons

Figure 31 *: Répartition chronologique et spatiale des 11 sites et 184 échantillons ciblés pour analyses génétiques au sein de la région Occitanie 1. Grotte Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude), 2. Baume Bourbon (Cabrières, Gard), 3. Le Champ du Poste (Carcassonne, Aude), 4. Le Crès (Béziers, Hérault), 5. Aven de la Boucle (Corconne, Gard), 6. Dolmen des Peirières (Villedubert, Aude), 7. Dolmen des Fades (Pépieux, Aude), 8. Vallabrix (Gard), 9. Quinquiris (Castelnaudary, Aude), 10. Mitra (Saint-Gilles/Garons, Gard), 11. Redessan (Cureboussot, Gard). A) Distribution des 83 échantillons pour lesquels des données génomiques n'ont pu être obtenues actuellement B) Distribution des 101 individus pour lesquels des données génomiques ont été acquises.....124*

Chapitre 2 - Méthodes d'analyses paléogénomiques

Figure 32 *: ADN mitochondrial (cellule merckmanuals.com, génome mitochondrial E. Douzery : Khorsandi et al., 2018).....136*

Figure 33 *: Schéma présentant la structure de l'ADN nucléaire humain (Modifié d'après SchoolMuv). 137*

Figure 34 *: Structure du chromosome Y humain (Guo et al., 2020).....138*

Figure 35 *: Principales étapes de l'approche paléogénomique.....142*

Figure 36 *: Étapes générales du procédé de capture selon le protocole du kit MyBaits Expert Human Affinities (V.1.0, mars 2021).....147*

Figure 37 *: Caractéristiques des séquences d'ADN ancien. a) Illustration schématique de la composition type d'un extrait d'ADN obtenu à partir de vestiges anciens. b) Distribution de la taille des fragments d'ADN entre ADN ancien (jaune) et ADN moderne (rouge). c) Comparaison des fréquences typiques des déaminations en fonction des positions (substitution C-en-T) entre l'ADN ancien (jaune) et l'ADN moderne (rouge). Illustration de Mateja Hajdinjak (https://ecoevocommunity.nature.com/).....148*

Figure 38 *: Pipeline des analyses effectuées depuis les données génomiques brutes issues du séquençage.....150*

Figure 39 *: Arbre représentant les relations entre les trois populations A, B et C.....153*

Figure 40 *: Arbre représentant les relations entre les quatre populations A, B, C et D.....153*

Partie 4 - Analyse paléogénomique des sites archéologiques : approche multi-scalaire

Chapitre 1 - Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France

Figure 41 *: Carte de répartition des principales occupations datées du second Mésolithique (après 6 500 BCE) et du Néolithique ancien en Méditerranée occidentale, en fonction de la fiabilité des datations C14 (d'après Perrin et Manen, 2021).....165*

Article 1 - Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities

Figure 1: Temporal and geographic distribution of the individuals included in this study*..174*

Figure 2: Intensity and timeline of admixture between Early Neolithic (EN) farmers and hunter-gatherers in Europe*.....175*

Figure 3: Runs of homozygosity of Western Europe Neolithic individuals*.....178*

Figure 4: Changes in European HG ancestry over time in Western Europe Neolithic communities*.....180*

Figure 42 *: Relevé de la sépulture 1 de la Grotte Gazel à Sallèles-Cabardès correspondant à l'échantillon GAZ1C (Aude, couche 2c, épicardial, fouille J. Guilaine, 1963) H. Duday.....199*

Figure 43 *: ACP présentant la position des individus analysés pour la grotte Gazel (GAZ1C et Gazel4) dans la variabilité génétique des populations modernes et anciennes.....201*

Figure 44 *: Résultats des analyses f3-outgroup de la forme f3(Mbuti ; GoyetQ2, Test) avec pour Test différents individus Néolithique Ancien de France et de la péninsule Ibérique.....203*

Chapitre 2 - Entre continuité et rupture, nouveaux apports de la génomique à la documentation d'une sépulture collective du Néolithique récent et final dans le sud de la France : l'Aven de la Boucle (Corconne, Gard)

Figure 45*: La cavité sépulcrale de l'Aven de la Boucle. A) Localisation de la cavité dans le contexte régional. B) Plan général de la cavité (H. Duday). C) Plan en coupe de la cavité (H. Duday).....213*

Figure 46 *: Localisation de plusieurs aménagements réalisés par les groupes néolithiques au sein de l'Aven de la Boucle. A) Plan de la cavité et localisation des structures. B) Structure de condamnation éboulée de la diaclase intérieure réalisée par l'accumulation de pierres plates. C) Plateforme aménagée au débouché de la diaclase intérieure. Photographies et plan : H. Duday.....215*

Figure 47 *: A) Récipients de l'unité stratigraphique C4b, Néolithique final 1a « Néolithique Récent ». Les numéros d'unité céramique apparaissent entre parenthèses (*Jallet *et al.*, 2010*). B) Récipients de l'unité stratigraphique C4a, Néolithique final 1b (groupe de Ferrières) (*Jallet *et al.*, 2010*). C) Récipients de l'unité stratigraphique C4a, Néolithique final 1b (groupe de Ferrières) (*Jallet *et al.*, 2010*). D) Alignements de crânes et os longs rassemblés en faisceaux près de la paroi ouest de la cavité, carré E15, relevé 25, photo : H. Duday.....217*

Article 2 - Ancient DNA sheds light on the funerary practices of a Late Neolithic collective burial in Southern France

Figure 1: Geographical and chronological description of the Aven de la Boucle......*229*

Figure 2: Population genetics analyses......*231*

Figure 3: Biological relatedness analysis......*237*

Figure 4: Bayesian modelling of the chronological phases of the Aven de la Boucle collective burial......*240*

Chapitre 3 - Caractérisation génomique des populations du Languedoc à l'Âge du Bronze

Figure 48 *: Distribution chronologique et géographique des échantillons publiés pour les groupes humains de l'Âge du Bronze (2 500-800 cal BCE) sur le territoire de la France actuelle (état de la recherche en mars 2023)*.....*274*

Article 3 - Unveiling genetic ancestry shifts and cultural dynamics of Bronze Age groups in southern France with ancient DNA

Figure 1: Dataset overview......*281*

Figure 2: Ancestry levels in Bronze Age individuals from France and Western Europe....*286*

Figure 3: Early-Middle Bronze Age mortuary pits within the Quinquiris occupation.....*289*

Figure 49 *: Carte de répartition des types de structures funéraires du Bronze Moyen et du Bronze Final dans le sud de la France et localisation des fosses circulaires à inhumation (modifié d'après Lachenal et al., 2017)*.....*319*

Figure 50 *: Résultats du séquençage shotgun à faible profondeur présentant la conservation de l'ADN endogène au sein du copus. A) Conservation par échantillon, les échantillons en gris n'ont pas été séquencés au niveau génomique. B) Conservation par site et par région anatomique échantillonnée.* *323*

Sauf mention contraire, les figures et les illustrations sont de l'auteur.

Liste des tableaux

List of tables

Partie 3 - Matériels et Méthodes

Chapitre 1 - Matériels : les sites et les échantillons

Tableau 1 : Récapitulatif des sites étudiés.....126

Tableau 2 : Bilan des échantillons analysés.....127

Tableau 3 : Résultats simplifiés des analyses qpAdm. 155

Partie 4 - Analyse paléogénomique des sites archéologiques : approche multi-scalaire

Chapitre 1 - Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France

Tableau 4 : Bilan des résultats des analyses préliminaires sur l'individu GAZ1C.....200

Tableau 5: Tableau résumant les résultats des analyses qpAdm réalisées sur l'individu GAZ1C pour les deux modèles testés.....202

Tableau 6 : Tableau compilant les résultats des analyses hapROH sur l'individu GAZ1C et les résultats précédemment obtenus pour 13 individus Néolithique Ancien du sud de la France, provenant de Gazel, de la Baume Bourbon, de l'Aven des Bréguières et de Pendimoun.....205

Introduction

Le passage d'un mode de subsistance de chasse et cueillette nomade à un mode de vie sédentaire basé sur la domestication des ressources végétales et animales s'est amorcé il y a environ 12 000 ans dans le Croissant fertile au Proche-Orient. Dès lors, l'émergence du mode de vie néolithique a transformé profondément et durablement le visage des sociétés humaines.

Depuis plus d'une dizaine d'années et grâce à un développement méthodologique exponentiel, les études en ADN ancien (aDNA) ont pu alimenter le cadre interprétatif des périodes de transition culturelle identifiées dans le registre archéologique et leur articulation avec des événements migratoires. Avec une dynamique de recherche particulièrement intense, l'Eurasie occidentale est la région la plus extensivement étudiée du point de vue de l'ADN ancien. Le foisonnement récent de ces études, aboutissant à des sets de données colossaux, tapissant l'Eurasie et couvrant plusieurs millénaires d'histoire humaine, a apporté un nouvel éclairage à ces questions, ravivant ainsi des débats centenaires.

En Europe, les études paléogénétiques puis paléogénomiques ont ainsi identifié deux périodes principales de bouleversements des pools génétiques au cours de l'Holocène, résultant de changements démographiques majeurs en lien avec des mouvements de population importants : le début de la période Néolithique, à partir de 6 500 avant notre ère, et le début de l'Âge du Bronze européen, au IIIe millénaire avant notre ère.

Les mécanismes accompagnant la diffusion du mode de vie néolithique en dehors du berceau proche-oriental et la transition néolithique en Europe ont pu être précisés par l'ADN ancien, identifiant un déplacement démique important, qui ne fait désormais que peu de sceptiques. Les populations néolithiques européennes présentent une ascendance génétique issue des groupes d'Anatolie, du Caucase et du Levant qui s'est propagée vers l'ouest depuis l'Anatolie le long de deux voies. La première s'étend à travers l'Europe centrale, via le courant continental et l'autre, le long des côtes méditerranéennes, via le courant méditerranéen. Au cours du VIIe millénaire avant notre ère, alors que le mode de vie néolithique se diffuse plus largement vers l'ouest, l'Europe est loin d'être un désert humain. Au moment de l'arrivée des groupes néolithiques pionniers, ces régions sont plus ou moins densément occupées par des groupes mésolithiques locaux. Dans ce cadre, les études en ADN ancien ont grandement contribué à documenter les modalités de métissages entre ces communautés.

Alors même que les populations associées au courant continental ont fait l'objet d'une documentation paléogénétique précoce et foisonnante, les groupes émanant des régions

méditerranéennes sont longtemps restés dépourvus d'études spécifiques. Cette disparité des données disponibles en fonction des régions et des groupes culturels limitait fortement la possibilité d'établir un examen précis de la diversité génétique des groupes néolithiques de même que la variabilité régionale des processus de métissage entre fermiers néolithiques allochtones et chasseurs-cueilleurs autochtones.

L'année 2015 a marqué un tournant déterminant, avec le développement d'analyses à l'échelle génomique, permettant de préciser la diversité génétique et les dynamiques populationnelles des groupes protohistoriques européens. Deux études principales ont alors mis en évidence un renouvellement important des pools génétiques à la fin du Néolithique et au début de l'Âge du Bronze en Europe occidentale, entraîné par le déplacement en Europe de l'Est des groupes de pasteurs nomades des steppes Ponto-Caspiennes (Allentoft *et al*. 2015 ; Haak *et al*. 2015). Les données paléogénomiques se sont alors progressivement accumulées pour l'Europe occidentale, pour les périodes allant du Paléolithique à l'Âge du Bronze (voir Harris *et al*. 2017 pour une synthèse) mais visaient majoritairement la documentation des dynamiques populationnelles à grande échelle, et portaient généralement sur des individus dispersés dans le temps et dans l'espace.

À l'échelle du territoire de la France actuelle, la documentation génétique des groupes protohistoriques s'est amorcée lentement à partir des années 2010, ciblant d'abord des séquences mitochondriales ou du chromosome Y (Deguilloux *et al*., 2010 ; Lacan *et al*., 2011 ; Rivollat *et al*., 2015). Les premières données génomiques intégrant des individus anciens de France ont été publiées en 2016, et ne comptaient alors qu'un seul individu néolithique (Berry-au-Bac ; Fu *et al*., 2016).

À partir de 2015, deux projets ANR ont donc été construits afin de pallier cette lacune de données ostensible, tant au niveau spatial que temporel. Le premier projet ANR ANCESTRA (coord. M. Pruvost ; 2015-2021) visait à documenter le peuplement du territoire français entre le Mésolithique et le Moyen-Âge grâce à l'analyse de génomes à faible couverture d'un grand nombre d'individus répartis sur cet intervalle chronologique et localisés dans le nord, l'est et le sud de la France. Le second projet franco-allemand ANR-DFG INTERACT (coord. MF. Deguilloux / W. Haak ; 2018-2023) visait plus particulièrement l'analyse génomique de vestiges mésolithiques et néolithiques d'Europe occidentale afin de documenter les interactions biologiques et culturelles entre groupes mésolithiques et groupes néolithiques, ou entre groupes néolithiques culturellement différenciés. C'est dans ce contexte que ce projet doctoral est donc né, bénéficiant de l'environnement, des méthodes et des collections de ces deux projets ANR.

En octobre 2019, quand ce travail a commencé, seuls 15 génomes étaient alors publiés pour les groupes protohistoriques en France dont dix amorçaient la documentation des groupes du IIIe millénaire avant notre ère et plus particulièrement la structure génétique des groupes associés au « phénomène Campaniforme » (Olalde *et al*., 2018). À l'heure où la rédaction de ce travail s'achève, il nous parait important de souligner le rythme effréné de publication pris par les études en ADN ancien. Entre 2019 et 2023, près de 150 génomes ont été publiés pour les groupes du Néolithique et de l'Âge du Bronze du territoire de la France actuelle (Brunel *et al*., 2020 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Furtwängler *et al*., 2020 ; Seguin-Orlando *et al*., 2021 ; Fischer *et al.*, 2022 ; Patterson *et al*., 2022). Cette abondance se transcrit aussi par de nouvelles méthodes d'analyses et protocoles, de nouveaux outils bio-informatiques qui ont également vu le jour et n'ont eu de cesse d'agrandir le champ des possibles, en termes de nombre d'échantillons analysables, d'aires géographiques étudiables et de problématiques interrogées.

Ce projet de thèse visait ainsi à poursuivre une documentation paléogénomique naissante pour la France et plus particulièrement pour les régions méditerranéennes en confrontant la diversité génétique des groupes du Néolithique et de l'Âge du Bronze aux phénomènes de renouvellements culturels. Dans une optique de documentation régionale et diachronique, l'approche paléogénomique menée dans ce travail a été construite autour d'un intervalle chronologique large, s'étendant entre le VIe et le IIe millénaire avant notre ère, et d'une aire spatiale réduite, à l'échelle de la région Occitanie.

Si la documentation de la période de transition entre le Néolithique final et l'Âge du Bronze ancien constituait un des objectifs principaux au cours de ce travail de thèse, la conservation de l'ADN, de même que les questionnements émergeant des sites analysés nous ont amenés à réinterroger et transformer le cadre chronologique et les contours de ce travail.

Nous nous sommes ainsi intéressés à un corpus de 11 sites archéologiques du sud de la France, totalisant 184 échantillons analysés et permettant d'obtenir et analyser des données génomiques pour 78 individus. Nous avons souhaité mener une approche populationnelle, appuyée par l'acquisition de données génomiques sur ces 11 sites, permettant de documenter la variabilité génétique régionale entre le Néolithique et l'Âge du Bronze. Cette approche avait pour but de discuter des transformations des pools génétiques et dynamiques populationnelles identifiées à la fois au cours de la transition néolithique et au cours du IIIe millénaire avant notre ère.

Parallèlement, nous avons également souhaité porter un accent plus local sur la diversité génétique des groupes étudiés à l'échelle des ensembles sépulcraux, afin d'enrichir la compréhension du fonctionnement social de ces communautés et leurs pratiques funéraires.

Ce manuscrit est construit sur la base d'une compilation de trois articles présentant et discutant nos résultats, cependant il nous parait tout d'abord important d'exposer le cadre conceptuel de cette étude. Nous discutons ainsi dans un premier temps de l'apport des données génétiques à la compréhension des dynamiques populationnelles des groupes protohistoriques en Europe occidentale (Partie 1) ainsi que plus spécifiquement de la contribution des approches archéogénomiques à l'étude de leurs pratiques funéraires (Partie 2). Nous présentons ensuite les sites et les échantillons étudiés ainsi que les principes généraux des méthodes d'analyses paléogénomiques employées (Partie 3). La quatrième partie de ce manuscrit présente l'approche diachronique et multiscalaire menée dans le cadre de ce travail. Elle est constituée de trois chapitres, intégrant chacun un article, au déroulé globalement chronologique. Le premier, traite des processus de néolithisation et de la caractérisation génétique des groupes néolithiques du Languedoc entre le VIe et le IIIe millénaire (Arzelier *et al*., 2022). Le second s'articule autour de l'étude archéogénomique de la cavité sépulcrale collective de l'Aven de la Boucle à Corconne dans le Gard au Néolithique récent (article soumis prochainement). Le troisième, documente les groupes du sud de la France du IIIe millénaire à la fin du IIe millénaire avant notre ère, entre la fin du Néolithique et l'Âge du Bronze final (article en préparation). Chacun de ces chapitres est accompagné d'une discussion. Enfin, nous terminons ce manuscrit par une conclusion, présentant une réflexion générale sur notre corpus d'étude ainsi que les perspectives de ce travail.

Partie 1 - Transitions culturelles et transformations biologiques : apports des données génétiques à la compréhension des dynamiques des populations protohistoriques en Europe occidentale

L’étude du matériel génétique des populations humaines constitue une source essentielle de documentation pour discuter des dynamiques démographiques qui ont conduit à la diversité biologique actuellement observée.

La mobilité des groupes humains est un des principaux moteurs de la diversité biologique et de la structuration génétique des populations humaines. Les mouvements de populations ont été ponctués par des événements de métissages entre groupes culturellement et biologiquement différenciés (Slatkin & Racimo, 2016).
La génétique des populations humaines actuelles et l’étude du registre fossile pléistocène ont permis d’attribuer aux populations humaines modernes une origine récente au sein du continent africain (Stringer & Andrews, 1988). La variabilité génétique des populations modernes répond aux modalités d’expansion des groupes humains hors d’Afrique. Ces dynamiques de peuplement se sont accompagnées d’une série d’effets de fondation, entrainant une diminution de la diversité génétique des populations filles non africaines corrélée à la distance géographique vis-à-vis de ce groupe initial (Ramachandran *et al.*, 2005). La confrontation des données archéologiques, anthropologiques et génétiques démontre que les populations humaines actuelles sont ainsi le résultat d’une histoire évolutive complexe rythmée par plusieurs dynamiques migratoires et populationnelles ayant suivi la dispersion des groupes humains hors d’Afrique.

Au cours des dernières années, la contribution de la paléogénétique et de la paléogénomique à cette discussion s’est révélée décisive.
Les analyses paléogénétiques ciblaient en premier lieu des séquences spécifiques et notamment l’ADN mitochondrial, plus facile à récupérer et analyser sur du matériel ancien (*cf.* Partie 3). L’ADN mitochondrial étant transmis maternellement sans recombinaison de génération en génération, la paléogénétique permettait de remonter l'ascendance individuelle du côté maternel et ainsi d’explorer la diversité mitochondriale des groupes humains. Depuis les années 2000, l’approche paléogénomique permet d’analyser l’ADN sur un échantillon donné sans sélection de régions d’intérêt spécifiques. En plus des données analysées sur les marqueurs uniparentaux comme l’ADN mitochondrial ou le chromosome Y, cette approche permet de générer des données à l’échelle du génome des individus anciens et par ce biais d’accéder à une grande partie de leurs caractéristiques et ancestralité génétiques (*cf.* Partie 3).
Ainsi, les travaux en ADN ancien et les nombreux développements méthodologiques récents qu’a connus cette discipline ont permis de préciser les jalons de l’évolution des Hommes

modernes, en reconstituant les processus migratoires et les événements de métissages ayant façonné la diversité génétique des groupes actuels.

L'analyse de matériel génétique ancien a notamment permis d'identifier que les groupes humains actuels sont le fruit de métissages postérieurs à la sortie d'Afrique, impliquant les Hommes anatomiquement modernes (HAM) et différents groupes d'Hominidés archaïques eurasiatiques comme Néandertal et Denisova. La comparaison des génomes modernes et des génomes de groupes archaïques a permis de documenter la distribution temporelle et spatiale des métissages et flux génétiques intergroupes et d'expliciter le peuplement de l'Eurasie et de l'Amérique (Figure 1, voir par exemple ces références : Green *et al.*, 2010 ; Reich *et al.*, 2010 ; Meyer *et al.*, 2012 ; Sankararaman *et al.*, 2012 ; Prüfer *et al.*, 2014 ; Fu *et al.*, 2015 ; Slon *et al.*, 2018).

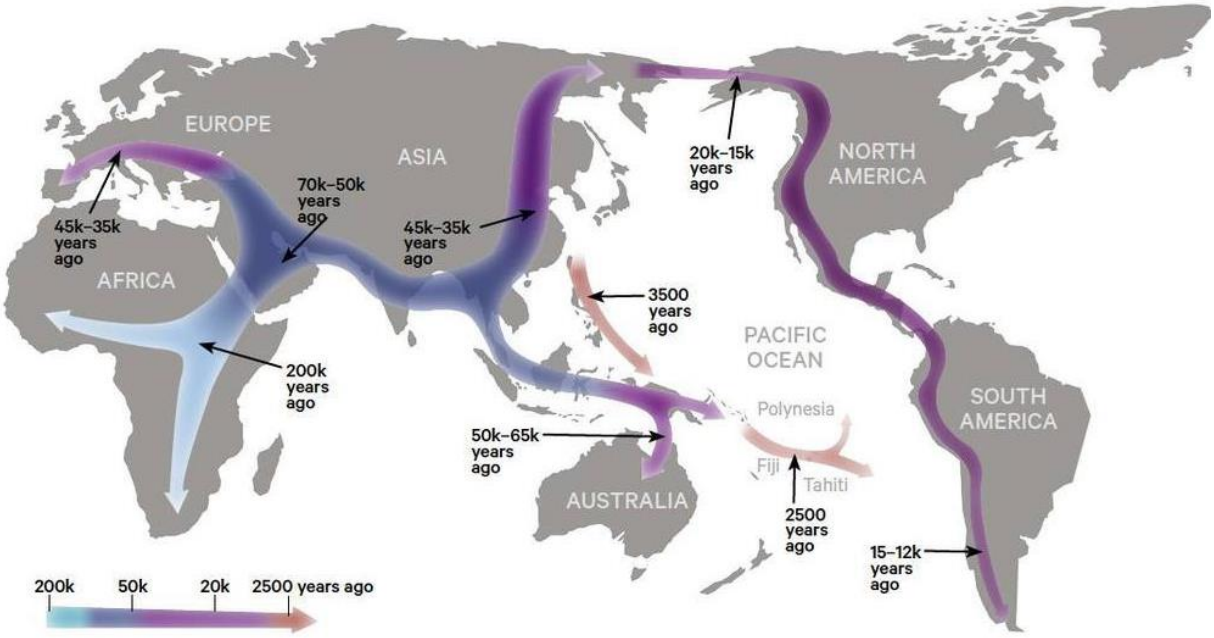


Figure 1 : Carte représentant la distribution temporelle et géographique des principales dynamiques de peuplement des populations humaines entre 200 000 et 2 500 BP. (Source : International mapping , Chris Stringer, Natural History Museum, London).

L'ADN ancien a ainsi permis de documenter une grande variété de dynamiques populationnelles à différentes échelles temporelles ou géographiques. Répondant aux biais liés à la conservation de l'ADN ancien ainsi qu'aux dynamiques actuelles des laboratoires, cette documentation se concentre principalement autour de l'Europe tempérée. De nombreuses avancées méthodologiques ont accéléré cette documentation ces dernières années, conduisant à une littérature abondante (Figure 2).

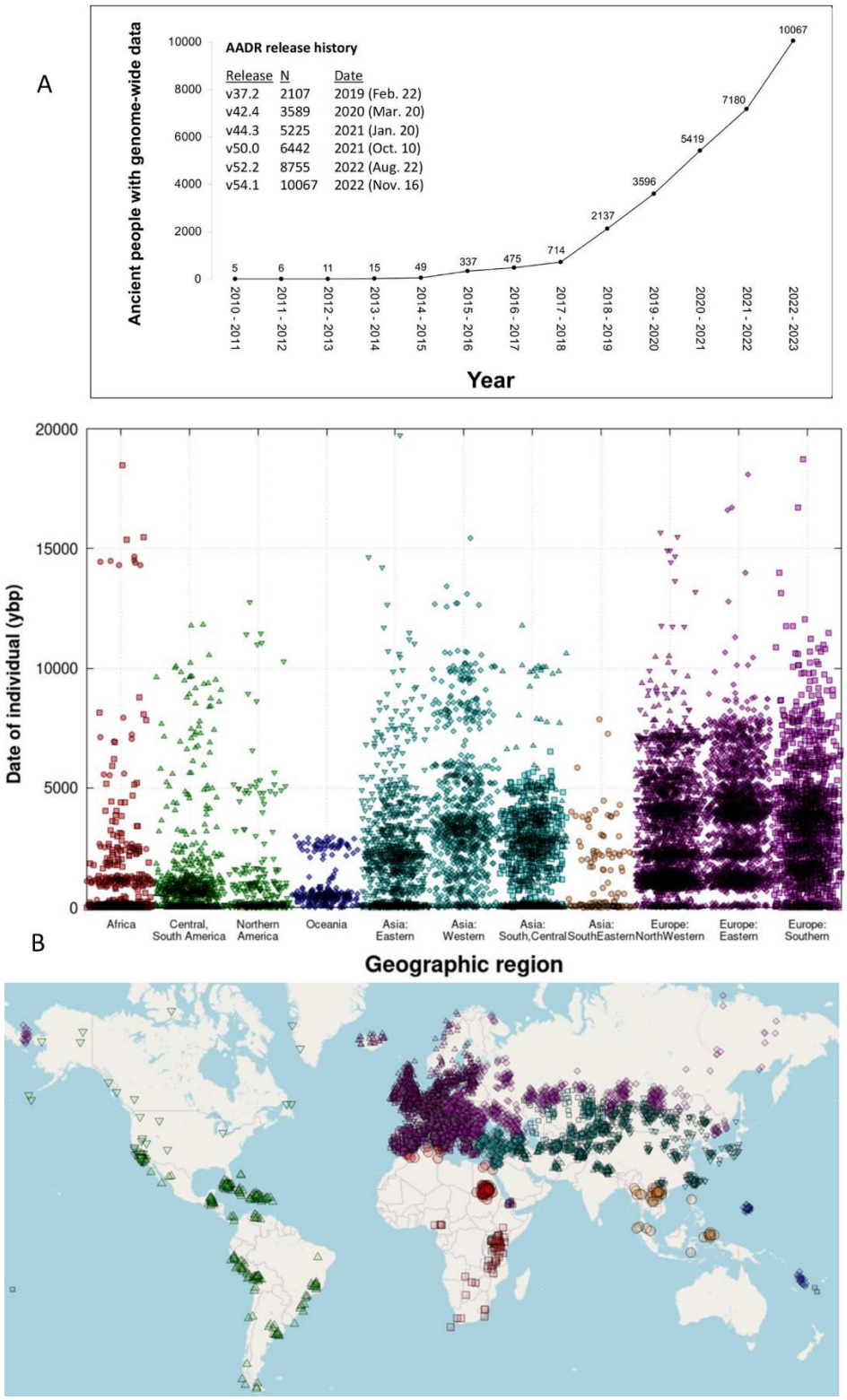


Figure 2 : A) Bilan des génomes anciens par année de publication entre 2010 et 2023 (Mallick et al., 2023). B) Distribution géographique et chronologique des données paléogénomiques pour les groupes humains d'après la base de données AADR v54.1 (Mallick et al., 2023, pour une carte interactive voir https://umap.openstreetmap.fr/en/map/ancienthuman dna_41837#8/ 44.196/2.208)

Notre propos s'articulera principalement autour de la documentation des populations européennes au niveau génomique. En nous concentrant sur les périodes protohistoriques, nous décrirons notamment les principaux événements ayant conduit à la diversité génétique observée, depuis le Paléolithique supérieur jusqu'à la fin de l'Âge du Bronze.

L'ancestralité génétique des Européens actuels a pu être caractérisée et reflète, depuis la sortie d'Afrique, ces dynamiques de dispersion et interactions entre groupes humains biologiquement différenciés et présentant ainsi un signal génétique particulier et identifiable.

Trois événements majeurs sont principalement évoqués afin d'expliquer la composition du pool génétique des populations européennes actuelles, à la fois documentés dans le registre archéologique et par les données génétiques.

Il s'agit tout d'abord après la sortie d'Afrique, de l'arrivée des Hommes anatomiquement modernes en Europe entre ~54 000 et 43 000 BP[1] (Hublin *et al.*, 2020 ; Slimak *et al.*, 2022). La diffusion des Hommes anatomiquement modernes vers l'Europe s'est vue ponctuée par des événements de métissages avec les populations néandertaliennes que les données actuellement accessibles placent entre 100 000 et 47 000 BP (Fu *et al.*, 2015 ; Hajdinjak *et al.*, 2021). Les Européens actuels portent un héritage génétique issu de certains groupes chasseurs-cueilleurs du Paléolithique supérieur (Fu *et al.* 2014 ; Fu *et al.* 2016).

Autour de 7 500 BCE[2,3], l'arrivée en Europe des premières populations agro-pastorales sédentaires avec la diffusion du Néolithique depuis le Proche-Orient constitue un second événement majeur dans l'évolution culturelle et biologique des sociétés européennes. Ainsi les Européens actuels portent également une grande part de leur ancestralité génétique héritée des premiers fermiers d'origine anatolienne (Haak *et al.*, 2015 ; Slatkin et Racimo, 2016).

Enfin, un troisième événement, également lié à des mouvements de populations, trouve sa source à la fin du Néolithique et au début de l'Âge du Bronze avec le déplacement vers l'Europe Centrale des populations des steppes Ponto-Caspiennes apparentées à la culture Yamnaya. Ces pasteurs nomades descendent quant à eux de populations de chasseurs-cueilleurs issues du Caucase et d'agriculteurs néolithiques émanant du territoire iranien. Les groupes venant des steppes pontiques, de par leur migration vers l'Europe centrale, participent à la diffusion, au

[1] BP : Before Present
[2] BCE : Before Common Era
[3] Le format des dates énoncées dans cette partie respecte le format des publications de référence. D'une manière générale nous avons privilégié d'énoncer les dates en BP jusqu'au mésolithique, période à partir de laquelle les dates sont préférentiellement énoncées en BCE.

cours du IIIe millénaire avant notre ère, d'un signal génétique bien différent du substrat local jursqu'en Europe de l'Ouest (Haak *et al.*, 2015 ; Slatkin & Racimo, 2016).

Ainsi l'ancestralité génétique des Européens actuels peut être résumée par trois composantes ou trois sources ancestrales : 1) un substrat génétique hérité des chasseurs-cueilleurs mésolithiques, dérivant eux-mêmes des groupes du Paléolithique supérieur 2) une ascendance génétique héritée des fermiers néolithiques d'Anatolie et 3) un apport d'ancestralité génétique issu des groupes des steppes pontiques apparentés aux Yamnaya (Figure 3, Haak *et al.*, 2015).

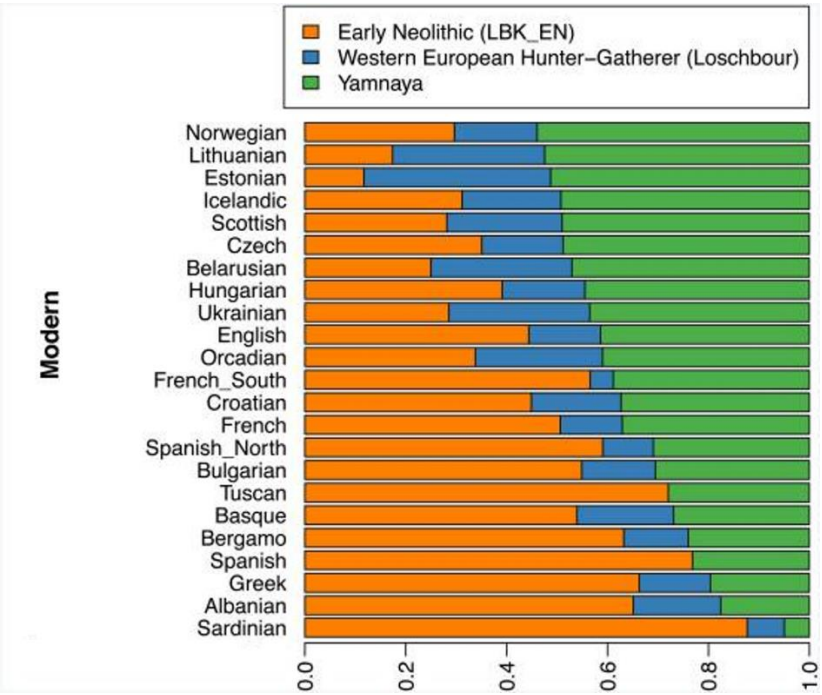


Figure 3 : Proportions des trois sources génétiques ancestrales résumant la composition génomique des populations européennes actuelles (d'après Haak et al., 2015).

Ces trois ascendances principales sont présentes selon différentes proportions dans les populations européennes actuelles, reflétant les dynamiques hétérogènes de peuplement et de métissages entre groupes en Europe occidentale depuis la Protohistoire (Figure 3).

Dans cette partie, nous développerons un discours introductif n'ayant pas vocation à constituer une description exhaustive des processus ayant façonné cette évolution culturelle et biologique des populations humaines européennes. Nous nous attacherons à introduire brièvement une vue générale des dynamiques de transitions culturelles et biologiques, en présentant l'intrication des données archéologiques et génétiques.

En effet, afin de documenter les dynamiques des populations passées, l'interprétation des données paléogénétiques doit impérativement se faire à la lumière des données archéologiques.

La contextualisation chronologique et culturelle des données extraites des restes humains anciens constitue le socle d'une étude paléogénétique pertinente, et la discussion des résultats obtenus repose fondamentalement sur une datation et une caractérisation précise des sites archéologiques et des restes humains considérés.

Mettant en perspective les principales discussions extraites d'une abondante littérature archéologique et les données récentes obtenues grâce à l'ADN ancien, nous présenterons l'apport d'une approche intégrée entre archéologie et paléogénomique à la restitution des dynamiques populationnelles au cours de la Protohistoire en Europe occidentale. Cette période embrasse plusieurs millénaires d'histoire humaine, depuis l'implantation des premières sociétés agricoles au Proche-Orient.

Chapitre 1 – Avant la néolithisation : les groupes humains à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène

Suite aux premiers travaux en génétique des populations actuelles, différentes hypothèses ont été émises concernant l'impact de la néolithisation de l'Europe sur la constitution du pool génétique européen actuel (Cavalli-Sforza *et al.*, 1994). Les événements démographiques (migrations, goulots d'étranglement, mouvements et remplacements de populations), les processus de dérive génétique et sélections auxquels les populations ont pu être soumises au fil de leur histoire évolutive ont fortement remodelé la diversité génétique, si bien que la discontinuité génétique entre groupes anciens et actuels constitue une limite majeure des approches populationnelles en génétique moderne et doit être considérée pour étudier les processus évolutifs des groupes humains (Deguilloux *et al.*, 2012). La paléogénétique et la paléogénomique permettent de s'affranchir de cette discontinuité en accédant directement aux caractéristiques génétiques des populations passées et d'étudier ainsi de proche en proche les processus ayant pavé, par exemple, l'évolution des groupes humains en Europe occidentale.

I. Dynamiques populationnelles des groupes du Paléolithique supérieur : apports de l'ADN ancien

Afin de préciser les processus conduisant à la diversité biologique des communautés de chasseurs-cueilleurs ayant contribué à l'héritage génétique des populations européennes postérieures, il est nécessaire de retracer succinctement les principaux traits des dynamiques démographiques des populations descendant des premiers hommes modernes européens.

L'arrivée des Hommes anatomiquement modernes en Europe est placée aux alentours de 43 000 BP.
Hors du continent africain, les études génétiques réalisées sur les populations modernes montrent que tous les individus en Europe, en Amérique et en Asie appartiennent aux macro-haplogroupes mitochondriaux M et N. Plus spécifiquement, les populations européennes actuelles dérivent uniquement du macro-haplogroupe N (Maca-Meyer *et al.*, 2001).

Cette observation sur les populations actuelles a donné lieu à deux hypothèses de diffusion des groupes humains hors d'Afrique. Une première hypothèse évoquait une vague de diffusion emportant l'haplogroupe M vers l'Asie autour de 70 000 ans BP suivie d'une deuxième vague migratoire qui aurait entrainé N en Europe et en Asie. Une deuxième hypothèse évoquait la diffusion concomitante des haplogroupes M et N hors d'Afrique.

Au cours de la précédente décennie, plusieurs études paléogénétiques puis paléogénomiques ont permis de retracer ces événements migratoires, de même que les phénomènes de fluctuations démographiques, de remplacement et d'expansion des populations, et ont ainsi permis de décrire l'évolution de la structure des groupes humains entre 43 000 et 7 500 BP (Krause *et al.*, 2010 ; Fu *et al.*, 2015 ; Posth *et al.*, 2016).

Ces premières études, ayant porté tout d'abord sur l'ADN mitochondrial, ont démontré une discontinuité entre les pools génétiques actuels et paléolithiques (Posth *et al.*, 2016). En effet, avant le dernier maximum glaciaire (DMG, daté entre 24 000 et 19 500 BP) les groupes paléolithiques européens portent majoritairement des haplogroupes dérivés du macro-haplogroupe N, comme R, U, U5, U2. De manière totalement inattendue, l'équipe de C. Posth a également noté que trois individus à Goyet, en Belgique, et à la Rochette, en France, datés entre 35 000 et 28 000 BP, portent l'haplogroupe M, dont la présence était jusque-là inconnue dans les pools génétiques européens (Posth *et al.*, 2016, Figure 4A). Ceci permet alors d'établir un scénario de dispersion unique des populations hors d'Afrique entraînant à la fois les lignées N et M en Eurasie après 55 000 BP. S'intéressant à un transect chronologique et géographique large, avec un échantillonnage ciblant des individus allant de la Russie à la péninsule Ibérique, cette étude permet de préciser la complexité de l'évolution du pool génétique des populations du Paléolithique supérieur. Elle illustre aussi l'impact des fluctuations climatiques sur les dynamiques démographiques.

En effet après 25 000 BP, les traces des populations porteuses de l'haplogroupe M sont perdues en Europe (Figure 4 B, C &D). Les groupes postérieurs au DMG sont caractérisés par une plus faible diversité génétique mitochondriale, portant en majorité l'haplogroupe U2'3'4'7'8'9. Ceci s'expliquerait par un phénomène de goulot d'étranglement (*bottleneck*) lié à l'isolement des populations pendant le DMG dans des refuges glaciaires, suivi de la réexpansion post-DMG de ces groupes dont la diversité génétique s'est vue fortement réduite.

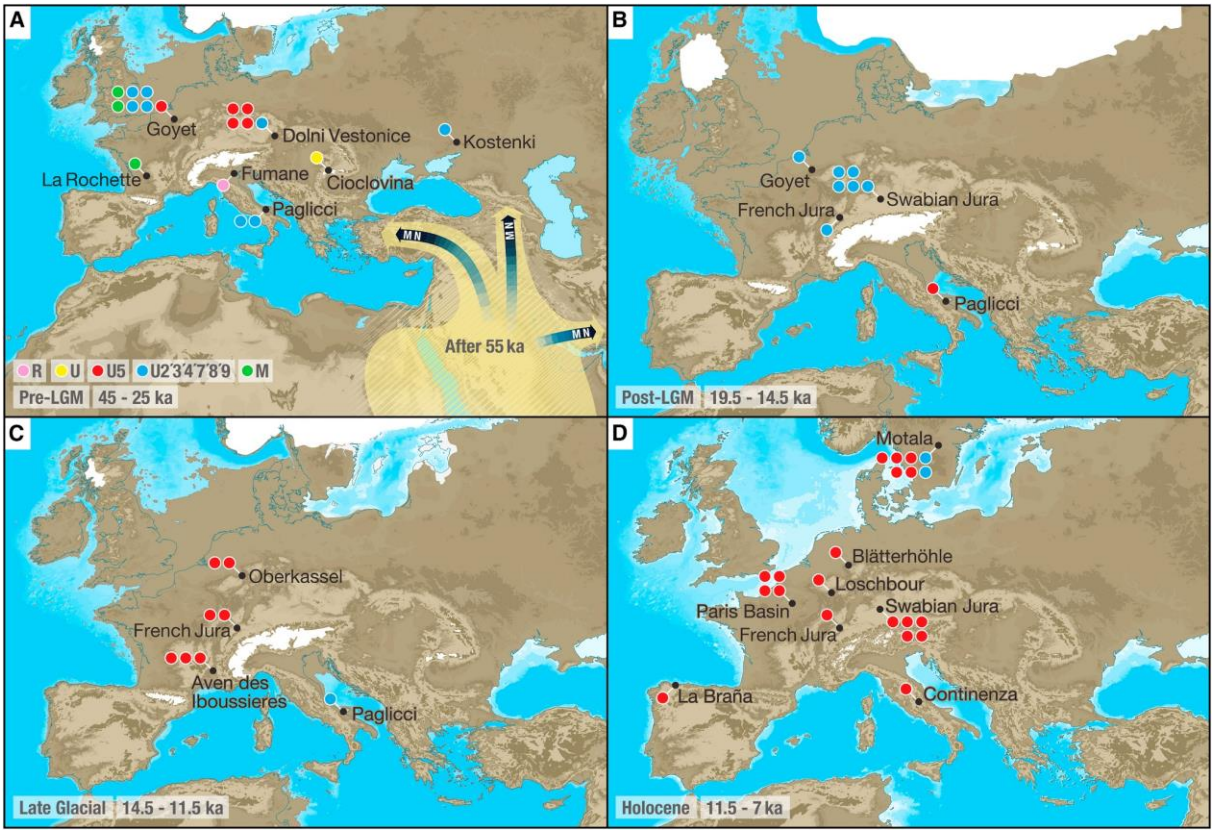


Figure 4 : Distribution chronologique et spatiale des haplogroupes mitochondriaux des individus analysés en Europe de la fin du Pléistocène au début de l'Holocène.
A) Avant le dernier maximum glaciaire (DMG, 45-25 000 BP) : Dispersion pré-LGM de populations hors d'Afrique, porteuses des lignées M et N (les haplogroupes R, U, U5 et U2'3'4'7'8'9 appartiennent au clade N, distinct du clade M).
B) Après le dernier maximum glaciaire (19 500-14 500 BP) : Réexpansion post-glaciaire en Europe après la rétractation des glaciers et perte de diversité génétique.
C) Au cours du Dryas (14 500-11 500 BP) : Changement des fréquences des haplogroupes mitochondriaux à la fin du Tardiglaciaire.
D) Au début de l'Holocène (11 500-7 000 BP) : Remplacements populationnels, les lignées mitochondriales des groupes chasseurs-cueilleurs appartiennent principalement à l'haplogroupe U5 (Posth et al., 2016).

Le scénario démographique appuyé par les résultats de cette étude développe également l'idée d'un changement démographique autour de 14 500 BP, au cours du tardiglaciaire Bølling-Allerød, période connaissant d'importantes fluctuations climatiques (Figure 5). Du côté du pool génétique mitochondrial, un bouleversement est alors constaté, car les populations post-DMG sont en partie remplacées par une population issue d'un refuge glaciaire distinct, et caractérisé par une prédominance de l'haplogroupe U5 (Figure 4C & D, Figure 5).

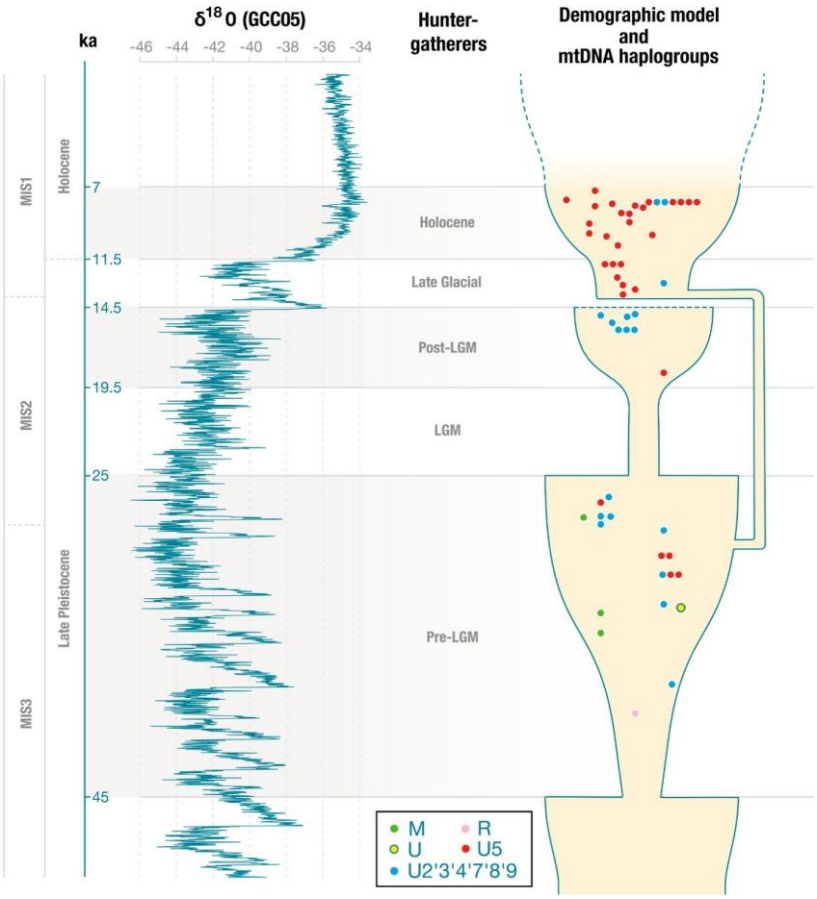


Figure 5 : Modèle démographique mettant en relation les fluctuations climatiques et démographiques des groupes chasseurs-cueilleurs européens de la fin du Pléistocène au début de l'Holocène (45-7 000 BP) (Posth et al., 2016).

Les données génomiques publiées la même année permettent de préciser le modèle démographique théorique développé par l'équipe de C. Posth.

Certaines populations associées au premier peuplement de l'Europe par les Hommes modernes n'ont que très faiblement contribué à l'héritage génétique des populations postérieures. C'est par exemple le cas des groupes représentés par les individus d'Ust'Ishim en Sibérie occidentale (45 000 BP ; Fu *et al.*, 2014 ; Prüfer *et al.*, 2017) ou encore par l'individu Oase1 en Roumanie (42 000 – 37 000 BP ; Fu *et al.*, 2016 ; Hajdinjak *et al.*, 2021). Les plus anciens témoignages de l'ancestralité génétique retrouvée au sein des populations européennes actuelles sont représentés par l'individu Kostenki 14 (Russie occidentale, 37 000 BP, Seguin-Orlando *et al.*, 2014), Goyet Q116-1 (Belgique, 35 000 BP, Fu *et al.*, 2016) et Bacho Kiro 1653 (Bulgarie, 35 000 BP, Hajdinjak *et al.*, 2021).

À partir de 2016, les analyses génomiques des individus associés à plusieurs complexes culturels successifs entre l'arrivée des premiers Hommes modernes en Europe et le début de l'Holocène ont alors permis d'identifier des clusters, c'est-à-dire des groupes d'individus

présentant une plus forte proximité génétique entre eux, qui sont désignés par le nom de l'individu le plus ancien de ce groupe (Fu *et al.*, 2016, Figure 6).

- ***Le Cluster « Věstonice » :*** composé de 14 individus précédant le DMG, datés entre 34 000 et 26 000 BP et associés au complexe culturel gravettien, provenant du sud et du centre de l'Europe.
- ***Le Cluster « Mal'Ta »*** : composé de trois individus du lac Baïkal datés entre 24 000 et 17 000 BP.
- ***Le Cluster « El Miron »*** : était auparavant composé de sept individus postérieurs au DMG, datés entre 19 000 et 14 000 BP et associé à la culture magdalénienne. De nouvelles analyses ont cependant conduit à la réévaluation de ce cluster, car l'individu éponyme apparait être issu du métissage entre le cluster Villabruna et une composante génétique représentée par un individu de la grotte Goyet associé au Magdalénien (GoyetQ2, 15 000 BP, Villalba-Mouco *et al.*, 2019). Ainsi, ***le cluster « GoyetQ2 »*** est désormais privilégié, car il est plus représentatif de la composante génétique décrite, associée aux groupes magdaléniens en Europe occidentale (Olalde *et al.*, 2019 ; Villaba-Mouco *et al.*, 2019).
- ***Le Cluster « Villabruna »*** : composé de 15 individus postérieurs au DMG, datés entre 14 000 et 7 000 BP et associés aux cultures azilienne, épipaléolithique et mésolithique.
- ***Le Cluster « Satsurblia »*** : composé de deux individus du sud Caucase datés entre 13 000 et 10 000 BP.

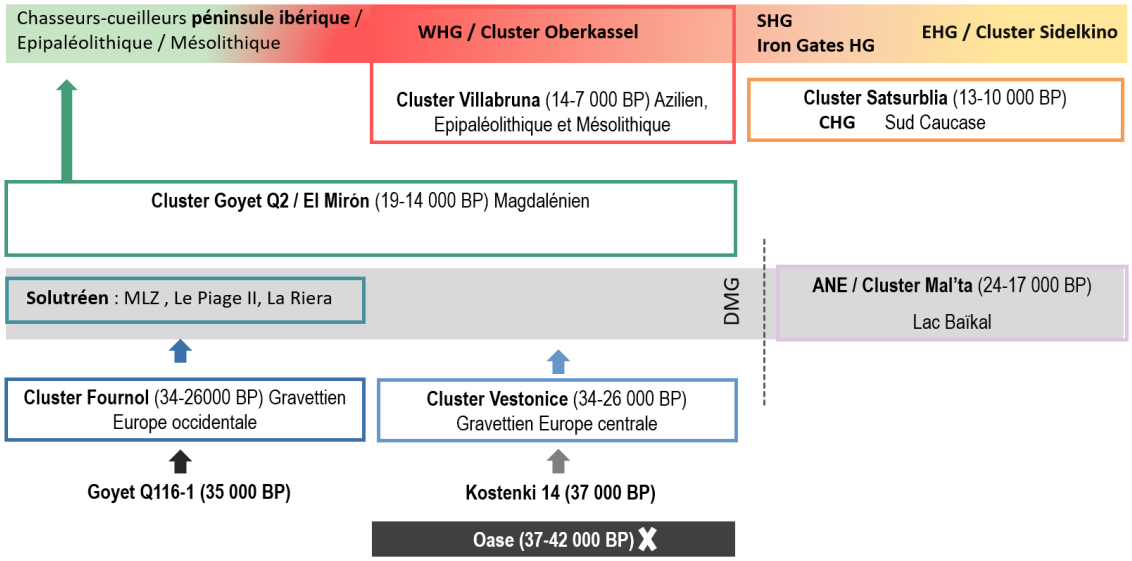


Figure 6 : Bilan schématisé des clusters génétiques définis pour les groupes européens entre 43 000 et 7 000 BP et des relations de filiation et d'interaction génétique entre clusters (actualisation des résultats de Fu et al., 2016, d'après Rivollat et Deguilloux, 2020 ; incluant les données de Posth et al., 2023 ; Villalba-Mouco et al., 2023).

En Europe occidentale, les groupes associés à la culture aurignacienne sont représentés au niveau génétique par un individu provenant de la grotte de Goyet en Belgique (GoyetQ116, 33 678-32 771 cal BCE). Parallèlement en Europe de l'Est, on distingue une autre ancestralité génétique représentée par l'individu Kostenki14, en Sibérie occidentale (Seguin-Orlando *et al.* 2014 ; Fu *et al.* 2016). Cette ancestralité est ensuite représentée par le cluster Věstonice, devenant majoritaire en Europe entre 34 000 et 26 000 BP. La diffusion concomitante de la culture matérielle gravettienne et de cette ancestralité génétique, avait ainsi été interprétée comme un signal de mouvements populationnels pendant cette transition culturelle, au grès desquels l'ancestralité Věstonice aurait remplacé l'ancestralité aurignacienne type GoyetQ116 en Europe occidentale (Fu *et al.* 2016). Les groupes d'Europe centrale associés au Gravettien (Věstonice) diffèrent par ailleurs des groupes d'Europe centrale et occidentale associés au Magdalénien, représentés par le cluster « Goyet Q2 ». Cette discontinuité génomique entre les individus associés au Gravettien en Europe centrale et les individus associés au Magdalénien en Europe centrale et occidentale a été interprétée comme résultant des contractions de populations au sein de refuges glaciaires d'Europe du Sud-Ouest au cours du DMG (Fu *et al.* 2016 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2019 ; Posth *et al.* 2016 ; Villalba-Mouco *et al.* 2019). La documentation génomique des individus associés au complexe gravettien concernait jusqu'alors uniquement l'Europe centrale et du sud, et la structure génétique des groupes contemporains d'Europe occidentale était ainsi inconnue, de même que la nature de leur contribution aux populations suivantes. Plus récemment, deux études ont permis de réévaluer l'articulation entre les différents clusters génétiques précédemment identifiés, et notamment d'apporter une documentation inédite concernant les groupes associés au Gravettien et au Solutréen en Europe occidentale (Posth *et al*., 2023 ; Villaba-Mouco *et al*., 2023).

L'étude de C. Posth et collaborateurs (2023) a ainsi permis d'identifier des différences génétiques entre les groupes associés au complexe gravettien en Europe centrale et méridionale (Cluster Věstonice) et les groupes associés au complexe gravettien d'Europe occidentale (Cluster Fournol) présentant des similitudes vis-à-vis des individus associés à la culture Aurignacienne (Figure 6).

Ces données récentes ont également permis de préciser l'évolution de la structure génétique des populations au cours du DMG, et notamment des groupes solutréens, dont les représentants (Posth *et al.*, 2023 : Le Piage II, France ; La Riera, nord de l'Espagne ; Villalba-Mouco *et al*., 2023 : MLZ, Cueva del Malalmuerzo, sud de l'Espagne) sont génétiquement intermédiaires entre les groupes gravettiens d'Europe occidentale précédents (cluster Fournol) et les groupes magdaléniens suivants (Cluster Goyet Q2) (Posth *et al*., 2023 ; Villalba-Mouco *et al*., 2023,

Figure 6). Ceci illustre un certain niveau de continuité en Europe occidentale entre les groupes associés au Gravettien et les groupes postérieurs au DMG (Cluster Goyet Q2), ce qui pourrait aussi confirmer que le sud-ouest de l'Europe a bien constitué une zone de refuges climatiques au cours du DMG (Posth *et al*., 2023 ; Villalba-Mouco *et al.*, 2023).

À partir de 19 000 BP, s'amorce une période de réchauffement au cours de laquelle l'Europe occidentale et centrale voit le développement de la culture magdalénienne, entrainé par la ré-expansion de groupes depuis le sud-ouest de l'Europe vers le nord-est après le DMG, tandis qu'au sud-est de l'Europe se développe l'Épigravettien (Posth *et al.*, 2023). La majorité des individus associés à l'Épigravettien, présente des affinités avec le Proche-Orient et constitue le cluster « Villabruna » (Fu *et al.* 2016). Le renouvellement des données génomiques concernant ces groupes suggère une expansion plus ancienne de l'ancestralité « Villabruna », dès la fin du Gravettien depuis les Balkans vers le nord de l'Italie (Posth *et al.*, 2023).

À partir de 14 000 BP, une ancestralité génétique dérivée du cluster Villabruna devient très largement majoritaire, remplaçant en grande partie l'ancestralité génétique magdalénienne type GoyetQ2 et se traduit par une augmentation des fréquences de l'haplogroupe U5. Elle est dénommée génériquement composante « WHG » ou « *European HG* » (*Western European Hunter-Gatherers* / Chasseurs-cueilleurs de l'ouest de l'Europe / Cluster Oberkassel ; Posth *et al.*, 2023), par exemple représentée par l'individu Loschbour (~8 000 BP, Luxembourg ; Mathieson *et al.*, 2018).

Plusieurs analyses génomiques ont récemment démontré la persistance de cette double ancestralité génétique dérivée du cluster Villabruna et de type Goyet Q2 en Europe occidentale entre 19 000 BP et le début de l'Holocène (Figure 7). Ces composantes génétiques sont parfois présentes sous forme métissée, comme illustré à El Mirón, Bichon ou plus tard à Balma Guilanya, ce qui suggère des contacts entre différents refuges au cours de la réexpansion post-glaciaire des groupes humains (Figure 7, Villaba-Mouco *et al.*, 2019 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Charlton *et al.*, 2022).

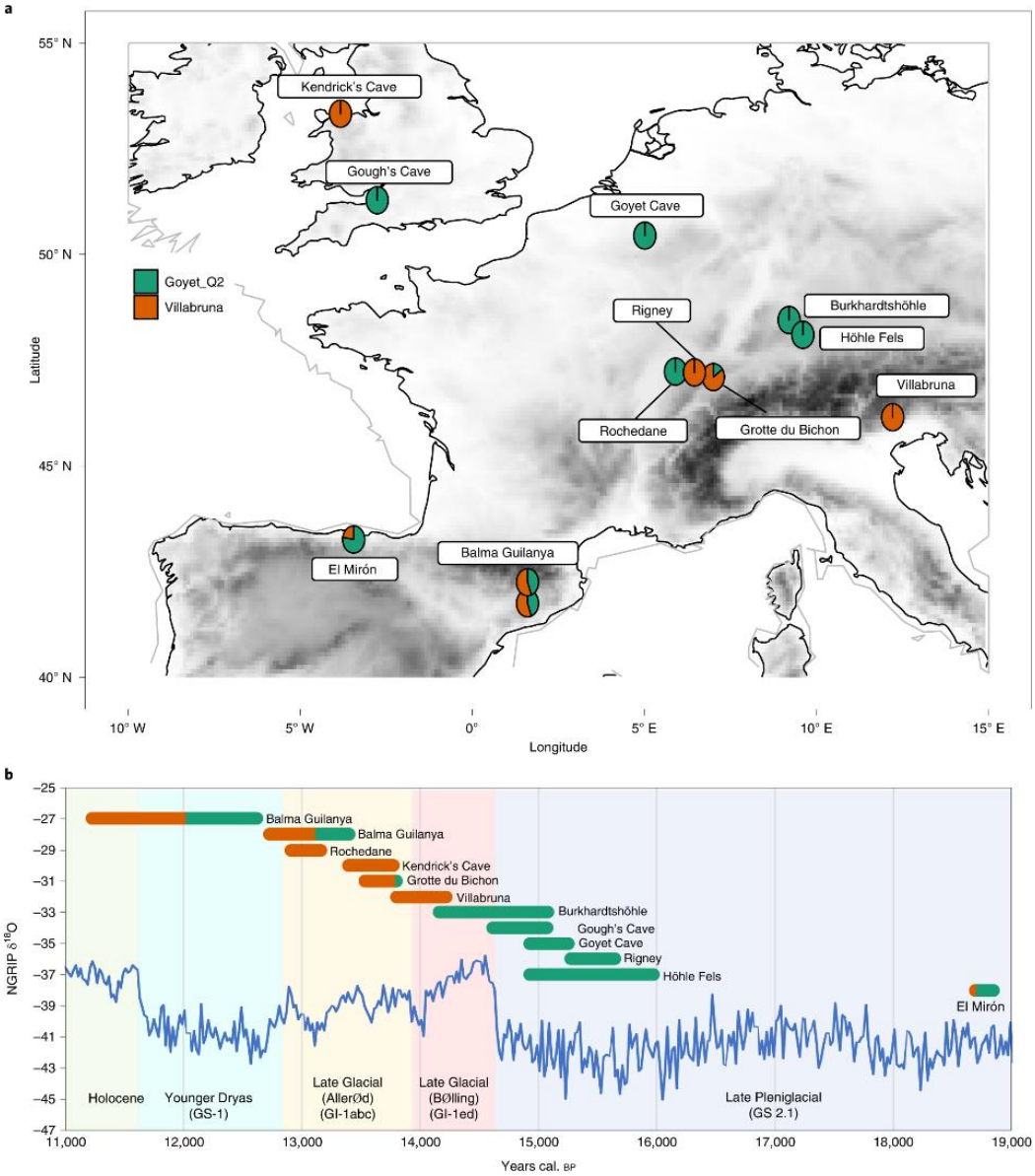


Figure 7 : Distribution chronologique et spatiale des individus porteurs des composantes génétiques GoyetQ2 (vert) et Villabruna (orange) en Europe occidentale entre 19 000 et 11 000 BP. A) Carte représentant la répartition des composantes génétiques et leurs proportions pour chaque individu. B) Répartition chronologique des échantillons et des composantes génétiques en parallèle des fluctuations climatiques en Europe occidentale entre 19 000 et 11 000 BP (Charlton et al., 2022).

Parallèlement en Europe de l'Est, se distingue le cluster « chasseurs-cueilleurs de l'Est » ou EHG (*Eastern Hunter-Gatherers / Cluster Sidelkino*). Ce cluster comprend notamment des chasseurs-cueilleurs de Russie (Carélia, Popovo et Samara) et d'Ukraine (Dereivka et Vasil'evka), qui est génétiquement intermédiaire entre la composante Villabruna et une composante liée aux groupes paléolithiques du nord de l'Eurasie appelée « ANE » (*Ancient North Eurasian*), représentée par exemple par l'individu Mal'ta (Russie, 24 520-24 090 cal

BP, Raghavan *et al.* 2014 ; Haak *et al.* 2015 ; Fu *et al.* 2016). Dans le Caucase, deux individus, Kotias et Satsurblia datés entre 13 400 et 9 500 cal BP, représentent également un cluster génétique différent, le cluster « chasseurs-cueilleurs du Caucase » (CHG, *Caucasus Hunter-Gatherers*) qui présente des affinités génétiques avec les groupes mésolithiques iraniens de l'Alborz (12 000 – 8000 cal BCE (Jones *et al.* 2015 ; Narasimhan *et al.* 2019, Figure 8).

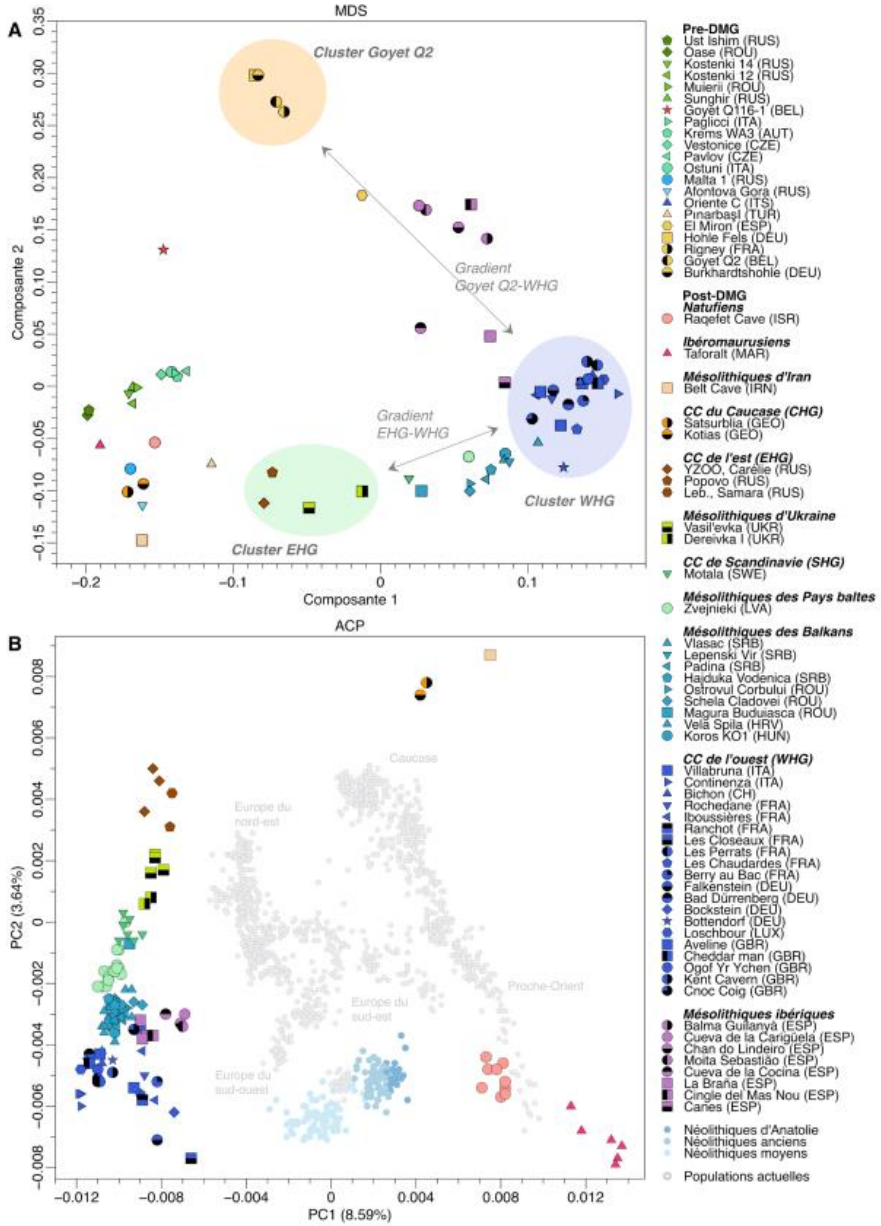


Figure 8 : Diversité génétique des groupes chasseurs-cueilleurs Pre-DMG et Post-DMG en Eurasie. A) Représentation des distances génétiques entre individus par Multidimentional scaling (MDS). B) Analyse en composantes principales (ACP) d'individus chasseurs-cueilleurs Post-DMG et de fermiers néolithiques d'Anatolie et d'Europe centrale, projetés sur la variabilité génétique des populations eurasiatiques modernes (Rivollat et Deguilloux, 2020).

II. Le Mésolithique : structure génétique des derniers groupes de chasseurs-cueilleurs en Europe occidentale

Au sein de l'Europe, les limites chronologiques du Mésolithique sont variables d'une région à l'autre, mais le début de cette période coïncide généralement avec le début du Postglaciaire, une phase de réchauffement climatique marquant le début de l'Holocène à partir de 10 000-9 700 cal BCE (Marchand, 2022). Comprenant trois oscillations climatiques, le Préboréal, le Boréal et la phase ancienne de l'Atlantique, le Mésolithique présente classiquement une chronologie bipartite en Europe de l'Ouest, subdivisé en un Premier Mésolithique ou Mésolithique ancien et moyen (9 700-7 000 cal BCE) et le Second Mésolithique ou Mésolithique récent et final, coïncidant avec une évolution importante des techno-complexes lithiques (7 000-5 500 cal BCE) (Perrin *et al.*, 2010).

Au niveau génomique, les groupes mésolithiques européens sont documentés par près de 180 génomes, datés de 10 500 à 3 900 cal BCE, provenant d'une soixantaine de sites archéologiques s'étendant du Portugal à la Russie et de la Sicile à la Suède (Lazaridis *et al.*, 2014 ; Mathieson *et al.*, 2015 & 2018 ; Olalde *et al.*, 2014 & 2019 ; Skoglund *et al.*, 2014 ; Jones *et al.*, 2015 & 2017 ; Fu *et al.*, 2016 ; González-Fortes *et al.*, 2017 ; Damgaard *et al.*, 2018 ; Günther *et al.* 2018 ; Mittnik *et al.*, 2018 ; Antonio *et al.*, 2019 ; Brace *et al.*, 2019 ; Flegontov *et al.*, 2019 ; Narasimhan *et al.*, 2019 ; Sikora *et al.*, 2019 ; Villalba-Mouco *et al.*, 2019 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Cassidy *et al.*, 2020 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Kilinç *et al.*, 2021 ; Saag *et al.*, 2021 ; Yu *et al.*, 2022).[4] Pour cet intervalle chronologique, la documentation des populations mésolithiques est inégalement répartie entre les régions d'Europe et entre les différentes phases de la période. Pour la France, par exemple, le Second Mésolithique n'est représenté actuellement que par un individu analysé au niveau génomique et relativement mal couvert provenant d'une sépulture de Cuiry-lès-Chaudardes (Chaudardes1, 6 400-6 086 cal BCE, Fu *et al.*, 2016). Cette lacune est en partie liée à la rareté des sites mésolithiques ayant livré des restes humains.

À partir du Mésolithique, les données génomiques actuelles témoignent d'une intrication plus étroite entre la proximité génétique et géographique des groupes humains (Mathieson *et al.* 2018 ; Rivollat et Deguilloux, 2020, Figure 8). Les mésolithiques de l'est de l'Europe

[4] Ce bilan ne comprend pas les données génomiques publiées en mars 2023 dans le cadre de l'étude menée par C. Posth et collaborateurs (2023).

présentent une ascendance génétique en majorité de type EHG, proche des chasseurs-cueilleurs russes et ukrainiens. À l'ouest de l'Europe, c'est l'ascendance WHG qui prédomine, et les mésolithiques de France, d'Italie, d'Allemagne, du Luxembourg, de Suisse et des îles Britanniques sont notamment inclus dans la variabilité génétique de ce cluster (Haak *et al.* 2015 ; Jones *et al.* 2017 ; Lazaridis *et al.* 2014 ; Mathieson *et al.* 2018 ; Mittnik *et al.* 2018 ; Günther *et al.* 2018 ; Antonio *et al.*, 2019 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Rivollat *et al.*, 2020, Figure 8). Concernant les groupes mésolithiques de la péninsule Ibérique, les individus analysés sont intermédiaires entre le cluster WHG et le cluster lié à la composante génétique magdalénienne « GoyetQ2 » (Villalba-Mouco *et al.*, 2019). Des proportions variables de la composante génétique de type GoyetQ2 ont ainsi pu être identifiées dans les groupes mésolithiques d'Europe occidentale. Cette ancestralité magdalénienne semble persister en quantité plus importante dans la partie occidentale de la péninsule Ibérique, notamment à Chan do Lindeiro et Moita do Sebastião (Villalba-Mouco *et al.*, 2019). La composante GoyetQ2 a récemment pu être mise en évidence pour des groupes mésolithiques en dehors de la péninsule Ibérique, dans l'ouest de la France au sein de la grotte des Perrats et parmi les individus associés à la première séquence mésolithique (8 800 cal BCE) de la Grotta dell'Uzzo en Sicile (Brunel *et al.*, 2020 ; Yu *et al.*, 2022).

Au niveau des Balkans, les groupes mésolithiques, notamment ceux de la région des Portes de Fer (*Iron Gates Hunter-Gatherers*), présentent une variabilité génétique intermédiaire entre les composantes WHG (~85%) et EHG (~15%) (Mathieson *et al.*, 2018, Figure 8). Cependant la variabilité génétique de certains individus des Portes de Fer pourrait s'expliquer par l'apport d'une composante supplémentaire, montrant des affinités génétiques avec les groupes fermiers d'Anatolie, ce qui est également visible au travers des fréquences des haplogroupes mitochondriaux. Plusieurs explications ont été proposées. Ces affinités pourraient ainsi dériver de contacts précoces entre les populations ancestrales de ces groupes mésolithiques et les groupes du nord-ouest de l'Anatolie. Dans un autre scénario, les groupes mésolithiques des portes de Fer pourraient également dériver d'une population ancestrale émanant des refuges glaciaires du sud-est de l'Europe et du Sud-Ouest asiatique (Fu *et al.*, 2016 ; Mathieson *et al.*, 2018, Figure 8).

Les groupes mésolithiques de la Baltique et de Scandinavie sont également intermédiaires entre les groupes EHG et WHG, cependant la variabilité génétique de ces individus est assez complexe et les affinités qu'ils partagent avec l'une ou l'autre de ces composantes ne semblent pas uniquement dépendre de leur distribution géographique (Günther *et al.*, 2018 ; Mittnik *et*

al., 2018). Par exemple, certains individus de l'est de la Baltique, malgré une proximité plus importante avec les groupes EHG, présentent de plus fortes affinités avec la composante WHG. Ceci a été mis en relation avec les dynamiques de dispersions et métissages de différents groupes humains au cours du peuplement du nord de l'Europe (Mittnik *et al.*, 2018).

Par ailleurs, de récentes études ont pu montrer que les groupes mésolithiques européens présentent une faible diversité génétique, avec des taux d'hétérozygotie relativement faibles (Antonio *et al.*, 2019 ; Ringbauer *et al.*, 2021 ; Yu *et al.*, 2022). À l'échelle individuelle, l'analyse des portions du génome présentant de forts taux d'homozygotie, appelées dans la littérature « ROH » (*Runs of Homozygosity*), apporte des informations sur la diversité génétique d'un individu et son taux ou degré de consanguinité, mais peut également, en fonction de la quantité et de la taille des ROH, être informative à l'échelle populationnelle sur la faible diversité génétique de cette population et donner une idée de la taille effective qui lui correspond (Ringbauer *et al.*, 2021). Les groupes mésolithiques européens se caractérisent ainsi par une diversité génétique assez faible, traduite notamment par une quantité importante de ROH courts. Au moment de la transition néolithique, les groupes fermiers se caractérisent à l'inverse par une plus importante diversité génétique, variant en fonction des régions et des groupes, qui a été mise en relation avec un changement démographique important se dirigeant vers une augmentation de la taille des groupes humains, rejoignant les données archéologiques (Figure 9, Ringbauer *et al.*, 2021).

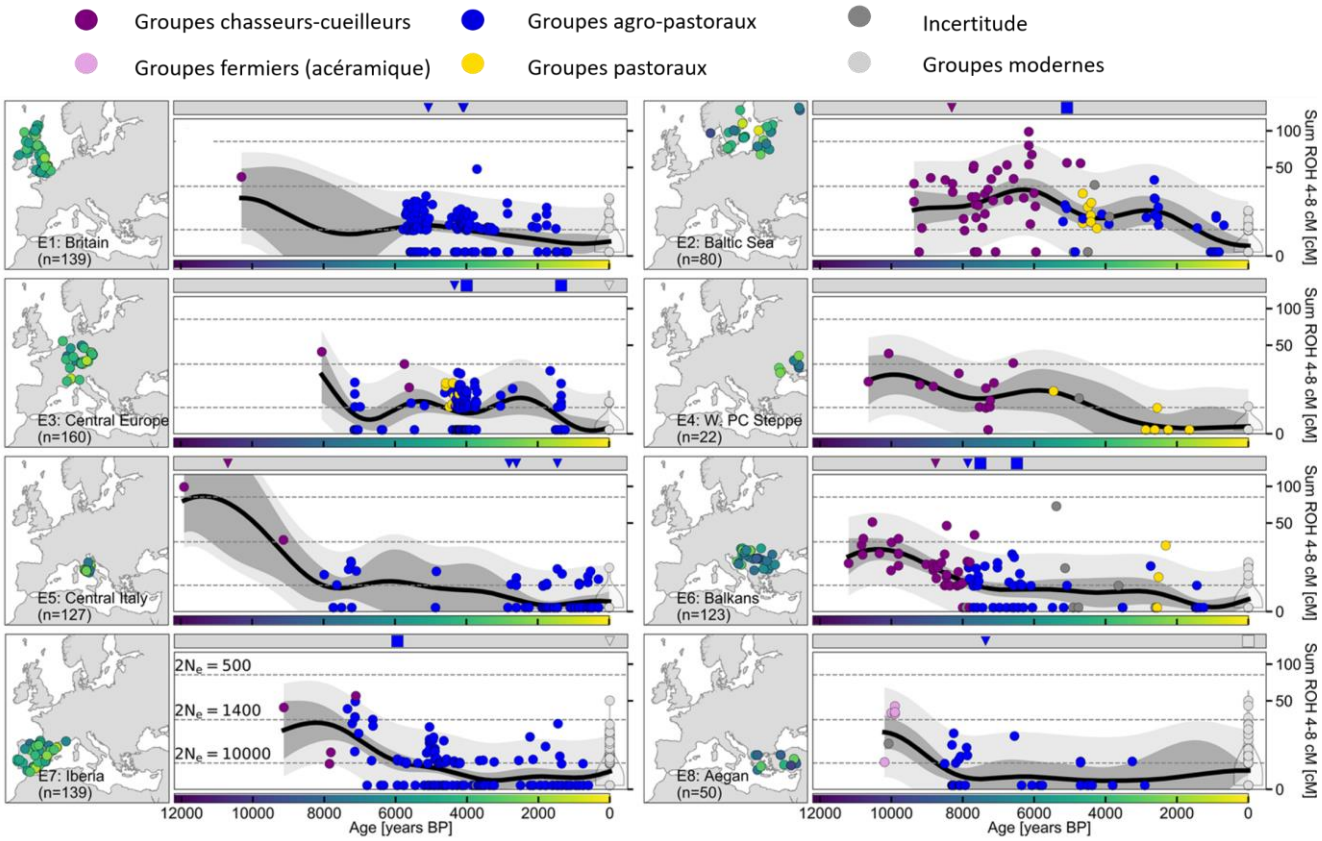
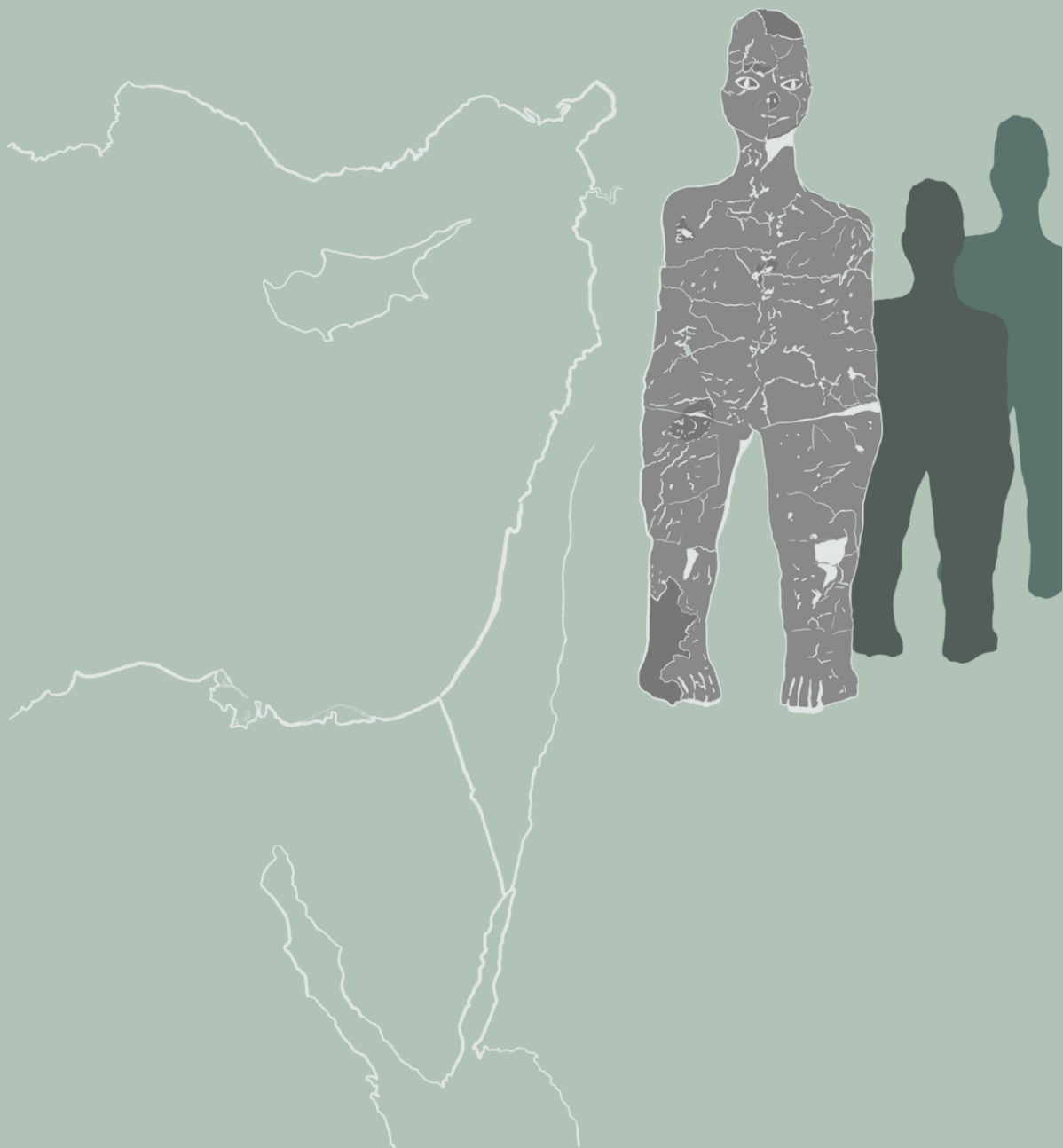


Figure 9 : Distribution des valeurs de sROH[4-8] au sein de huit régions d'Europe. L'évolution des valeurs de ROH courts est représentée entre 12 000 BP et le présent, en considérant pour chaque échantillon (cercle) le mode de vie attribué à l'individu (couleurs), (Modifié d'après Ringbauer et al., 2021).

Chapitre 2 - Restitution des dynamiques migratoires et populationnelles au Néolithique



Si l'on considère une échelle globale, le Néolithique se caractérise par une multitude de foyers de développement, et ainsi par des temporalités et des faciès très diversifiés. Cette multiplicité des points chauds d'innovations conduisant à la néolithisation a donné lieu au développement de nombreuses théories décrivant les moteurs et l'origine de ces transformations.
Nous nous attacherons plus particulièrement à décrire les caractéristiques globales des faciès participant à la néolithisation de l'Europe occidentale. Cette introduction n'a pas pour but de mener une réflexion exhaustive mais plutôt d'introduire un état des connaissances principales permettant de dresser le cadre contextuel sur lequel la réflexion et l'interprétation des données génétiques seront établies. Notre travail étant basé sur le territoire français et plus particulièrement la région Occitanie, cette introduction mettra l'accent sur la diffusion du Néolithique depuis son émergence au Proche-Orient jusqu'à l'Europe occidentale, avec un focus sur l'arc méditerranéen.

I. Émergence et diffusion d'un nouveau mode de vie : un bref état des données archéologiques

L'émergence et la diffusion du mode de vie agropastoral représentent une évolution fondamentale dans l'histoire des sociétés humaines. Le passage d'un mode de subsistance principalement centré sur l'utilisation des ressources disponibles dans l'environnement naturel sur la base de la chasse et la cueillette à un mode de vie sédentaire basé sur une production des ressources constitue en effet un bouleversement à plusieurs niveaux. Ce nouveau mode de subsistance entraine une modification de l'organisation économique mais transforme également les contours de l'organisation sociale et symbolique des groupes humains (Binder 2000 ; Goring-Morris & Belfer-Cohen, 2011 ; Manen & Hamon, 2018 ; Perrin & Manen, 2021).

I.1. Le berceau proche-oriental

Toutes ces transformations ont émergé dans la zone nucléaire du Proche-Orient, le croissant fertile, région partant de la mer Morte et courant jusqu'aux piémonts des Zagros en passant par le Taurus. C'est une zone privilégiée d'installation des groupes humains dès 15 000 ans BCE. À la fin de la glaciation, cette zone devient le cœur de l'habitat d'espèces sauvages domesticables et les conditions climatiques favorables permettent rapidement plusieurs floraisons et fructifications par an. Le rapport de l'Homme au milieu naturel évolue progressivement, ce changement se manifeste par différentes innovations. Si les premiers signes de ce phénomène sont ponctuellement perceptibles dès le Kébarien entre 17 000-15 000 BCE,

c'est véritablement au Natoufien autour de 11 000 BCE que se manifeste une sédentarisation durable, sous la forme d'implantations de maisons rondes semi-enterrées et la présence de mobilier lourd comme les mortiers (Belfer-Cohen & Bar-Yosef, 2002 ; Guilaine, 2005). C'est dans ce contexte qu'apparaissent des évolutions au niveau de l'outillage lithique avec le développement du polissage de la pierre.

Conservant dans un premier temps une économie basée sur l'exploitation de l'environnement naturel, les communautés sédentaires vont peu à peu se diriger vers une gestion fondamentalement différente des ressources, mettant en place des stratégies de production avec le développement de l'agriculture et de l'élevage.

De très nombreux modèles théoriques se sont succédé pour tenter d'expliquer les processus qui ont mené à la domestication des plantes et des animaux, articulant contraintes climatiques et environnementales, fluctuations et pressions démographiques, mutation des mentalités (Childe, 1925 ; Braidwood & Willey, 1962 ; Binford, 1968 ; Flannery, 1969 ; Van Andel & Runnels, 1987; Hayden, 1990 ; Cauvin, 1994 ; Belfer-Cohen & Bar-Yosef, 2002 ; Guilaine, 2005 ; Testart, 2005 & 2012).

Les données carpologiques, attestent une gestion anthropique précoce des céréales sauvages ainsi que des légumineuses dans le cadre d'une agriculture « pré-domestique ». Le lent processus de domestication des espèces végétales est ainsi amorcé anciennement, au cours du Xe millénaire BCE, alors que les premières modifications morphologiques d'espèces végétales sont documentées au Pre-Pottery Neolithic B récent (PPNB récent) entre 7 500 et 7 000 BCE (Guilaine, 2005 ; Abbo & Gopher, 2017 ; Kabukcu *et al.*, 2021).

Parallèlement, alors que la domestication du loup est déjà amorcée depuis le dernier maximum glaciaire, le IXe millénaire voit également l'apparition au Proche-Orient de l'élevage où plusieurs espèces d'ongulés sont alors domestiquées, même si des variations régionales dans les espèces sélectionnées et les stratégies de domestication peuvent être notées (Helmer, 1992 ; Vigne, 2011 ; Vigne *et al.*, 2011 ; Larson *et al.*, 2012 ; Boudadi-Maligne & Escarguel 2014 ; Frantz *et al.*, 2016 ; Bergström *et al.*, 2020 ; Perri *et al.*, 2021).

Avec ces mutations affectant le mode de vie des groupes humains, de profonds changements sociaux sont perceptibles sous plusieurs formes, illustrés par exemple par l'apparition de structures monumentales comme à Jéricho ou Göbekli Tepe. La construction de bâtiments « hors normes » est souvent mise en relation avec l'implantation de lieux cérémoniels ou de réunion, en lien avec un fonctionnement communautaire institutionnalisé de ces premières communautés villageoises (Cauvin, 1994 ; Özdoğan, 1999 ; Ronen & Adler, 2001 ; Schmidt,

2010). Même si le caractère cultuel de telles constructions ne peut être évoqué qu'avec prudence, la densification de certains villages du corridor levantin, la circulation de biens de valeur ainsi que le développement de bâtiments communautaires au PPNA et au PPNB soutiennent l'hypothèse d'une hiérarchisation naissante de ces sociétés. Avec la densification de ces occupations, une forte croissance démographique de ces groupes a été évoquée par Bocquet-Appel (2002) sous le nom de NDT (*Neolithic demographic transitions*).

À partir du VIIIe millénaire BCE se met également en place une transformation des systèmes techniques avec le développement de la céramique qui s'implante dans différentes localités au Proche-Orient (Bar-Yosef, 1998 ; Kuijt, 2000 ; Moore *et al*., 2000).

C'est autour de cette période qu'un changement de paradigme s'opère alors que les occupations villageoises sont délaissées au profit de sites de plus petites tailles. Plusieurs causes sont évoquées pour expliquer la fission des « mégasites », comme Aïn Ghazal, notamment les conditions climatiques, la surexploitation des terres ou encore la chute de systèmes sociaux pyramidaux instables et de leurs réseaux d'échanges dans le cadre d'une compétition accrue pour les ressources (Rollefson, 2002).

C'est dans ce contexte qu'on commence à percevoir la diffusion du système néolithique et de ses innovations en dehors du berceau proche-oriental à partir de ses franges périphériques, au niveau de l'Anatolie notamment. Les communautés agro-pastorales issues de la percolation de ce système à l'extérieur de la matrice levantine présentent des spécificités culturelles économiques et symboliques qui leur confèrent des trajectoires évolutives et historiques propres.

I.2. Diffusion vers l'Europe occidentale entre modèles théoriques et données archéologiques

Depuis les travaux de V. G. Childe, trois hypothèses sont classiquement retrouvées dans la littérature pour illustrer l'expansion du mode de vie agro-pastoral en Europe (Childe, 1925 ; Ammerman & Cavalli-Sforza, 1984 ; Lichardus *et al.* 1985 ; Guilaine, 2001 ; Zvelebil, 2001, Leppard, 2022).

1) La théorie migrationniste évoque un remplacement des populations de chasseurs-cueilleurs par des groupes fermiers migrants depuis le Proche-Orient avec renouvellement du pool génétique local. 2) La théorie culturaliste discute une néolithisation de l'Europe par acculturation, vectorisée par le déplacement d'idées, uniquement par transmission culturelle, sans déplacement démique, c'est-à-dire sans déplacement de populations. 3) La théorie intégrationniste articule un déplacement démique, qui peut être surimposé à un modèle de

colonisation en saut de grenouille ou « *leapfrog* », se définissant par une installation de petits groupes fermiers dans des zones plus ou moins occupées par des communautés pré-agricoles, en formant des ilots au sein de réseaux de groupes autochtones (Zvelebil, 2001, Zilhão 1993).

Dans ces quelques paragraphes, nous dresserons un bref bilan des données archéologiques concernant la diffusion du Néolithique vers l'Europe occidentale et articulerons dans les parties suivantes ces données culturelles avec la documentation issue des recherches récentes en ADN ancien.

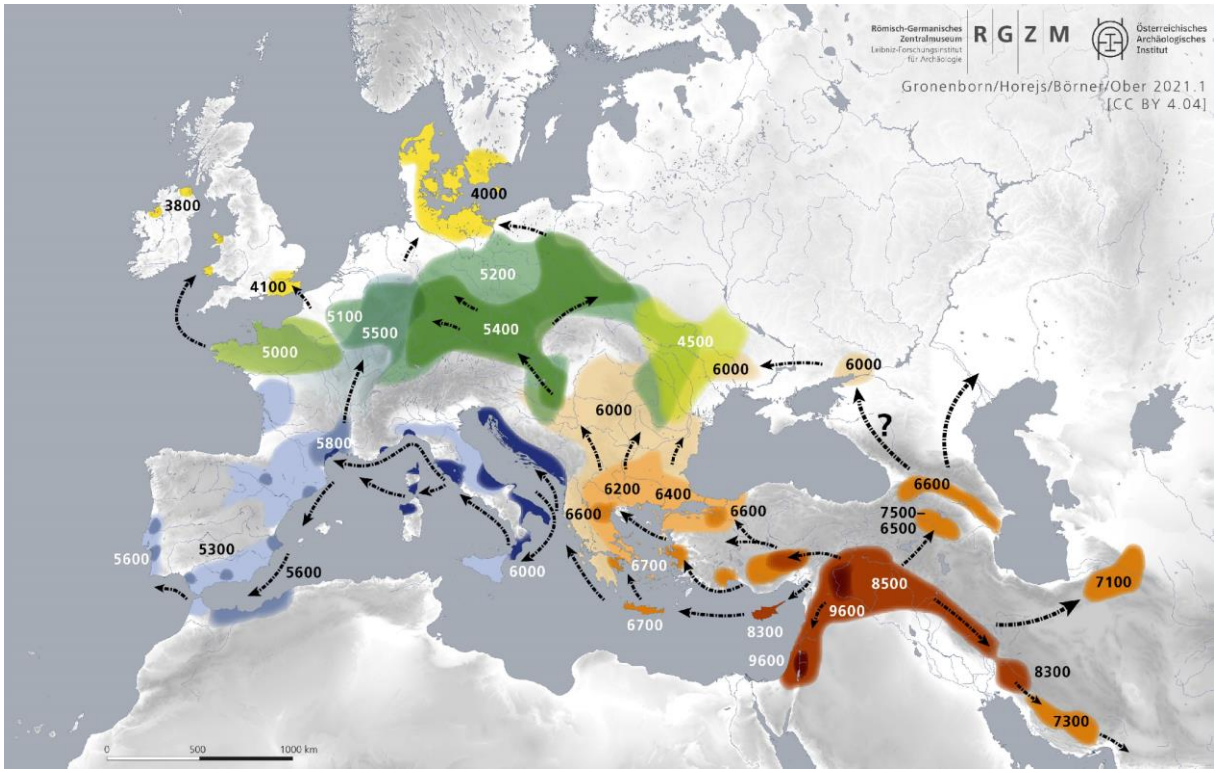


Figure 10 : Carte illustrant l'expansion des groupes néolithiques depuis le Proche-Orient vers l'Europe occidentale entre 9 600 et 4 000 BCE (Detlef Gronenborn, Barbara Horejs, Börner, Ober ; RGZM 2019).

Les plus anciennes occupations néolithiques attestées en dehors du Proche-Orient sont observées à Chypre entre 9 000 et 8 600 BCE à Klimonas et Asprokremnos (Le Brun, 2002 ; Vigne *et al.*, 2011, Figure 10).

Les données archéologiques illustrent des occupations néolithiques relativement denses autour des côtes anatoliennes, à proximité de la mer de Marmara et de la côte thrace, entre 7 000 et 6 600 BCE (Özdoğan 2011 ; Horejs 2019). C'est également à ce moment-là que semble s'amorcer la diffusion du Néolithique, d'abord acéramique, dans la région égéenne, à Knossos

ainsi qu'en Thessalie (Reingruber & Thissen, 2009 ; Douka *et al.* 2017 ; Reingruber *et al.* 2017).

Les occupations néolithiques du pourtour égéen présentent des affinités fortes avec le système proche-oriental, notamment avec le Néolithique anatolien, qui transparait dans la sphère symbolique (bâtiments communautaires, figurines anthropomorphes) technique et économique, tout en cultivant une certaine individualisation, se manifestant par exemple dans les styles céramiques qui portent un décor peint monochrome (Guilaine, 2016). L'alimentation des groupes à céramique peinte est principalement basée sur l'élevage de chèvres et moutons, moyennant un faible apport de la chasse d'animaux sauvages. Les morts sont principalement inhumés en contexte domestique, dans des fosses à proximité ou au sein de l'habitat (Evans *et al.*, 1964 ; Le Mort, 2008 ; Le Mort & Tillier, 2013 ; Le Mort, 2021).

La dynamique de diffusion de ces processus au nord et à l'ouest se poursuit autour de 6 200 BCE, ces groupes empruntant les voies terrestres et maritimes et développant des spécificités culturelles, économiques et symboliques (Özdoğan, 2011).

Nous parlerons plus particulièrement des spécificités qui ont trait à la diffusion méditerranéenne du Néolithique vers l'Europe occidentale.

Le processus n'est pas continu, car constitué de phases de déplacements et de phases de stagnation. J. Guilaine parle ainsi de modèle de diffusion « arythmique » (Guilaine, 2001). Ce caractère peut être mis en relation avec des contraintes environnementales, des fluctuations démographiques des groupes néolithiques et également de l'articulation des groupes migrants avec le substrat autochtone, la densité variable des groupes mésolithiques ayant pu également jouer sur les processus de diffusion de ce nouveau mode de vie.

À partir de la région Adriatique, le système néolithique se diffuse autour de 6 200-6 000 BCE vers le nord et l'ouest, selon deux axes (Figure 10). Vers le nord, la diffusion atteint la Transdanubie et la Croatie à l'ouest donnant naissance aux complexes culturels Starčevo-Körös-Criș et Karanovo (Figure 10, Tringham, 1971 ; Whittle, 2007 ; Cauwe *et al.*, 2007). L'économie de ces groupes est partagée entre l'élevage et l'exploitation de faune sauvage, selon des proportions variant entre les sites (Cauwe *et al.*, 2007). La limite d'expansion nord de ces cultures, placée au niveau des régions centrales du bassin des Carpates, a été mise en lien avec des facteurs climatiques et environnementaux. Les dynamiques des occupations mésolithiques sont également évoquées comme facteurs d'influence de l'implantation des groupes néolithiques et de l'expansion du mode de vie agro-pastoral dans le territoire (Kertész & Sümegi, 2001 ; Biagi & Spataro, 2005 ; Spataro & Biagi, 2007 ; Kozłowski & Raczky, 2010).

Les Balkans pourraient ainsi constituer une zone de contacts importante entre les groupes fermiers et les populations de chasseurs-cueilleurs.

Depuis l'ouest du bassin des Carpates, les groupes à céramique linéaire se développent entre 5 500 et 5 200 cal BCE vers l'Europe centrale le long de la vallée du Danube, jusqu'au bassin Parisien en France, vers l'Ukraine à l'est et jusqu'à la mer Baltique au nord (Figure 10). Les groupes à céramiques linéaires se divisent en deux entités culturelles, à l'est les groupes à céramique linéaire de l'Alföld (AVK) et à l'ouest les groupes dits Rubané ou LBK (*Linearband keramic*) (Jeunesse, 1997 ; Gronenborn, 2007).

Le second axe de diffusion depuis les régions égéennes se dirige vers l'ouest, à travers l'Épire et l'Adriatique, et se poursuit jusqu'en Méditerranée occidentale (Figure 10). Des occupations néolithiques de la péninsule balkanique sont attestées entre 6 200 et 6 000 BCE et donnent l'est une densification de la diffusion côtière et maritime du néolithique entre le littoral balkanique et le sud-est de la péninsule italienne (Berger *et al.*, 2013 ; Papathanasiou *et al.*, 2018). Les groupes à céramique à décor d'impression aux doigts, à l'aide d'outil ou de coquillage donnant son nom à la céramique *Impressa* se diffusent à partir de cette sphère, entamant la diffusion du Néolithique vers l'ouest par le courant méditerranéen (Guilaine 2003, Binder, 2000). En Méditerranée centrale, les dates les plus anciennes attribuées à cet horizon émanent de Sidari (Corfu), entre 6 050 et 5 960 cal BCE (Berger *et al.*, 2013).

Les premiers groupes agro-pastoraux en Méditerranée occidentale sont identifiés à partir de 5 800 BCE et, comme l'atteste le registre archéozoologique et archéobotanique, pratiquent essentiellement l'élevage de caprinés avec, dans une moindre mesure, l'élevage du bœuf et du porc, ainsi que la culture des céréales. Pendant les phases d'implantation du mode de vie agro-pastoral, les premiers groupes néolithiques méditerranéens ont néanmoins pu développer des stratégies adaptées aux contextes environnementaux en maintenant par exemple une exploitation des ressources sauvages (Rowley-Conwy *et al.*, 2020). Ces groupes sont également implantés dans des réseaux d'échanges dynamiques au sein de la sphère méditerranéenne, comme en témoigne la circulation d'objets en obsidienne dont les gisements situés en Sardaigne ou dans les îles pontines se trouvent parfois éloignés de centaines de kilomètres (Guilaine & Manen, 2007).

À partir de 5 800 BCE se manifeste la diffusion maritime des groupes à céramique cardiale en Méditerranée occidentale. Les vases sont décorés à l'aide d'impressions organisées en rubans dont la part dominante est réalisée à partir des coquilles de Cardium (Cardium *Edule*, *Figure 11*).

Le cardial se diffuse à partir des franges côtières vers l'intérieur du territoire, et plusieurs expressions culturelles sont également documentées en fonction des régions : le Stentinello, de l'Italie du Sud à la côte tunisienne en passant par la Sicile et Malte ; le Cardial Tyrrhénien sur la côte ouest-italienne, en Sardaigne et en Corse ; et le Cardial franco-ibérique, de la Provence au Languedoc jusqu'aux côtes ouest de la péninsule Ibérique à partir de 5 600 BCE, et se diffusant à partir de ce moment jusqu'au Portugal et au Maroc (Guilaine, 2016, Figure 12).

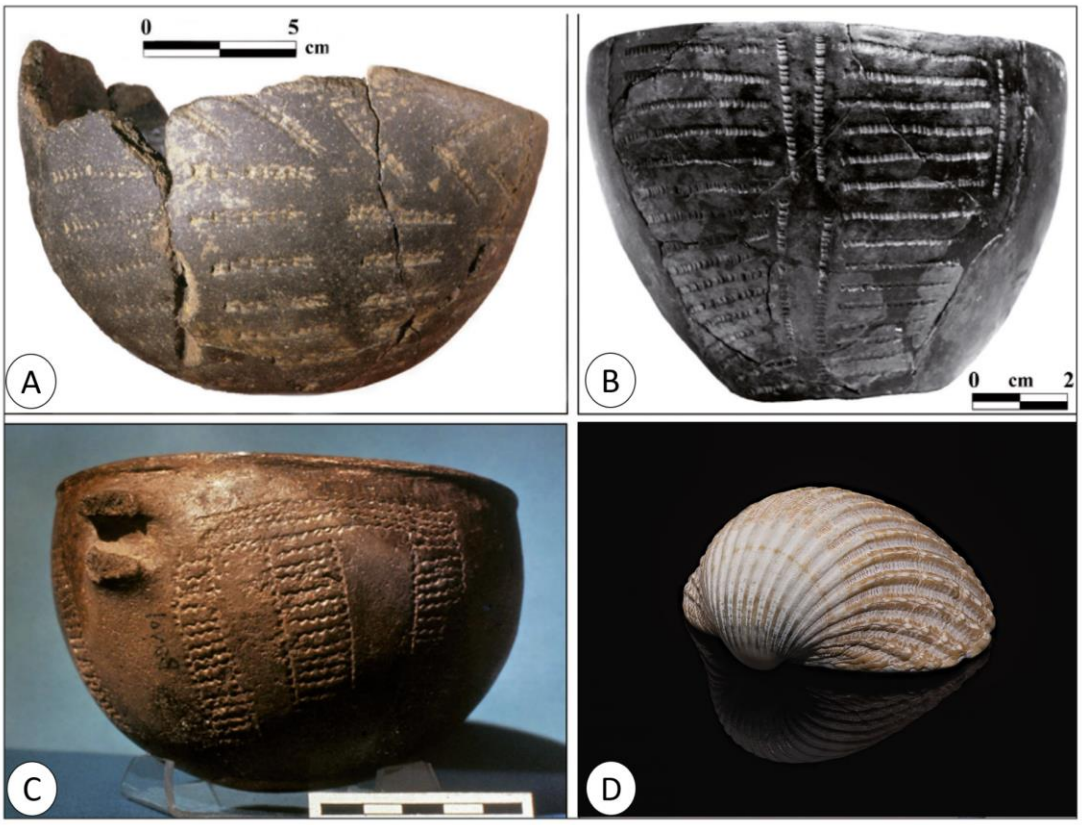


Figure 11: Éléments du Néolithique ancien en Méditerranée occidentale d'après Guilaine, 2016 A) Céramiques à sillons d'impressions. Pont de Roque-Haute, Portiragnes (Hérault, vers 5 800 BCE.) B) Céramique à sillons d'impressions. Grotte des Arene Candide, Finale Ligure (Italie, vers 5 900 BCE). C) Vase à décor cardial. Grotte Bayol (Gard, 5 300/5 200 BCE). D) Coquillage cardium (Cerastoderma edule, Ansgar Koreng / CC BY-SA 4.0) (figure modifiée d'après Guilaine, 2016).

À l'échelle de la France, le Cardial connait une implantation robuste sur le littoral, avec des événements de pénétration à l'intérieur des terres. Au sein du territoire français et ibérique, le Cardial agit en effet comme premier moteur d'expansion de la néolithisation au-delà des régions côtières pour gagner le domaine continental (Guilaine & Manen, 2007 ; Guilaine, 2016, Figure 12). L'industrie lithique comporte à la fois des productions laminaires, des productions sur

éclats et des armatures de flèches, ainsi que des objets issus du polissage de la pierre, intégrés dans les réseaux d'échanges de longue distance.

Le système d'exploitation des ressources végétales et animales est tourné vers l'agriculture du blé, et le pastoralisme, dont l'élevage d'ovicaprinés domine, coexistant avec le maintien non négligeable de la chasse (Vigne, 2007).

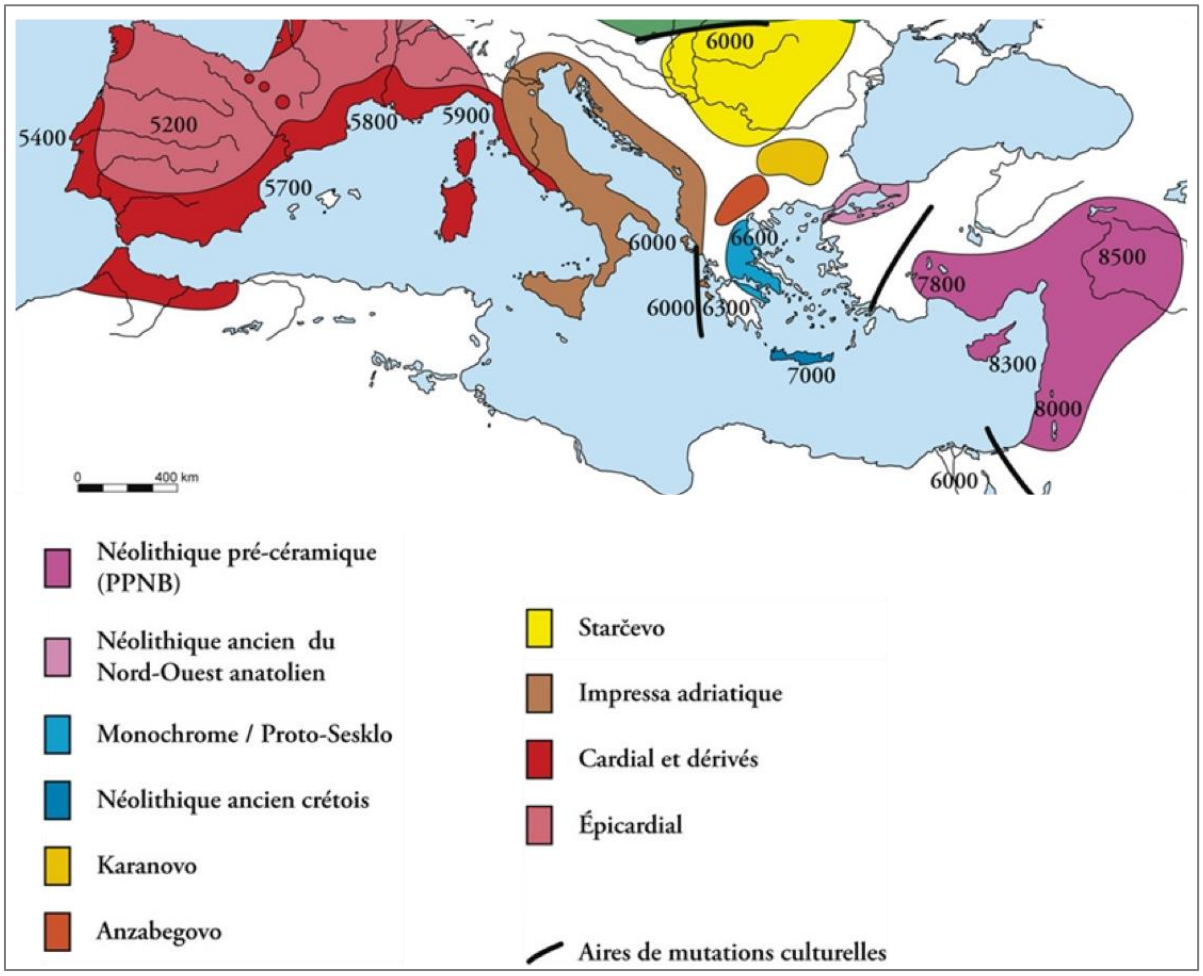


Figure 12 : Carte résumant les grandes étapes et les groupes culturels associés à la néolithisation de la Méditerranée, les dates indiquent l'apparition du Néolithique, les couleurs indiquent les sphères culturelles (modifié d'après Guilaine, 2016).

Concernant le traitement des morts, la documentation reste assez sporadique, avec moins d'une centaine d'inhumations recensées en Méditerranée occidentale. Les sépultures documentées en France correspondent pour la plupart à des dépôts individuels primaires. Les types de gisements sont multiples et les sites recelant des restes humains peuvent ainsi prendre la forme de gisements de plein air, d'abris sous roche ou de grottes, ayant parfois servi d'habitats (Binder *et al.* 1993 ; Paccard 1987 ; Beyneix, 1997 ; Coste *et al.*, 1987, Zemour, 2011 & 2013 ; Zemour *et al.*, 2017 ; Duday & Guilaine, 1980). Le type d'aménagement le plus fréquent correspond à

des sépultures en fosse avec un apport immédiat de sédiment. Toutefois une certaine diversité se détache au sein des pratiques funéraires des communautés impresso-cardiales de Méditerranée occidentale. On trouve ainsi des dispositifs funéraires mettant en œuvre des éléments de signalisation, au moyen de blocs de pierre notamment (Zemour, 2011 & 2013 ; Zemour *et al.*, 2017). Les corps sont généralement déposés contractés sur le côté avec parfois des dépôts d'ocre et de rares occurrences d'association de mobilier, qui lorsqu'il est présent relève en majorité de l'ornement (éléments de parures et perles en pierre ou coquillage). De par ce caractère assez sporadique des sépultures et leur invisibilité dans le paysage culturel, le traitement des morts des premières communautés paysannes méditerranéennes est ainsi souvent rapproché des faciès du Mésolithique récent (Guilaine, 2016). Les groupes du Mésolithique récent (Castelnovien dans le sud de la France) ont livré très peu de dépôts mortuaires (Cauwe, 2005). Ces observations s'ajoutent à certaines concordances observées au niveau culturel (parures) et technologique (productions lithiques) entre les productions des premiers groupes néolithiques de la culture Cardial et des derniers groupes mésolithiques sur le territoire français et dans la péninsule Ibérique (Guilaine & Manen, 2007). Nous reviendrons sur ces observations et leur articulation avec les datations radiocarbone et les données génétiques dans les parties suivantes.

Plusieurs hypothèses ont ainsi été émises par J. Guilaine pour expliquer l'émergence du Cardial franco-ibérique en Méditerranée occidentale et notamment en France (Guilaine & Manen, 2007) :

1) Une nouvelle vague de migration depuis le Cardial tyrrhénien
2) Un processus endogène d'acculturation lié à la rencontre des populations de chasseurs-cueilleurs autochtones et du mode de vie introduit par les groupes *Impressa* émanant de la péninsule italienne.
3) Un phénomène de « transition démographique » dans un contexte de stress démographique introduit par les établissements *Impressa* d'origine italique. Dans ce scénario, les fermiers nouvellement implantés connaissent une forte croissance démographique ; le cardial se développerait alors à la suite de l'acclimatation des premiers porteurs du système néolithique et au sein de réseaux de contacts incluant l'aire Tyrrhénienne et les groupes mésolithiques autochtones.

Récemment, une révision de ces modèles a été proposée en orientant la discussion autour d'un « modèle de coalescence via interactions maritimes ». Dans ce modèle, le phénomène ne

suivrait pas une diffusion est-ouest mais prendrait ses sources dans un contexte de coalescence culturelle des populations de méditerranée occidentale, unies par un réseau maritime extrêmement dynamique, entraînant la formation du Cardial franco-ibérique (Guilaine, 2018a ; Guilaine, 2018b).

Autour de 5 000 BCE se développe la culture de l'Épicardial, dérivant en partie du Cardial et se constituant également de façon indépendante. L'Épicardial étend les fronts méditerranéens de néolithisation, à l'est vers les Alpes, au nord vers le Massif central, à l'ouest vers l'Aquitaine et au sud vers la péninsule Ibérique (Guilaine, 2016).

La diffusion du système néolithique entre l'Italie septentrionale et la péninsule Ibérique est un processus assez dynamique, et la néolithisation de la sphère méditerranéenne a fait l'objet de nombreux débats, soulevant notamment la question des processus d'acculturation éventuellement impliqués dans la rapidité de cette transmission et celle des évolutions aboutissant aux différents horizons culturels des communautés fermières méditerranéennes (Zilhão, 2000 & 2001 ; Binder *et al.*, 2017a & 2017b ; Perrin, 2018 ; Manen *et al.*, 2019a, 2019b).

Avec les progrès des méthodes d'analyses de matériel génétique ancien, cette documentation archéologique abondante a pu être mise en perspective avec la documentation biologique et génétique des groupes humains impliqués dans ces processus, et a ainsi permis de préciser l'impact biologique de cette transition, de même que les dynamiques de néolithisation à l'échelle de l'Europe occidentale.

II. Contribution de l'ADN ancien à la restitution des mécanismes de néolithisation de l'Europe occidentale

Dans un premier temps, l'obtention de données génétiques sur les marqueurs uniparentaux a permis de compléter le cadre théorique des modèles de diffusion et les données archéologiques, en mettant notamment en évidence une nette discontinuité entre le pool génétique des groupes néolithiques et des groupes mésolithiques européens au sein des deux sphères méditerranéennes et continentales (Bramanti *et al.*, 2009 ; Haak *et al.*, 2010 ; Gamba *et al.*, 2012 ; Hervella *et al.*, 2012 ; Rivollat, 2016). Si le modèle d'une diffusion démique depuis le Proche-Orient et l'Anatolie est alors bien établi par la confrontation des premières données génétiques et du registre archéologique, l'avènement de la paléogénomique a permis de préciser grandement les processus en jeu au cours de ces dynamiques migratoires. Le caractère allochtone des premiers fermiers a également pu être précisé par l'importante proximité génétique détectée entre

Néolithiques d'Europe centrale et populations anatoliennes (Haak *et al.*, 2010, 2015 ; Fernandez *et al.*, 2014 ; Lazaridis *et al.*, 2014 ; Mathieson *et al.*, 2015, Lipson *et al.*, 2017 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Childebayeva *et al.*, 2022). La documentation génétique des communautés néolithiques proche-orientales a permis de préciser les dynamiques migratoires de ces populations au cours de l'émergence de ce nouveau mode de vie (Lazaridis *et al.*, 2016 ; Hofmanová *et al.*, 2016 ; Kılınç *et al.*, 2017 ; Feldman *et al.*, 2019 ; Skourtanioti *et al.*, 2020 ; Yaka *et al.*, 2021 ; Koptekin *et al.*, 2023 ; Altınışık *et al.*, 2022 ; Lazaridis *et al.*, 2022).

En étudiant la structure génétique de groupes du PPN du nord de la Mésopotamie et d'Anatolie, les plus récentes études ont par exemple mis en évidence que la diversité génétique de ces groupes s'est constituée au fil d'événements de métissages entre les populations épipaléolithiques locales et mésopotamiennes (Altınışık *et al.*, 2022 ; Lazaridis *et al.*, 2022). Les données, comme celles générées à Çayönü, Çatalhöyük et Musular, suggèrent également plusieurs dynamiques de flux génétiques entre les populations d'Anatolie et les groupes néolithiques du Levant et, plus à l'est, les groupes fermiers du Zagros et du Caucase, illustrant une mobilité inter-groupe dans le Sud-Ouest asiatique précédant la dispersion des populations vers les Balkans (Kılınç *et al.*, 2017 ; Feldman *et al.*, 2019 ; Yaka *et al.*, 2021 ; Altınışık *et al.*, 2022 ; Koptekin *et al.*, 2023). La question de la taille des premiers groupes néolithiques et de leurs dynamiques démographiques au cours des processus de néolithisation a fait l'objet de nombreux débats. Une forte croissance démographique a déjà été associée à l'émergence des groupes agro-pastoraux au Proche-Orient et au sein des Balkans (Bocquet-Appel & Bar-Yosef 2008 ; Bocquet-Appel, 2008 ; Porčić *et al.*, 2016). Dans ces modèles théoriques, la sédentarité et le contrôle des ressources alimentaires associés au mode de vie agro-pastoral agissent comme moteur de la croissance démographique en permettant une augmentation de la fécondité. Au cours du processus de domestication des espèces sauvages, l'augmentation du taux de natalité se voit toutefois compensée par une croissance du taux de mortalité due à l'exposition des groupes aux zoonoses (Barrett *et al.*, 1998 ; Bocquet-Appel & Bar-Yosef 2008 ; Bocquet-Appel, 2008). L'impact démographique de la transition néolithique a pu être précisé par des études génomiques récentes.

Plusieurs études ont ainsi noté une faible diversité génétique chez les groupes PPN d'Anatolie centrale documentés au niveau génomique (Boncuklu ; Aşıklı), contrastant avec la diversité génétique plus importante des groupes PPN de Mésopotamie (Çayönü ; Ain Ghazal ; Ganj Dareh) et des groupes néolithiques postérieurs en Anatolie centrale et occidentale (Tepecik-Çiftlik ; Çatalhöyük) et en Europe. Cela a été mis en relation avec des densités de population

différentes au moment de la transition néolithique et l'intensification des mouvements populationnels (Broushaki *et al.*, 2016 ; Kılınç *et al.*, 2016 ; Lazaridis *et al.*, 2016 ; Yaka *et al.*, 2021 ; Palmisano *et al.*, 2021 ; Feldman *et al.*, 2021 ; Altinişik *et al.*, 2022).
Cette documentation croissante a également permis de préciser les affinités biologiques entre les groupes impliqués dans les processus de diffusion du système néolithique ainsi que les modalités de leur dispersion notamment vers l'Europe. En effet, la plus large part de l'ancestralité génétique des premiers groupes néolithiques européens, qu'ils soient associés à une dispersion continentale ou méditerranéenne, est héritée de la diversité génétique rencontrée parmi les premières communautés fermières du nord-ouest de l'Anatolie (Barcın) ou encore de la région égéenne à Revenia au nord de la Grèce (Hofmanová *et al.*, 2016 ; Kılınç *et al.*, 2017 ; Mathieson *et al.*, 2015 ; Harris, 2017). La dispersion de cette ancestralité génétique néolithique anatolienne a ainsi été liée au déplacement rapide de larges groupes agro-pastoraux depuis ces régions vers l'Europe occidentale.

Au cours de ces migrations, les groupes humains ont vraisemblablement fait face à de nombreuses pressions liées à l'implantation de ce mode de vie dans un cadre impliquant des contraintes environnementales et culturelles diversifiées. Dans ce contexte, les adaptations alimentaires et l'état sanitaire des premières communautés paysannes en Europe ont fait l'objet d'une recherche dynamique (Armelagos *et al.*, 1991 ; Ash *et al.*, 2016 ; Key *et al.*, 2020). Plusieurs études se sont également attachées à documenter les pressions sélectives qui ont pu s'appliquer sur les groupes humains au cours des processus de néolithisation. Ainsi plusieurs signaux de sélection en lien avec la néolithisation ont pu être observés, notamment une réduction de la pigmentation de la peau, mais également au niveau de gènes impliqués dans la réponse immunitaire et le métabolisme, ce qui a par exemple été rapproché d'une exposition accrue aux risques sanitaires liée à la domestication et la densité des populations (Mathieson *et al.*, 2015 ; Hofmanová *et al.*, 2016 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Ju & Mathieson, 2021 ; Childebayeva *et al.*, 2022).

La question de l'équilibre migratoire entre hommes et femmes au cours de la diffusion du système néolithique vers l'Europe a également été soulevée. Des études se sont ainsi attachées à caractériser l'histoire démographique et migratoire des lignées paternelles et maternelles, d'abord au travers des marqueurs uniparentaux puis grâce aux données paléogénomiques (Bentley *et al.*, 2009 ; Balaresque *et al.*, 2010 ; Rasteiro & Chikhi, 2013 ; Szécsényi-Nagy *et al.*, 2015 ; Goldberg *et al.*, 2017).

Au niveau génomique, les individus féminins présentent deux copies du chromosome X alors que les individus masculins n'en portent qu'une. Des biais de représentation des sexes au niveau des comportements migratoires ou d'interactions biologiques peuvent ainsi influencer la diversité génétique et laisser une trace dans la constitution du pool génétique des populations européennes, se traduisant notamment par un déséquilibre de l'héritage du matériel génétique entre le chromosome X et les autosomes. Pour une ancestralité génétique donnée, un déséquilibre de proportion d'ancestralité entre le chromosome X et les autosomes peut servir d'indicateur afin de savoir si la transmission de cette ancestralité d'une population A à une population B est principalement vectorisée par les hommes ou non. En étudiant la variabilité génétique de groupes du Néolithique ancien à l'Âge du Bronze d'Europe centrale, l'équipe de A. Goldberg (2017) modélise les groupes du Néolithique ancien et moyen d'Europe centrale par un mélange d'ancestralité génétique héritée des fermiers d'Anatolie (AF) et des chasseurs-cueilleurs européens (HG) (Figure 13). Les auteurs quantifient ainsi ces proportions d'ancestralité génétique pour chaque individu néolithique d'Europe centrale analysé en comparant les ratios entre le chromosome X et les autosomes. L'ensemble des résultats est cohérent avec une migration depuis l'Anatolie vers l'Europe centrale relativement équilibrée entre individus féminins et masculins. Concernant l'ancestralité génétique mésolithique chez les groupes néolithiques d'Europe centrale, le faible déséquilibre observé au niveau du ratio pourrait indiquer des métissages légèrement biaisés par le sexe dans la contribution des groupes chasseurs-cueilleurs à la constitution du pool génétique des fermiers d'Europe centrale, avec une contribution supérieure des femmes, à raison d'environ 1.91 femme pour chaque homme mésolithique selon les estimations des auteurs (Goldberg *et al.*, 2017, Figure 13). Ceci est mis en relation avec une migration partant d'Anatolie impliquant des contributions équilibrées entre hommes et femmes fermiers, suivie par une intégration supérieure de femmes mésolithiques dans les phénomènes de métissages en lien avec la patrilocalité pratiquée par les groupes fermiers, donnant lieu à la constitution du pool génétique des populations néolithiques d'Europe centrale.

Cette approche permet d'entrevoir la complexité de l'imbrication des comportements culturels et biologiques, sur lesquels nous reviendrons ultérieurement (Partie II), et dénote également des processus d'évolution du pool génétique des groupes fermiers au cours de la diffusion du mode de vie agro-pastoral et de l'implantation des populations fermières en Europe.

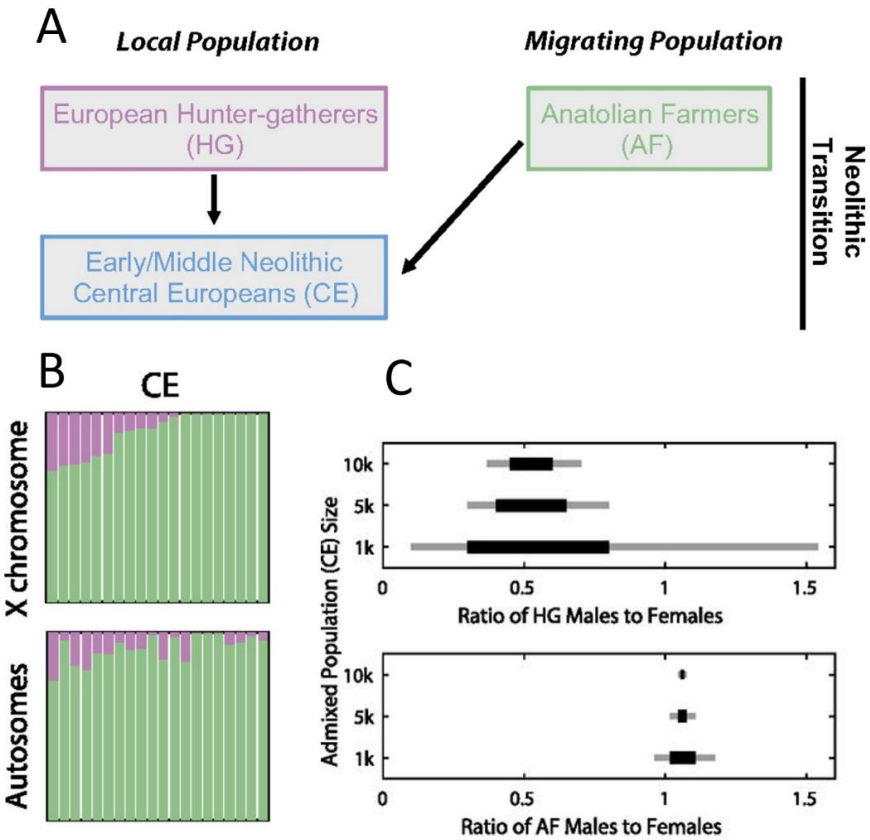


Figure 13 : Biais sexuel au cours de la transition néolithique en Europe centrale mesuré dans Goldberg et al., 2017. A) Schéma théorique illustrant les métissages au cours de la transition néolithique en Europe Centrale. B) Comparaison des proportions de la composante génétique héritée des chasseurs cueilleurs (rose) et des fermiers anatoliens (vert) entre le chromosome X et les autosomes chez les individus d'Europe centrale au Néolithique ancien et moyen (CE). C) Ratio entre individus masculins et féminins au niveau de la contribution génétique de chaque population source chasseurs-cueilleurs (HG, graphique supérieur) et fermiers d'Anatolie (AF, graphique inférieur) (Figures modifiées d'après Goldberg et al., 2017).

Comme nous l'avons évoqué, les premiers agriculteurs associés au complexe néolithique Starčevo-Körös-Criș et plus tard les groupes à céramique linéaire (Linearbandkeramik, LBK) ont suivi une route continentale partant de la péninsule balkanique le long des vallées de la Struma, du Vardar et du Danube vers l'Europe centrale et, de là, ont gagné le nord et l'ouest (courant danubien/continental). Parallèlement, les pratiques agro-pastorales se sont dispersées vers l'ouest, à partir de la Grèce et des Balkans, le long du littoral adriatique et méditerranéen vers la France et la péninsule Ibérique (courant méditerranéen), et dans un second temps le système néolithique a gagné les îles britanniques. Les études génétiques ont ainsi pu corroborer les données archéologiques en illustrant la distinction de ces routes migratoires au niveau biologique (Olalde *et al.* 2015 ; Brace *et al.* 2019 ; Brunel *et al.* 2020 ; Rivollat *et al.* 2020 ; Cassidy *et al.* 2016 & 2020 ; Rohrlach *et al.* 2021).

La dichotomie des faciès associés aux systèmes néolithiques continental et méditerranéen est bien documentée dans le registre archéologique, et depuis l'essor des analyses en ADN ancien, la question d'une distance biologique accompagnant la distinction archéologique de ces faciès est régulièrement mobilisée par les paléogénéticiens.

Au cours de la dernière décennie, les données acquises sur les séquences mitochondriales des communautés fermières européennes illustraient déjà certaines disparités au niveau de la composition du pool génétique entre régions et groupes humains. La distribution des fréquences d'haplogroupes mitochondriaux démontrait dès lors une rupture entre les pools mitochondriaux des chasseurs-cueilleurs mésolithiques et des fermiers néolithiques établis au sein des mêmes régions. Comme nous l'avons évoqué précédemment, les premiers se démarquent par une relative homogénéité mitochondriale, avec une prédominance d'haplogroupes dérivés de la lignée U (Bramanti *et al.*, 2009 ; Hervella *et al.*, 2012 ; Rivollat, 2016). Concernant les seconds, un pool génétique mitochondrial nettement différent et plus diversifié, caractérisé notamment par les haplogroupes K, H, HV, N1a, W, X, T et U, a été mis en évidence par ces premières études, évoquant un « package mitochondrial néolithique » (Brandt *et al.*, 2015 ; Fernández *et al.*, 2014 ; Mathieson *et al.*, 2015 ; Haak *et al.*, 2010 ; Gamba *et al.* 2012 ; Lacan *et al.*, 2011 ; Hervella *et al.*, 2012 ; Rivollat, 2016). Si les spécificités de ces pools génétiques ont pu être significativement complétées et précisées grâce au dynamisme des études paléogénomiques récentes, ces premières données à l'échelle des séquences mitochondriales identifiaient déjà des différences régionales dans la composition génétique des groupes continentaux et méditerranéens. En effet, malgré la plus faible représentation des données génétiques émanant du sud-ouest de l'Europe, les fréquences des haplogroupes observés chez les individus de Méditerranée occidentale de faciès Cardial et Épicardial se différenciaient par de plus fortes proportions d'haplogroupes H et U5b que chez les premiers fermiers d'Europe centrale (Gamba *et al.* 2012 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.* 2015 ; Lacan *et al.* 2011 ; Hervella *et al.* 2012 ; Haak *et al.*, 2015, Rivollat, 2016). Dans sa thèse, M. Rivollat soulignait notamment la spécificité des pools mitochondriaux observés chez les groupes néolithiques français à cet égard (Rivollat *et al.*, 2015 ; Rivollat, 2016).

Du point de vue de la paléogénomique, la documentation des processus de néolithisation de l'Europe semble présenter deux visages. Plusieurs études se sont attachées à décrire les dynamiques des premiers groupes fermiers à très large échelle géographique et chronologique (Mathieson *et al.*, 2018 ; Rohrlach *et al.*, 2021). L'étude des lignées du chromosome Y, et plus particulièrement de l'haplogroupe H2 a ainsi récemment signalé une différenciation entre les

deux courants de néolithisation (Figure 14 a & b, Rohrlach *et al.*, 2021). À l'échelle de l'Eurasie, cet haplogroupe a pu être différencié en deux sous-clades présentant une distribution spatiale différente. Le premier correspond au sous-haplogroupe H2d ; tous les individus néolithiques porteurs de cet haplogroupe sont associés au courant continental. Le deuxième correspond au sous-haplogroupe H2m ; à une exception près, tous les individus néolithiques portant cette lignée sont associés au courant méditerranéen en Europe occidentale et plus tard à la diffusion du Néolithique en Irlande (Figure 14 b, Rohrlach *et al.*, 2021).

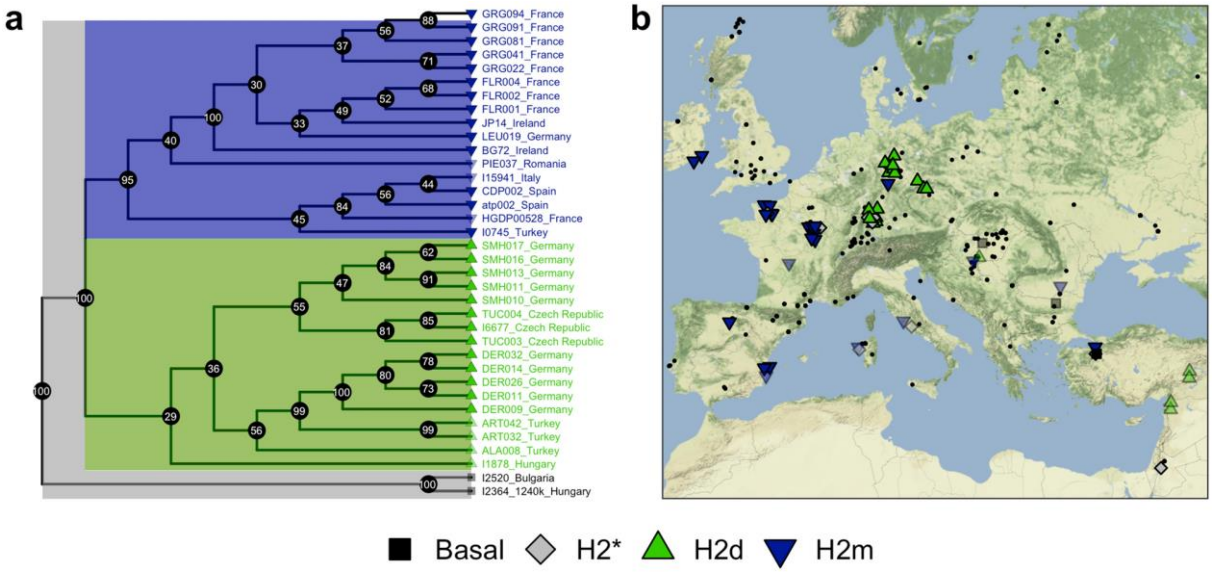


Figure 14 : (a) Relations phylogénétiques et (b) répartition des individus porteurs de l'haplogroupe H2. Les formes et les couleurs indiquent les deux principaux clades déduits de l'arbre phylogénétique. L'ombrage des symboles indique le début ou la fin du Néolithique (opaque) ou le post-néolithique (transparent). Les points noirs indiquent tous les individus néolithiques non-H2 publiés dans Freeman et al., 2020 pour indiquer la prévalence d'échantillonnage H2 (d'après Rohrlach *et al.*, 2021).

Parallèlement une documentation insistant sur les approches régionales se détache également et permet désormais de discuter de la variabilité des processus de mobilité et d'interaction à échelle plus locale (Antonio *et al.*, 2019 ; Brunel *et al.*, 2020, Rivollat *et al.*, 2020 ; Olalde *et al.*, 2019 ; Valdiosera *et al.*, 2018 ; Marcus *et al.*, 2020, Yu *et al.*, 2022).

Les recherches paléogénomiques récentes ont depuis considérablement enrichi nos connaissances sur les processus démographiques qui se sont déroulés en Europe centrale et occidentale après l'arrivée des premières communautés agricoles, et ont permis de caractériser la structure génétique des groupes néolithiques en lien avec leur répartition spatiale et chronologique (Brace *et al.*, 2019 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Gamba *et al.*, 2014 ; Haak *et al.*, 2015

; Hofmanová *et al.*, 2016 ; Lipson *et al.*, 2017 ; Mathieson *et al.*, 2015, 2018 ; Skoglund *et al.*, 2014 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Valdiosera *et al.*, 2018).

Alors que les données recueillies jusqu'à présent sont inégalement réparties à travers l'Europe, les signaux génétiques indiquent une différenciation entre les individus provenant de différentes régions et associés à différentes routes d'expansion néolithique.

La documentation génomique des groupes fermiers installés entre les Balkans et l'Europe centrale est désormais abondante (Haak *et al.*, 2015 ; Lipson *et al.*, 2017 ; Mathieson *et al.*, 2018 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Childebayeva *et al.*, 2022).

Malgré une proximité importante au niveau territorial, les fermiers documentés au niveau génomique dans ces régions démontrent des flux de gènes très mineurs avec les groupes de chasseurs-cueilleurs locaux. Cette faible contribution génétique des groupes autochtones est plus particulièrement visible au sein des groupes LBK de la région Middle-Elbe-Saale et de Transdanubie (Haak *et al.*, 2015 ; Lipson *et al.*, 2017; Mathieson *et al.*, 2018).

On peut noter le cas particulier des individus de Malak Preslavets (Bulgarie), datés du milieu du VIe millénaire BCE, analysés au niveau génomique (Mathieson *et al.*, 2018). En quantifiant les proportions d'ancestralité respectivement héritée des fermiers d'Anatolie et des groupes de chasseurs-cueilleurs européens, les auteurs ont identifié une ancestralité génétique mésolithique d'Europe occidentale et orientale oscillant entre 14 % et 23 %. Cette contribution génétique pourrait être issue de groupes à composante mésolithique originaires des Balkans, comme ceux des portes de Fer, dont la variabilité génétique est intermédiaire entre celles des groupes chasseurs-cueilleurs de l'ouest (WHG) et de l'est (EHG) de l'Europe. Les auteurs évoquent qu'à la fin du Mésolithique et au début de la diffusion du Néolithique, une concentration plus importante des groupes chasseurs-cueilleurs se retrouvait le long des côtes et autour des vallées fluviatiles comme celle du Danube, connectant le site de Malak Preslavets avec les portes de Fer. La densité des populations chasseurs-cueilleurs a potentiellement ainsi un rôle à jouer dans l'intensité des phénomènes de métissages avec les populations néolithiques (Mathieson *et al.*, 2018).

Les données concernant les communautés d'agriculteurs des régions adriatiques et méditerranéennes liées aux complexes culturels *Impressa* et Cardial sont moins nombreuses. En effet, la caractérisation génomique des premières communautés fermières implantées dans le sud-ouest de l'Europe ne s'est développée que récemment (Antonio *et al.*, 2019 ; Lipson *et al.*, 2017 ; Valdiosera *et al.*, 2018 ; Olalde *et al.*, 2019 ; Villalba-Mouco *et al.*, 2019 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Brunel *et al.*, 2020).

Concernant la péninsule italique, l'introduction du mode de vie pastoral et la dispersion du complexe de l'Impresso-Cardial sont documentés au niveau génomique pour la région centre (Ripabianca di Monterado) et sud (Grotta de Continenza), comprenant quatre individus mésolithiques à Continenza (10 000 - 7 000 cal BCE) et 11 individus associés à des contextes néolithiques datés entre 6 000 et 5 000 cal BCE (Antonio *et al.*, 2019).

De la même manière que les premières populations fermières associées à la diffusion continentale, les individus de la péninsule italique présentent une majorité d'ancestralité génétique héritée des fermiers du nord-ouest de l'Anatolie et témoignent d'une contribution limitée des groupes mésolithiques locaux à la constitution de leur pool génétique. Cependant les analyses conduites ont montré qu'ils pourraient également porter un héritage génétique additionnel lié aux groupes fermiers iraniens de Ganj Dareh et/ou aux groupes de chasseurs-cueilleurs du Caucase (CHG). Ils pourraient ainsi descendre de populations migrantes différentes, présentant un héritage génétique plus important des groupes néolithiques iraniens et du Caucase que ce qui a jusqu'alors pu être documenté pour les premiers groupes fermiers d'Europe occidentale (Antonio *et al.*, 2019).

Récemment, des données génomiques et isotopiques ont été publiées pour 18 individus attribués au Mésolithique final et au Néolithique ancien, datés entre 6 700 et 4 700 cal BCE, provenant de la Grotta dell'Uzzo en Sicile. La stratigraphie a révélé une séquence continue entre le Mésolithique et le Néolithique ancien, ce dernier représenté par deux horizons associés à la culture *Impressa* : un premier groupe entre ~7 000 et 6 500 BCE et un second associé au groupe de Stentinello entre ~6 700 et 6 200 BCE.

Au niveau génétique, les individus associés à ces deux horizons *Impressa* présentent de plus fortes affinités avec les premiers fermiers des Balkans et de Grèce qu'avec les premiers fermiers de Méditerranée occidentale et portent un héritage génétique mésolithique local limité.

La confrontation des données génétiques et des données isotopiques du carbone et de l'azote a également permis de détecter de possibles interactions biologiques et culturelles entre les groupes chasseurs-cueilleurs et fermiers (Yu *et al.*, 2022).

En effet, alors que l'individu UZZ88 tombe dans la variabilité génétique des groupes locaux du Mésolithique final, son profil isotopique est cohérent avec un régime alimentaire fermier basé sur des ressources terrestres et tombe dans la variabilité des individus du Néolithique ancien associés au complexe *Impressa*. À l'inverse, l'individu UZZ77, tombant dans la variabilité génétique des individus néolithiques anciens associés au complexe *Impressa*, se caractérise par un régime alimentaire chasseur-cueilleur basé sur des ressources terrestres et tombe dans la variabilité des profils isotopiques d'individus du Mésolithique ancien et final. Ainsi, l'ensemble

de ces données illustrerait des phénomènes d'interactions culturelles entre groupes fermiers et chasseurs-cueilleurs à la transition entre Mésolithique et Néolithique. Dans ce cadre, les auteurs suggèrent que l'acculturation des groupes chasseurs-cueilleurs locaux ait pu jouer un rôle plus important dans la dissémination du mode de vie agro-pastoral en Méditerranée par comparaison aux régions associées au courant continental (Yu *et al.*, 2022 ; van de Loosdrecht, 2021).
En effet, les données génomiques obtenues pour les groupes néolithiques associés au complexe impresso-cardial de la péninsule Ibérique et du territoire de la France actuelle ont illustré des degrés variables de métissage entre les premiers groupes fermiers et les populations mésolithiques au cours de la diffusion du Néolithique (Rivollat *et al.*, 2020 ; Olalde *et al.*, 2019 ; Valdiosera *et al.*, 2018 ; Villalba-Mouco *et al.*, 2019).

Les premières communautés fermières de la péninsule Ibérique portent un héritage génétique des populations de chasseurs-cueilleurs locales, qui contrairement aux groupes mésolithiques d'autres régions, sont issues d'un mélange entre le cluster génétique Villabruna et le cluster GoyetQ2 (Villaba-Mouco *et al.*, 2019). En effet, cette double composante génétique a pu être identifiée parmi les premiers fermiers néolithiques de la Cueva del Toro (Andalousie) et de la Cueva de Chaves (Catalogne).
La persistance de composante génétique magdalénienne de type GoyetQ2 est rare en dehors de la péninsule Ibérique, bien qu'elle ait été identifiée au Mésolithique en France parmi les individus de la grotte des Perrats (Charente). Ces résultats témoigneraient ainsi d'événements de métissages impliquant des groupes de chasseurs-cueilleurs locaux, porteurs de cette ancestralité au moment de l'arrivée de groupes néolithiques à partir d'environ 5 600-5 500 BCE (Olalde *et al.*, 2019 ; Villaba-Mouco *et al.*, 2019).
Jusqu'à récemment, peu de données génomiques étaient disponibles pour le territoire correspondant à la France actuelle pour préciser ces dynamiques de métissage en Méditerranée occidentale. Au niveau géographique et archéologique, la France présente une position qui est pourtant loin d'être anodine, car ce territoire se trouve au confluent des deux courants de néolithisation, le courant continental, s'étendant au-delà du Rhin vers la France autour de 5 200 cal BCE, et le courant méditerranéen qui gagne le sud-est de la côte méditerranéenne française à partir de 5 800 cal BCE.

Les premières données génomiques acquises pour les communautés néolithiques pionnières s'implantant au sein du territoire français concernent principalement deux régions, l'est de la France et le Sud-Est (Brunel *et al.*, 2020 ; Rivollat *et al.*, 2020). Les résultats publiés identifient des métissages plus importants entre groupes mésolithiques et néolithiques au niveau du sud de la France. En effet, les premiers agriculteurs de Pendimoun et des Bréguieres, datés de la seconde moitié du VIe millénaire avant notre ère, présentent des proportions particulièrement élevées d'ascendance génétique héritée des chasseurs-cueilleurs (30.8 % en moyenne) contrairement aux groupes LBK français ou d'Europe centrale (5% en moyenne). À Pendimoun, l'individu PEN001_real1 porte environ 56% de composante génétique ancestrale mésolithique, illustrant des phénomènes de métissages récents et possiblement locaux (Rivollat *et al.*, 2020, Figure 15).

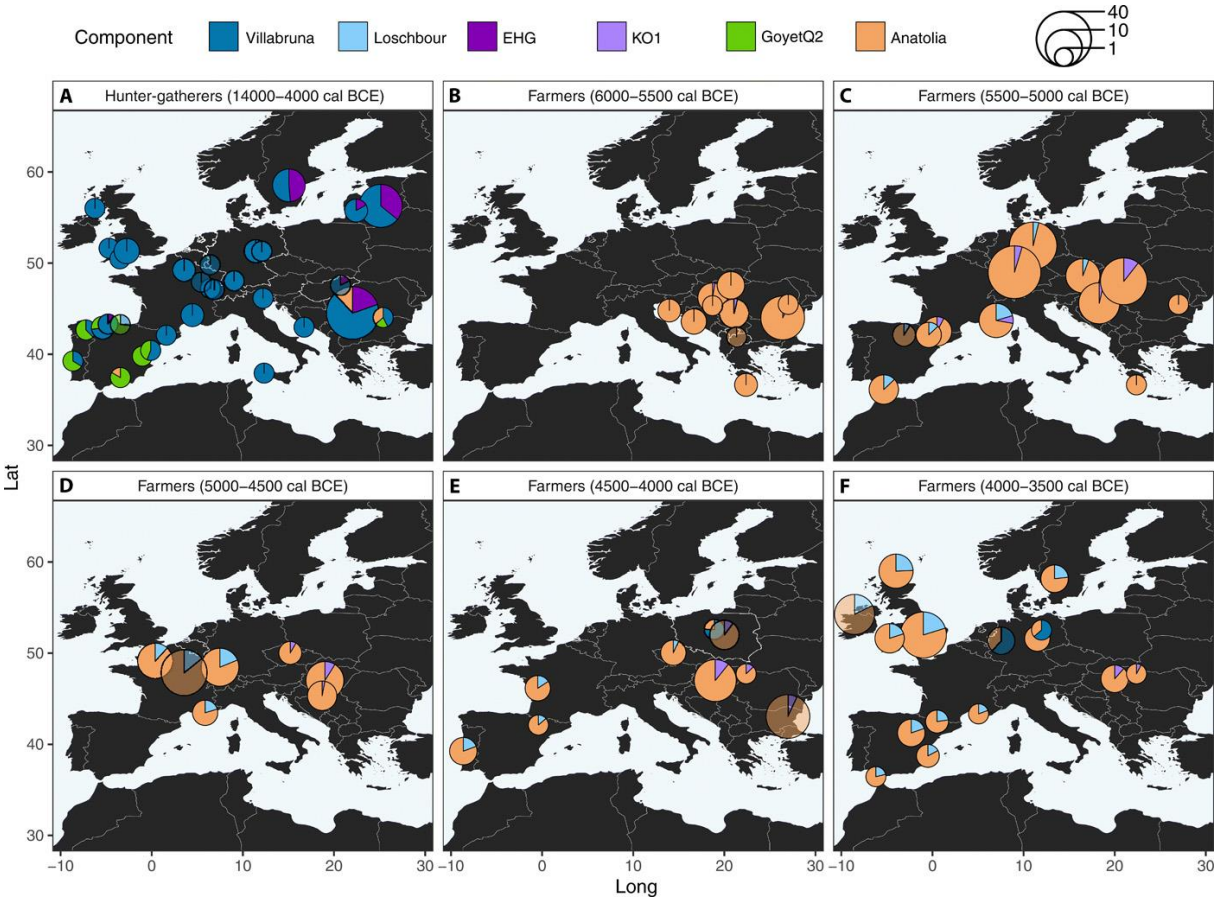


Figure 15 : Carte représentant la distribution des différentes composantes génétiques associées aux groupes chasseurs-cueilleurs et néolithiques en Europe au cours du temps. A) Proportions des composantes type Villabruna, EHG, GoyetQ2 et Anatolia_Neolithic pour les chasseurs-cueilleurs post-DMG (14 000-4 000 cal BCE) estimées via qpAdm d'après Rivollat et al., 2020. Les cinq panneaux suivants (B à F) montrent les groupes d'agriculteurs néolithiques (6 000-3 500 cal BCE) modélisés avec les composantes Anatolia_Neolithic, KO1 et Loschbour, par tranches de 500 ans. Les couleurs transparentes indiquent les individus ou les groupes pour lesquels les modèles ne sont pas accompagnés d'une P-value significative (P < 0,05) d'après Rivollat et al., 2020.

Il est par ailleurs intéressant de noter que contrairement aux premiers groupes fermiers de la péninsule Ibérique, la composante génétique magdalénienne type GoyetQ2 ne semble pas représentée au sein de l'héritage génétique chasseur-cueilleur des individus du sud-est de la France pour le moment disponibles (Rivollat *et al*., 2020).
Illustrant la grande variabilité des dynamiques populationnelles à l'échelle de l'Europe occidentale, l'ensemble de ces données renforce l'image dichotomique de deux courants de néolithisation caractérisés par des modes de migrations et d'interactions entre groupes humains vraisemblablement différents (Figure 15).
Les études à plus petite échelle représentent ainsi l'opportunité unique de documenter de façon fine et fiable les modalités d'échanges biologiques entre groupes culturellement distincts et leurs potentielles variations micro-régionales.

Dans ce cadre, la structure génétique des groupes néolithiques du territoire français, ainsi que son évolution au cours du Néolithique pose également question, et interroge notamment sur l'homogénéité biologique des communautés fermières, régionalement et diachroniquement, au regard de la géographie culturelle documentée dans le registre archéologique.

III. Dynamiques des populations au cours du Néolithique en France : approche archéogénomique

Lorsque la néolithisation atteint les confins de l'Europe occidentale, le territoire de la France actuelle joue un rôle particulier dans la diffusion et la diversification des expressions culturelles, de par sa position unique de *finis terræ* où se manifestent deux aires de néolithisation différentes (Guilaine, 2003 ; Demoule, 2010). Au Ve millénaire, le mode de vie néolithique gagne l'ensemble de la France. Parallèlement le territoire connait l'émergence d'entités présentant des faciès culturels, économiques et symboliques diversifiés.
Les faciès typologiques céramiques ont régulièrement servi à orienter le cadre de la définition d'entités culturelles, intégrant également la techno-typologie lithique, et l'évolution des pratiques sociales reflétées par exemple dans la sphère funéraire (Demoule, 2007).
À partir de V^{e} millénaire BCE, la France est un territoire connaissant une forte régionalisation, au sein duquel se découpent des unités culturelles diversifiées (Figure 16). Dans ce découpage territorial, ces unités restent toutefois perméables, et la France est traversée par de nombreux réseaux d'échanges à courtes et longues distances (Bostyn & Vaquer, 2018).

La structuration du territoire et des groupes humains qui l'ont peuplé au cours du Néolithique mobilise ainsi plusieurs facteurs, économiques, environnementaux, socioculturels et biologiques, qu'il s'agit de considérer afin de mener une approche intégrée entre entités culturelles et biologiques et une étude des dynamiques des groupes néolithiques.

III.1. Un bref aperçu de la géographie culturelle des groupes néolithiques de la France

Le début du Ve millénaire BCE se caractérise en France par la consolidation des fronts de colonisation néolithiques au sein des deux sphères continentale et méditerranéenne. S'ensuit une régionalisation importante au sein de ces entités, les groupes humains, fortement mobiles, diversifient leurs territoires d'implantation (Manen & Hamon, 2018).

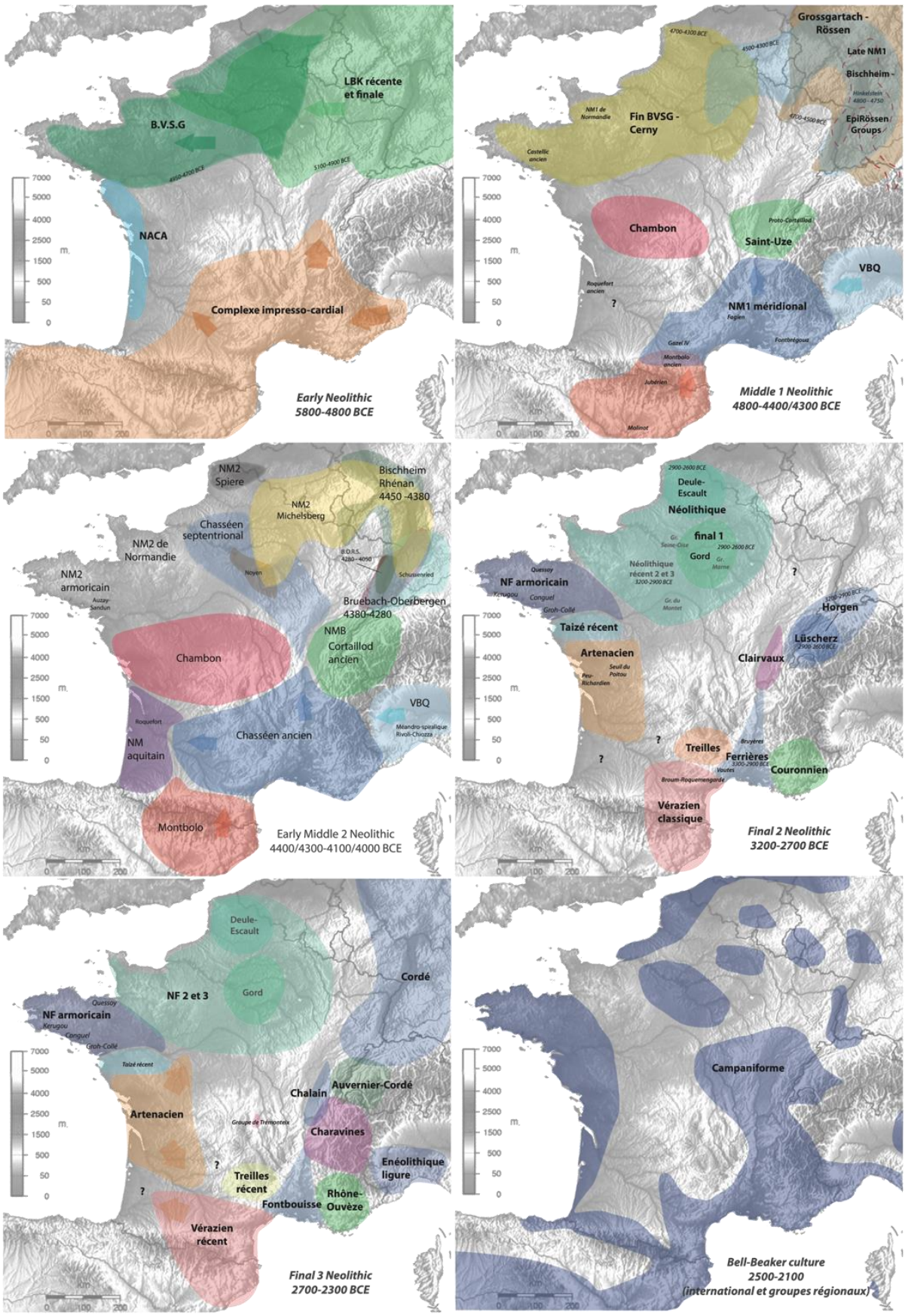


Figure 16 : Cartes représentant l'évolution des faciès culturels néolithiques en France entre 5 800 et 2 100 cal BCE (modifié d'après Brunel et al., 2020).

Entre 4 900 et 4 800 cal BCE, la néolithisation du territoire français a largement pénétré à l'intérieur des terres et les deux courants, méditerranéen avec la sphère culturelle cardiale et épicardiale et continental avec le Rubané, se rencontrent et interagissent au niveau du Bassin parisien. C'est à ce moment-là que débute généralement la chronologie du Néolithique moyen en France, bien que les bornes de chaque période varient en fonction des régions et des entités culturelles définies (Demoule, 2007). Étant donnée la grande diversité de faciès culturels néolithiques définis au sein du territoire français, nous nous concentrerons uniquement dans cette brève description sur notre région d'étude. Nous développerons ainsi succinctement les évolutions des entités culturelles rencontrées dans le sud de la France, et plus particulièrement le Languedoc, à partir de la fin du Néolithique ancien, c'est-à-dire entre le début du Ve millénaire et la seconde moitié du IIIe millénaire (Figure 16).

Dans le sud de la France, la transition entre le Néolithique ancien et le Néolithique moyen a longtemps fait l'objet de débats, entourant l'émergence et la définition même du complexe culturel chasséen. La périodisation et la révision de la définition de cette entité culturelle particulièrement extensive sur le territoire français ont été amorcées par J. Vaquer et A. Beeching à partir des années 1990 (Vaquer, 1990, 1991 ; Beeching, 1995, 2003). Cette entité trouve ses prémices à partir de 4 800 BCE, avec l'influence de la culture des « vases à bouche carrée » (VBQ) dans l'aire liguro-provençale (Binder *et al.*, 2008, Figure 16). Cette phase ancienne présente plusieurs appellations (Néolithique moyen I, Pré-Chasséen, Proto-Chasséen). La formation du Chasséen est généralement placée dans la seconde moitié du Ve millénaire, à partir de la Ligurie Provençale et connait à partir de là une extension territoriale très vaste, couvrant le midi de la France, se diffusant à travers les Alpes et les Pyrénées et vers le nord de la France avec le Chasséen septentrional à la toute fin du Ve millénaire (Gernigon, 2012).

Loin d'être uniforme, cette entité évolue en plusieurs faciès, comptant notamment le Chasséen méridional à partir de 4 000 cal BCE. Ce faciès présente des affinités avec d'autres entités culturelles limitrophes comme le Montbolo et également avec les groupes périphériques des « sepulcres de fossa » en Catalogne, le Cortaillod en Suisse et la culture de Lagozza au nord de l'Italie (Figure 16). Dans l'aire chasséenne, le Néolithique moyen est caractérisé par une densification des réseaux d'échanges, notamment de matières premières lithiques incluant par exemple le transport et la diffusion d'obsidienne et de silex bédoulien (Bostyn & Vaquer, 2018). L'économie agro-pastorale entre également dans une phase de consolidation importante, avec une augmentation du pastoralisme (Vigne, 2007). Dans ce cadre, les structures d'habitat

chasséennes se manifestent à la fois sous la forme d'habitats ouverts, incluant des structures en fosses et des foyers à empierrement, mis en relation avec le développement de rassemblements collectifs, mais également sous la forme d'enceintes, parfois monumentales, structurant le territoire (Aubry *et al.*, 2016 ; Giligny & Sénépart, 2018 ; Pons & Gandelin , 2018).

À partir de 3500, l'entité chasséenne fait place à un morcellement culturel avec le développement d'une mosaïque de groupes au sein d'unités territoriales plus restreintes (Figure 16 et 17). L'introduction progressive d'objets en métal dans le sud de la France à partir du milieu du IVe millénaire, puis au IIIe millénaire le développement de centres de production de métal et de districts miniers, sont mis en relation avec une augmentation de la hiérarchisation des sociétés humaines. Les réseaux d'échanges régionaux se densifient et intègrent les productions métalliques. Dans le sud de la France, cette période est marquée par la diversification des architectures mégalithiques et une généralisation de la pratique des sépultures collectives à partir du milieu du IVe millénaire.

À la fin du IVe millénaire, le Languedoc constitue un espace où se matérialisent plusieurs faciès culturels, avec notamment les influences des groupes véraziens, des Treilles et Ferrières (Figure 17). Les habitats présentent des expressions diversifiées, répondant souvent aux contraintes de l'environnement d'implantation des groupes humains, privilégiant toutefois les occupations ouvertes aux grottes et abris-sous-roche qui sont plutôt exploités à des fins funéraires. Entre la fin du IVe millénaire et le milieu du IIIe millénaire, le sud de la France est marqué par le rayonnement des entités culturelles de Fontbouisse dans les régions méditerranéennes et d'Artenac sur la façade atlantique. Le IIIe millénaire coïncide également avec une profonde transformation des contours culturels de ces petites entités morcelant l'Europe occidentale à la fin du Néolithique et avec l'expansion du phénomène campaniforme (Lemercier, 2018).

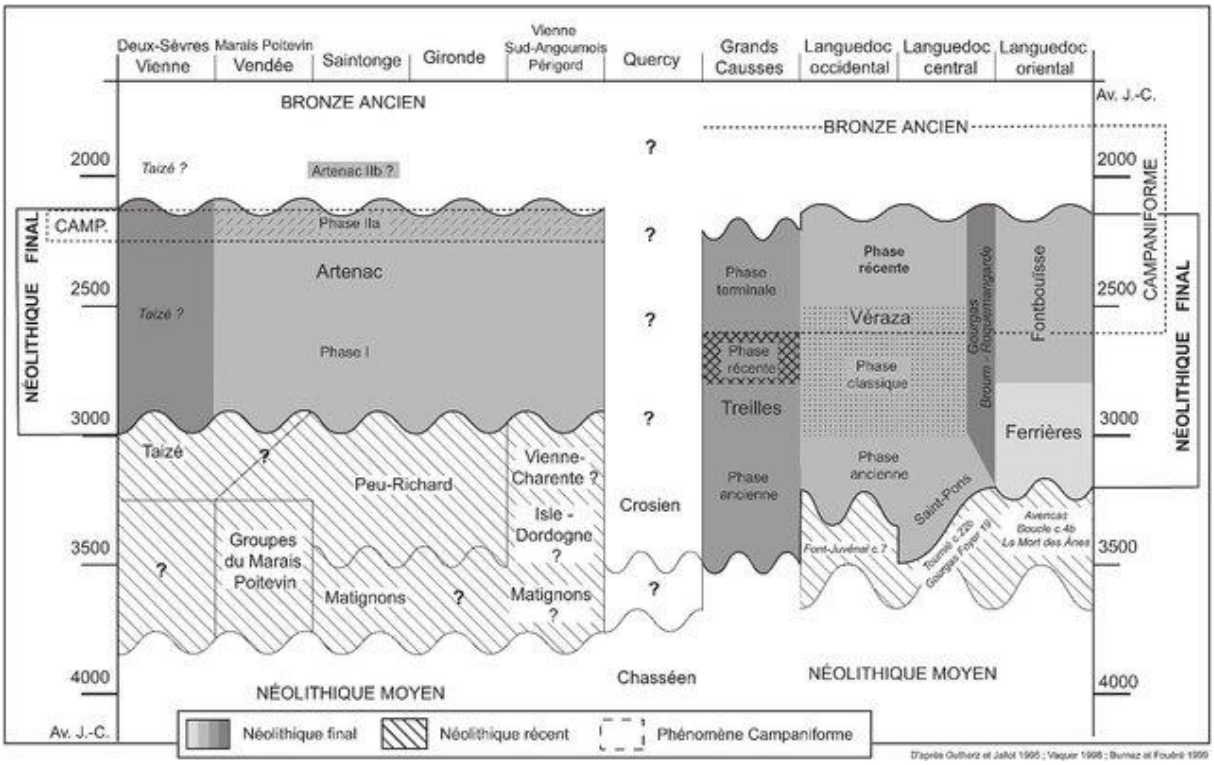


Figure 17 : Récapitulatif chronologique des faciès culturels du Néolithique récent et final dans la moitié sud de la France (d'après Gernigon et al., 2008 ; DAO L. Vergnaud).

III..2. Dynamiques populationnelles des groupes néolithiques. La France dans le paysage européen : apports de la paléogénomique et problématiques actuelles

Entre 6 000 et 2 200 cal BCE, les groupes néolithiques peuplant le territoire de la France actuelle sont documentés par 117 génomes, publiés très récemment entre 2018 et 2022 (Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Patterson *et al.*, 2022). À l'aube de la caractérisation génomique des groupes français, cette documentation est inégalement répartie entre les régions, les périodes et les entités culturelles définies archéologiquement. La très large majorité des données génomiques concerne la moitié nord de la France et plus particulièrement la région Grand Est et le Bassin parisien, auxquelles s'ajoutent quelques données provenant du Massif armoricain (N = 91, 5 200-2 200 BCE).

Concernant la France méridionale au sens large, c'est-à-dire de l'Atlantique aux Alpes, avec un total de 25 génomes, la documentation est plutôt concentrée autour de la côte est de la Méditerranée. Les groupes associés au complexe Impresso-Cardial sont ainsi représentés par huit individus de l'Aven des Bréguières et de Pendimoun qui illustrent les seules données disponibles pour les groupes du sud de la France du Néolithique Ancien (Alpes-Maritimes, 5 500-4 600 cal BCE, Rivollat *et al.*, 2020). À partir de 4 800 cal BCE, le Néolithique moyen

est représenté dans la région par un total de six génomes : trois individus à Clos de Roque appartiennent à la phase ancienne du Néolithique moyen ou Néolithique moyen 1, datés entre 4 800 et 4 500 cal BCE (Olalde *et al.*, 2018), tandis que trois individus au Crès et au Pirou sont attribués au Chasséen ancien, datés entre 4 500 et 4 200 cal BCE (Brunel *et al.*, 2020). La période suivante, comprenant le Chasséen récent et la transition avec le Néolithique récent puis le Néolithique final, n'est pas documentée, tandis que le Néolithique final entre 3 200 et 2 200 BCE a fait l'objet d'une documentation plus abondante récemment, concernant les groupes associés au Ferrière et au Verazien dans le Languedoc ainsi qu'au Campaniforme dans l'Aude et à Forcalquier (N=13 ; Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021).

Dans ce cadre, peu d'études abordent la structure génétique de ces groupes régionalement et diachroniquement, et les dynamiques entre groupes humains associés à différents complexes culturels et aires territoriales. En effet, la caractérisation génétique de ces groupes a plutôt été abordée à l'échelle macro-régionale, afin d'incorporer les groupes français dans le paysage génétique ouest européen (Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021). L'analyse de marqueurs autosomaux associés à des traits phénotypiques, au niveau physique ou physiologique, et leur implication dans les processus de sélections associés aux nouvelles trajectoires environnementales et culturelles des groupes néolithiques constituent également un autre pan de cette documentation (Mathieson *et al.*, 2015 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021).

À partir de la seconde moitié du Ve millénaire, alors que l'économie agro-pastorale et le mode de vie néolithique sont solidement ancrés dans les sociétés européennes, une augmentation de la part d'ancestralité génétique mésolithique a été observée dans les groupes fermiers (Brandt *et al.* 2013; Haak *et al.* 2015; Lipson *et al.* 2017; Olalde *et al.* 2019 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Rivollat *et al.* 2020 ; Immel *et al.* 2021 ; Seguin-Orlando *et al.* 2021). Cette « résurgence » de la composante génétique mésolithique a initialement été identifiée en proportions importantes (entre 40 et 50 %) parmi des individus présentant un mode de subsistance fermier sur le site de Blätterhöhle à l'ouest de l'Allemagne (Bollongino *et al.*, 2013 ; Lipson *et al.*, 2017). En l'absence de groupes « mésolithiques » identifiés archéologiquement à ces périodes, cette résurgence d'ancestralité génétique interroge sur les dynamiques d'interactions entre groupes humains et les processus d'acculturation en jeu au moment de l'implantation du mode de vie agro-pastoral en Europe occidentale. La persistance de groupes génétiquement isolés au cours du Ve et du IVe millénaire, dans des régions échappant à la documentation archéologique, conservant ou non un mode de vie chasseur-cueilleur, a ainsi été proposée (Gronenborn, 2014).

Au sein de la grotte de Blätterhöhle, l'étude combinée des données isotopiques et génétiques a par exemple mis en évidence la présence d'un individu daté entre 4 038 et 3 532 cal BCE, présentant un régime alimentaire de type chasseur-cueilleur-pêcheur, ainsi que 73 % d'ancestralité génétique mésolithique (Bollongino *et al.*, 2013 ; Lipson *et al.*, 2017). Si les datations radiocarbone sont débattues par certains spécialistes, ces données témoigneraient ainsi de la persistance tardive de groupes pouvant présenter des modes de subsistances différents, qui par ailleurs pendant plusieurs millénaires échangent très peu génétiquement. D'autre part, il est possible d'envisager que les processus d'acculturation des groupes de chasseurs-cueilleurs au mode de vie agro-pastoral ne soient pas toujours accompagnés d'échanges et d'interactions au niveau biologique avec les communautés néolithiques. Si de tels groupes sont pour le moment difficiles à identifier dans le registre archéologique actuel, ce genre de scénario pourrait ainsi expliquer la résurgence de cette composante génétique mésolithique en proportion très importante, diluée tardivement dans un pool génétique dérivant majoritairement de l'ancestralité héritée des premières communautés fermières.

Entre le Ve millénaire et la fin du IVe millénaire, une augmentation de la composante mésolithique semble en effet se matérialiser dans les groupes néolithiques en proportions plus ou moins importantes et en différents points d'Europe (Figure 18). Des individus porteurs d'une importante part d'héritage génétique WHG (50.6 - 63.3%) ont ainsi récemment été identifiés dans le bassin Parisien entre 3 300 et 3 100 BCE au sein de la sépulture collective de Mont-Aimé (Seguin-Orlando *et al.*, 2021). Les individus porteurs de ce type d'héritage génétique actuellement identifiés dans le registre paléogénomique constituent pour le moment des cas isolés, aucune communauté présentant à l'échelle du groupe un héritage génétique de type WHG dominant n'ayant pu être identifiée jusqu'à présent.

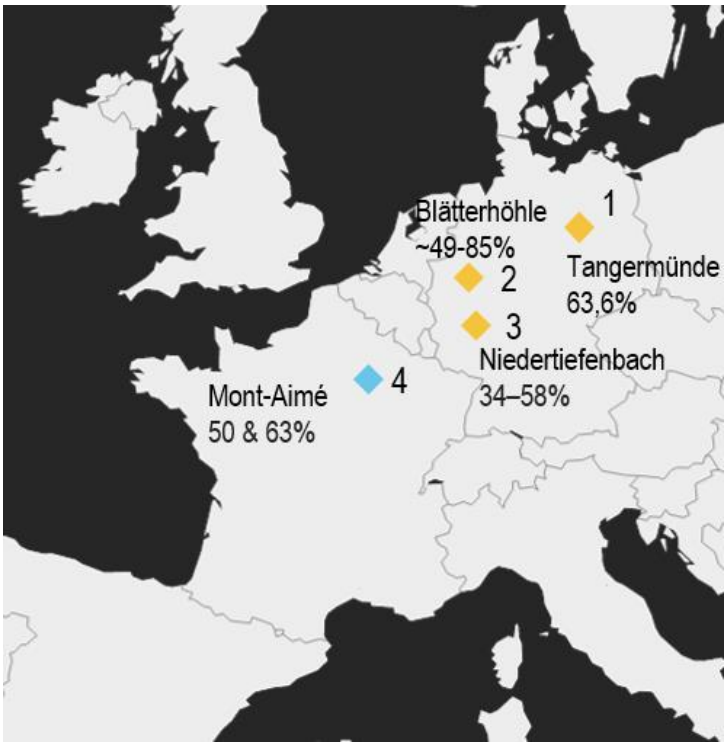


Figure 18 : Répartition des individus portant de fortes proportions d'héritage génétique mésolithique entre 4 000 et 3 200 BCE en Europe occidentale 1) Tangermünde (Rivollat et al., 2020) ; 2) Blätterhöle (Lipson et al., 2017) ; 3) Niedertiefenbach (Immel et al., 2021) ; 4) Mont-Aimé (Seguin-Orlando et al., 2021).

Le début du IIIe millénaire coïncide avec une période de transformations majeures perceptibles tant dans le paysage culturel que génétique des groupes protohistoriques européens. En effet, cette période est marquée par l'expansion de groupes nomades issus des steppes ponto-caspienne vers l'ouest (Haak *et al.*, 2015). L'expansion de ces groupes entraîne la diffusion depuis ces régions vers l'Europe centrale d'une nouvelle composante génétique, liée à l'ancestralité des populations de steppes d'Europe orientale, souvent dénommée dans la littérature « composante des steppes » ou composante « yamnaya » (*steppe-related ancestry / Yamnaya-related ancestry*). Ces mouvements de populations sont concomitants avec d'importantes transformations culturelles alors que le Néolithique français s'achève pour laisser place à l'Âge du Bronze.

Chapitre 3 - Du Néolithique à l'Âge du Bronze en Europe occidentale : confrontation des données archéologiques et génétiques

La transition entre le Néolithique final et l'Âge du Bronze, au IIIe millénaire, est une phase clé, s'accompagnant de profonds changements sociaux.

La recherche concernant les groupes humains peuplant l'Europe au cours du IIIe millénaire a été ponctuée par de nombreux débats discutant ces transformations culturelles et leur articulation avec la notion de mouvement migratoire. L'idée d'une migration massive entre le IVe et le IIIe millénaire entraînant en Europe la dispersion des langues indo-européennes a ainsi été largement débattue, tant au niveau des populations impliquées dans ces processus que de l'intensité et des caractéristiques des interactions entre groupes (Haak *et al.*, 2015 ; Allentoft *et al.*, 2015 ; Kristiansen *et al.*, 2017 ; Furholt, 2018, 2019 & 2020 ; Heyd, 2017 & 2021 ; Guilaine, 2018c & 2019).

Au cœur de cette discussion, la très large répartition géographique d'associations de mobilier et de pratiques soulève de nombreuses questions, notamment en lien avec trois entités ou complexes culturels, les groupes liés à la culture Yamnaya, les groupes liés à la culture de la céramique cordée et les populations liées à la culture Campaniforme (Figure 19).

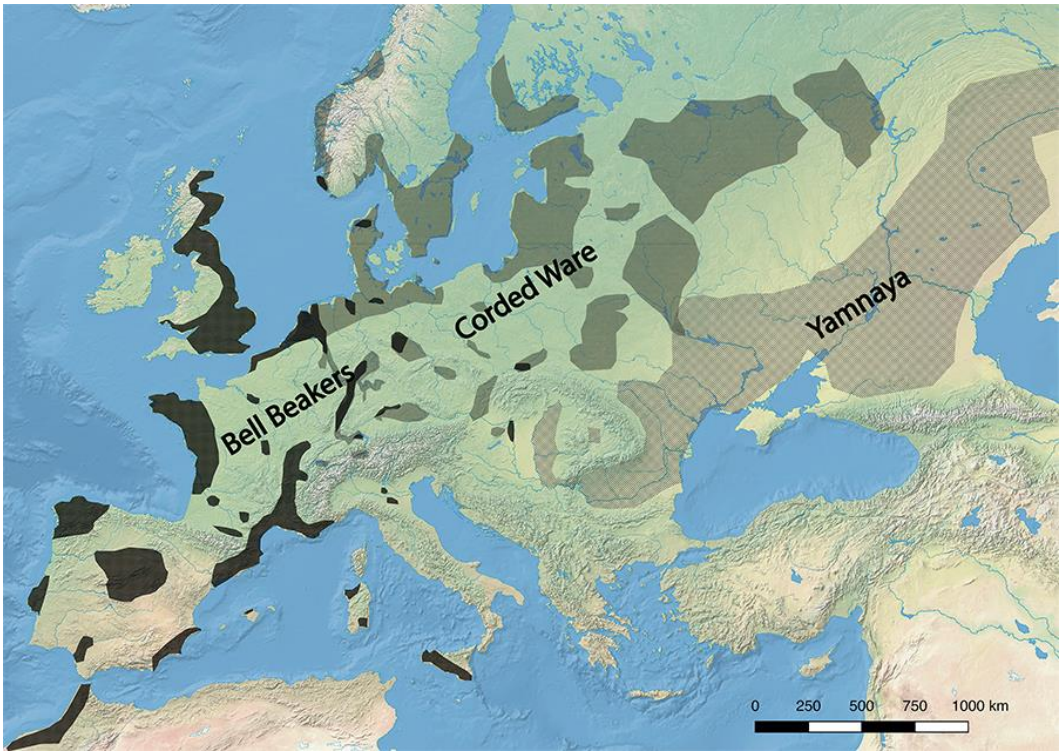


Figure 19 : Carte représentant la répartition des trois entités culturelles en Europe au IIIe millénaire avant notre ère (d'après Furholt, 2020).

I. Mouvements populationnels entre le IVe et le IIIe millénaire en Europe occidentale : récits archéogénomiques

La formation de la culture Yamna ou Yamnaya est placée à la fin du IVe millénaire BCE au sein des steppes ponto-caspienne. Les Yamnaya sont définis principalement par une combinaison de pratiques funéraires, mettant en œuvre des tombes en fosses de forme ovale ou rectangulaire accueillant des sépultures individuelles où le défunt est installé en position contractée sur le côté et parfois accompagné d'ocre et de certains éléments mobiliers (Heyd *et al.*, 2021). Ces groupes humains développent une économie basée sur le pastoralisme nomade, exploitant l'environnement steppique au cours de déplacements saisonniers avec les troupeaux (Shishlina, 2008). Ces populations connaissent une expansion démographique à la fin du IVe millénaire, et depuis les plaines steppiques longeant les côtes de la mer Noire, des groupes associés à cette culture se déplacent vers le nord-ouest, le long des vallées du Prut et du Dniestr et se dispersent vers la Bulgarie, la Roumanie et la Hongrie (Kaiser & Winger, 2015 ; Kristiansen *et al.*, 2017). L'expansion des groupes Yamnaya vers l'ouest est mise en relation avec l'établissement d'un modèle socio-économique basé sur le développement de la roue et de la charrue (*Wheel and Wagon model*), en association avec des transformations du contexte climatique et écologique, incluant notamment une baisse des précipitations et une aridité accrue de l'environnement steppique (Heyd, 2021). L'exploitation de cet environnement est également marquée par la mise en place de monuments funéraires caractéristiques, sous la forme de tumulus abritant les tombes en fosses individuelles. La répartition de ce type de sépulture s'étend ensuite sur une vaste zone géographique partant des steppes d'Europe orientale entre les Carpates et le sud de l'Oural et trouvant des résonnances vers le sud des régions steppiques en Thraces, en Turquie, en Serbie, et en Albanie (Bourgeois, 2013 ; Heyd *et al.*, 2021).

Les groupes humains des steppes pontiques associés aux cultures Yamnaya présentent une diversité génétique héritée des groupes de chasseurs-cueilleurs du Caucase (CHG) et de l'ancestralité néolithique iranienne (Haak *et al.*, 2015 ; Jones *et al.* 2017; Narasimhan *et al.* 2019; Wang *et al.* 2019). Le développement de la culture cordée (*Corded Ware Culture*, CWC) émerge à partir de 2 900-2 800 BCE. Elle est définie principalement sur la base d'éléments céramiques décorés d'impressions réalisées aux cordons. La culture cordée présente une vaste étendue géographique depuis le sud de l'Europe centrale, s'étendant à l'est jusqu'à la Volga jusqu'au Rhin à l'ouest ainsi qu'à la Baltique au nord. Ce fond culturel s'exprime ainsi dans une grande diversité de sociétés et présente une certaine variabilité régionale (Furholt, 2019 & 2021). Les populations associées à la culture cordée partagent de nombreux attributs culturels

et économiques avec les populations des steppes ponto-caspiennes (Figure 20). Les pratiques funéraires documentées pour ces groupes incluent notamment l'utilisation de monts/tumulus, une individualisation des sépultures, une orientation ainsi qu'un positionnement standardisé des défunts représentant des traits communs avec les pratiques sépulcrales identifiées chez les Yamnaya. Certains traits culturels des groupes cordés semblent toutefois se détacher de la variabilité des pratiques yamnaya, notamment en ce qui concerne la différenciation funéraire liée au sexe et certains éléments du mobilier funéraire (vases à boire, éléments d'armement chez les individus masculins (Figure 20) (Furholt, 2019 ; Heyd, 2021).

L'émergence des groupes cordés a ainsi été parfois décrite comme le résultat d'une hybridation entre le modèle socio-économique des populations migrantes liées à la culture Yamnaya et le substrat néolithique final local comme les cultures des amphores globulaires en Pologne ou des vases à entonnoir en Scandinavie (Kristiansen *et al.*, 2017).

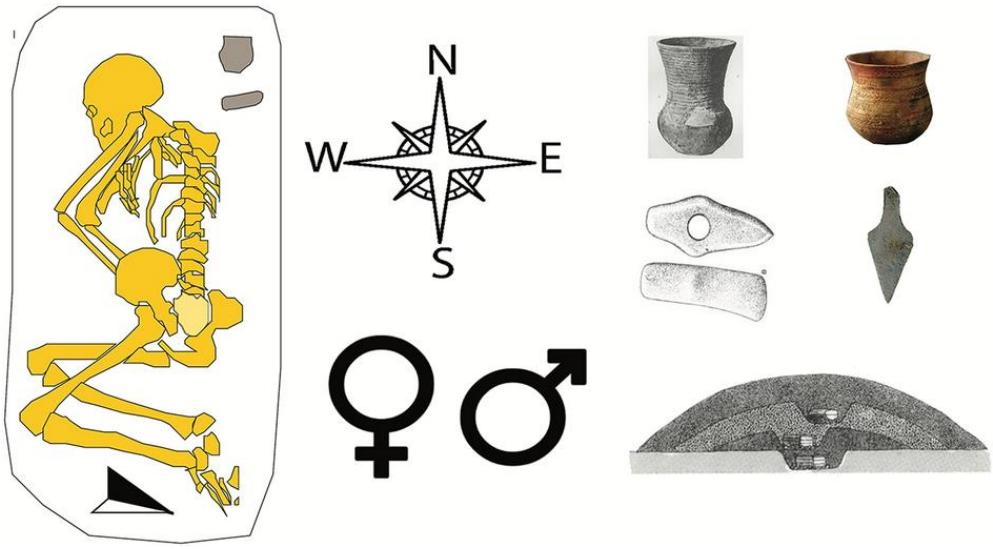


Figure 20 : Principaux éléments participants aux caractéristiques des nouveaux faciès culturels à sépultures individuelles du IIIe millénaire en Europe, individualisation des sépultures, sépultures individuelles en position contractée en lien avec un tumulus funéraire ; prépondérance des éléments renvoyant à l'image du guerrier, différenciation sexuelle des sépultures illustrée notamment par l'orientation des corps dans les tombes ; céramique liée à la consommation de boissons prenant différentes formes : céramique cordée, campaniforme, coupes Âge du Bronze (Furholt, 2019 & 2021).

Un modèle de filiation entre les groupes des steppes ponto-caspiennes et les groupes humains associés à la culture cordée avait été proposé sur la base de la diversité génétique mitochondriale observée chez 364 individus de la région Mittelelbe-Saale (Saxe-Anhalt, Allemagne) répartis entre le Néolithique ancien et le début de l'Âge du Bronze par G. Brandt en 2013 (Brandt *et al.*, 2013).

À partir de 2015, l'essor des analyses paléogénomiques a permis d'approfondir ces questions et de préciser les modèles de dynamiques démographiques et migratoires entre la fin du Néolithique et l'Âge du Bronze.

En effet, la dispersion des groupes nomades des steppes vers l'Europe centrale a entraîné une importante transformation du pool génétique en Europe, visible par exemple au niveau des fréquences des haplogroupes du chromosome Y, avec une augmentation drastique de la fréquence des haplogroupes R1a et R1b dans les populations d'Europe centrale, puis occidentale au cours du IIIe millénaire (Brandt *et al.*, 2013 ; Allentoft *et al.* 2015; Haak *et al.* 2015; Olalde *et al.* 2018, 2019; Papac *et al.* 2021; Villalba-Mouco *et al.* 2021).

Les études menées au niveau génomique par les équipes de W. Haak et M. Allentoft en 2015, portant sur des individus d'Eurasie datés entre 6 000 et 1 000 BCE, ont en effet mis en évidence un renouvellement du pool génétique au tournant entre le IVe et le IIIe millénaire. En effet, à cette période une nouvelle ancestralité génétique, auparavant absente de la diversité génétique des populations d'Europe centrale et occidentale, se diffuse à partir de 3 000 cal BCE et prend progressivement le pas sur l'ancestralité génétique héritée des groupes néolithiques précédents (Haak *et al.*, 2015 ; Allentoft *et al.*, 2015).

Ceci est notamment visible en projetant la variabilité génétique des individus anciens analysés, par rapport à la variabilité des populations eurasiatiques modernes. Ceci permet dans un premier temps d'explorer la diversité génétique des groupes humains anciens et d'observer des patterns de proximité génétique entre individus et entre groupes chronologiques et culturels, identifiant ainsi une évolution de la variabilité génétique au cours du Néolithique en Europe. Entre 5 800 et 3 000 BCE environ, les groupes humains d'Europe centrale et occidentale (Figure 21, zone orange) présentent une variabilité génétique intermédiaire entre les groupes WHG (zone bleue) et les fermiers d'Anatolie. À partir de la fin du IVe millénaire, cette diversité génétique évolue considérablement, ce qui est illustré par un déplacement des données sur la composante 2 de l'ACP (PC2), avec le rapprochement des individus appartenant aux groupes cordés (CWC), aux groupes du Néolithique final et du Bronze ancien (zone violette) vers les individus appartenant aux groupes nomades des steppes, les Yamnaya (zone verte) et les chasseurs-cueilleurs d'Europe de l'Est (EHG) (Haak *et al.*, 2015, Figure 21).

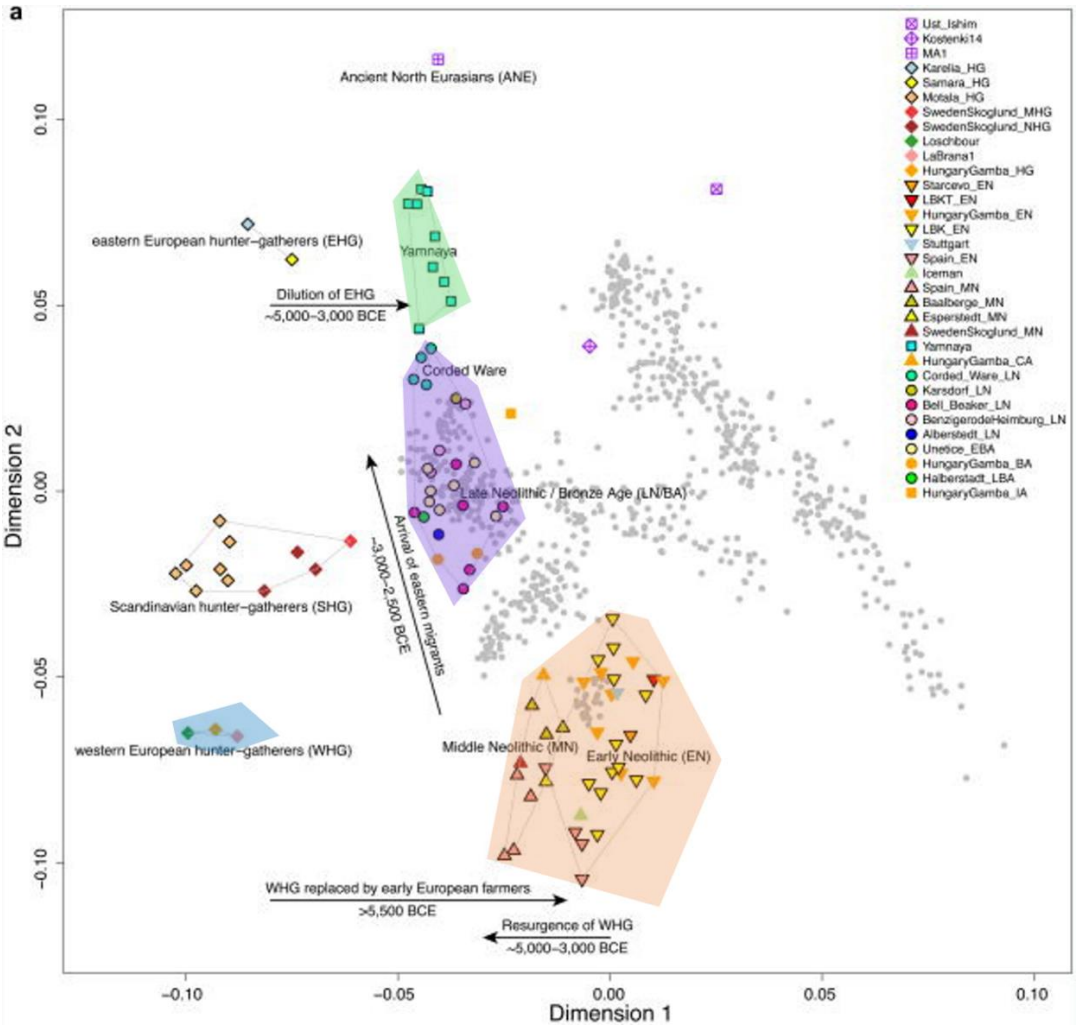


Figure 21 : ACP présentant les affinités génomiques entre individus appartenant à différents groupes chronologiques et culturels, entre le Mésolithique et l'Âge du Bronze (Modifié d'après Haak et al., 2015).

Plusieurs analyses ont permis de caractériser et quantifier cet héritage génétique au sein des groupes européens datés de la fin du Néolithique à l'Âge du Bronze. Cette proximité génétique vis-à-vis des groupes Yamnaya est particulièrement marquée chez les individus associés à la culture Cordé, qui présentent les plus fortes proportions d'ancestralité de type Yamnaya, et ce dès 2 900 BCE (Haak *et al.*, 2015 ; Juras *et al.* 2018 ; Linderholm *et al.*, 2020 ; Saag *et al.*, 2021 ; Papac *et al.*, 2021 ; Egfjord *et al.*, 2021).

Ces résultats suggèrent que cette transformation du pool génétique européen s'est produite de manière relativement brusque, ce qui a été mis en relation avec un déplacement important de populations et donc des migrations à large échelle plutôt que des flux de gènes progressifs et continus entre les groupes nomades des steppes d'Europe de l'Est et les populations néolithiques d'Europe centrale (Haak *et al.*, 2015).

Avec l'accumulation des données paléogénomiques concernant différentes régions et aires chrono-culturelles, le modèle d'une migration massive et unidirectionnelle de l'est vers l'ouest a été remis en question, et dans ce cadre, l'intensité, la direction, de même que les populations directement impliquées dans ces flux migratoires ont été régulièrement interrogées par les archéologues et les paléogénéticiens.

Les groupes humains des steppes pontiques associés à la culture Yamnaya sont actuellement le meilleur proxy pour documenter cette nouvelle ancestralité génétique, même si on ne peut exclure qu'une autre population très proche génétiquement des Yamnaya et n'étant actuellement pas ou peu documentée du point de vue génétique, soit également impliquée dans ces mouvements migratoires. La majorité des individus yamnaya séquencés à ce jour portent en effet l'haplogroupe du chromosome Y R1b-Z2103, alors que cet haplogroupe spécifique présente seulement deux occurrences au sein des groupes cordés, qui portent majoritairement des haplogroupes R1b-L51, R1b-U106, R1a-M417 et R1a-Z282 (Haak *et al.*, 2015 ; Allentoft *et al.*, 2015 ; Jones *et al.*, 2017 ; Malmström *et al.*, 2019 ; Fernandes *et al.*, 2018 ; Mathieson *et al.*, 2015 & 2018 ; Mittnik *et al.*, 2019 ; Narasimhan *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2019 ; Linderholm *et al.*, 2020 ; Papac *et al.*, 2021 ; Saag *et al.*, 2017 & 2021 ; Heyd, 2021, Figure 22). Ces données suggèrent donc que d'autres groupes que les Yamnaya aient pu être à l'origine de la diffusion de cette ancestralité génétique steppique. Récemment, M. Furholt a ainsi soulevé l'hypothèse qu'au sein des régions des steppes d'Europe de l'Est, les sépultures yamnaya aient été réservées à certaines lignées tandis que les groupes migrants originaires de ces mêmes régions appartiendraient à des lignages différents (Furholt, 2021). Un tel scénario, bien que difficile à vérifier, pourrait être compatible avec la diversité actuellement observée des haplogroupes du chromosome Y et impliquerait ainsi que plusieurs groupes émanant de différentes régions des steppes ponto-caspiennes, caractérisés par des haplogroupes différents, aient pu contribuer à la formation au niveau biologique comme culturel des premiers groupes cordés en Europe de l'Est (Heyd, 2021).

La construction de scénarios articulant mouvements migratoires et transformations biologiques et culturelles a également impliqué de nombreux questionnements autour des processus d'interactions entre groupes humains.

Notamment, à la fin du IVe millénaire, la culture des amphores globulaires se développe également en Europe centrale au moment de l'expansion des groupes des steppes et il a été évoqué que ces différents fronts culturels en expansion aient pu interagir entre 3 000 et 2 800 BCE en Europe de l'Est dans un climat de tensions sociales plus ou moins importantes entraînant possiblement la formation des groupes cordés (Kristiansen *et al.*, 2017 ; Heyd, 2021).

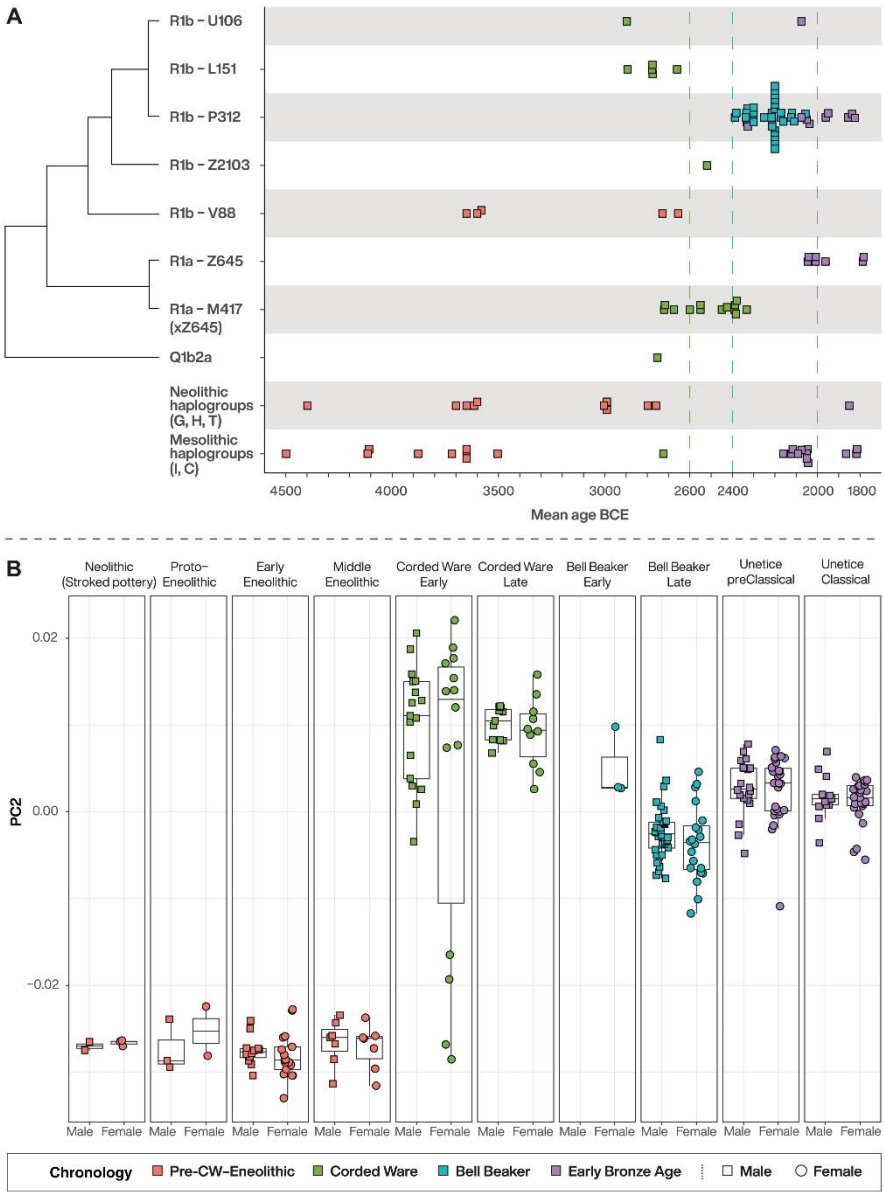


Figure 22 : Évolution temporelle de la variabilité génétique en Europe centrale entre 4 500 et 1 800 BCE A) Variations temporelles des fréquences des haplogroupes du chromosome Y chez les individus masculins. B) Variabilité génétique des individus masculins et féminins appartenant à différents groupes culturels (couleurs) selon les valeurs de l'axe PC2 sur l'ACP. (Papac et al., 2021).

Les marqueurs uniparentaux sont par ailleurs vecteurs d'éléments de discussion importants dans la transcription de ces dynamiques populationnelles et d'échanges entre les groupes humains.

Les individus masculins associés à la culture des amphores globulaires portent en très large majorité l'halogroupe I2a, dont la fréquence connait un fort déclin après 2 800 BCE en Europe centrale, alors même que les haplogroupes R1a et R1b associés à une ancestralité steppique deviennent très largement dominants.

Certaines études se sont penchées sur le rôle différentiel des hommes et des femmes dans les mécanismes biologiques et culturels aboutissant au développement des groupes associés à la culture cordée et aux groupes postérieurs en Europe centrale et occidentale au cours du IIIe millénaire. Du point de vue de l'ADN ancien, la question d'un déséquilibre migratoire entre hommes et femmes a été investiguée en 2017. En étudiant les groupes cordés et de l'Âge du Bronze d'Europe centrale, l'équipe d'A. Goldberg soulignait en effet une contribution génétique beaucoup plus importante des individus masculins porteurs de la composante steppique (Figure 23, Goldberg *et al.*, 2017).

Bien que ces résultats aient été débattus, le signal de biais sexuel a été mis en relation avec des migrations depuis les steppes pontiques impliquant des groupes composés en majorité d'hommes se métissant avec des femmes « locales » (Goldberg *et al.*, 2017 ; Lazaridis et Reich, 2017). La réévaluation de ce schéma de migrations pondérées tend à montrer qu'une contribution steppique masculine plus importante est surtout détectée au sein des groupes cordés d'Europe centrale (Scorrano *et al.*, 2021).

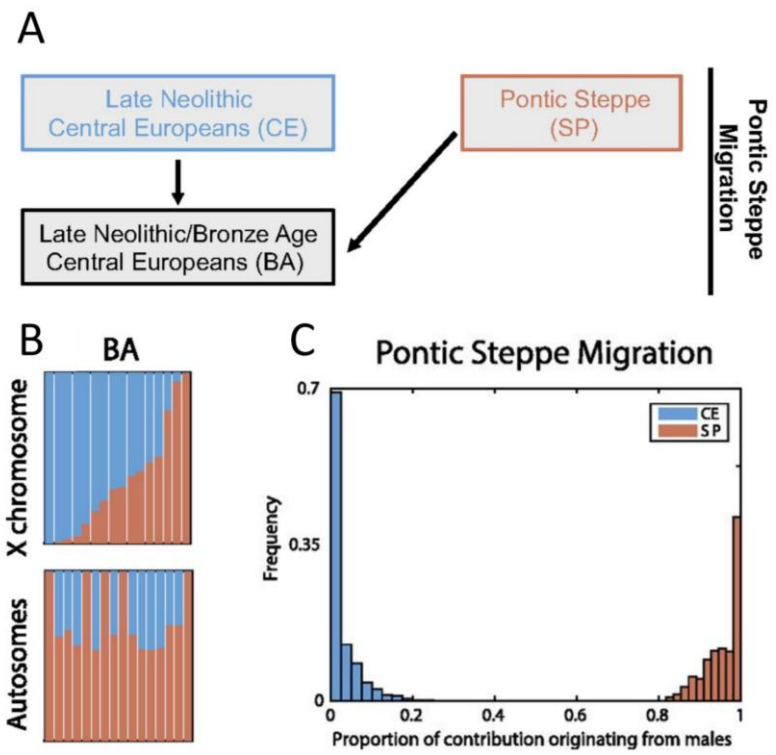


Figure 23 : Biais sexuel au cours de migrations depuis les steppes pontiques en Europe centrale mesuré dans Goldberg et al., 2017. A) Schéma théorique illustrant les métissages au cours des processus migratoires en Europe centrale. B) Comparaison des proportions de composantes génétiques héritées des groupes des steppes (orange, SP) et des groupes néolithiques d'Europe centrale précédents (bleu, CE) entre le chromosome X et les autosomes chez les individus d'Europe centrale à la fin du Néolithique et au début de l'Âge du Bronze (BA). C) Proportions de la contribution génétique masculine entre chaque population source steppique (SP, orange) et fermiers néolithiques d'Europe centrale (CE, bleu) (Figures modifiées d'après Goldberg et al., 2017).

Des études récentes ont par ailleurs montré que des individus d'ancestralité steppique féminins comme masculins ont contribué à la formation des groupes cordés de l'est, alors que plus à l'ouest, il semble que plus de métissages avec les populations locales d'ancestralité néolithique aient eu lieu (Juras *et al.*, 2018).

Les données archéologiques illustrent également que les groupes associés aux cultures Cordé et Campaniforme ont une répartition géographique et une variabilité importantes remettant en question l'uniformité des processus d'interactions biologiques et culturels.

La compilation des données archéologiques, anthropologiques et génétiques afin d'aboutir à des modèles narratifs illustrant l'émergence des sociétés européennes du IIIe millénaire est loin d'être triviale. Certains auteurs ont insisté sur l'importance de considérer la variabilité régionale des groupes humains et de leurs interactions biologiques et culturelles dans la mise en place et l'évolution de ces processus.

Ces notions trouvent par exemple une résonnance particulière dans les données génomiques récemment acquises en Suisse et dans le sud de l'Allemagne (Furtwängler *et al.*, 2020). Les analyses génétiques ont ainsi permis de détecter l'apparition de la composante des steppes à partir de 2 800-2 500 cal BCE, cependant la diffusion de cette ancestralité génétique dans le sud de l'Europe centrale semble s'être opérée selon des processus complexes d'interactions présentant une grande variabilité entre communautés.

Le croisement des registres archéologique et paléogénétique suggèrerait ainsi que les premiers groupes associés à la culture Cordé sont issus de l'interaction de plusieurs communautés et mouvements populationnels facilités par des réseaux d'échanges (Juras *et al.*, 2018 ; Wang *et al.*, 2019 ; Bourgeois & Kroon, 2017 ; Furholt, 2021).

Dans ce sens, certains auteurs comme M. Furholt appuient sur la variabilité des mouvements populationnels et de leurs répercussions du point de vue biologique et culturel au niveau local et régional. Ainsi la mobilité humaine au IIIe millénaire catalyserait l'émergence d'un système de pensée commun, illustré par les pratiques funéraires principalement, qui s'exprimerait au sein de différents groupes sociaux (Furholt, 2019 & 2021). Si la mobilité des groupes humains entre l'est et l'ouest de l'Europe a eu un impact majeur sur l'évolution du pool génétique européen, les données accumulées tant sur le plan génomique qu'archéologique tendent à nuancer l'image d'un processus migratoire uniforme et unidirectionnel.

À partir de 2 700 BCE, différents groupes régionaux associés à la culture Cordé sont établis et sont insérés dans des réseaux d'échanges depuis la Volga jusqu'au Rhin. Cette période va de pair avec l'homogénéisation des pratiques funéraires et des éléments de mobilier accompagnant les dépôts funéraires. L'ancestralité génétique héritée des populations steppiques, marquée par une prédominance des haplogroupes R1b et R1a, domine dans ces régions. L'héritage génétique néolithique persiste au contact de ces zones, à l'ouest de l'étendue de l'aire géographique cordée, autour du Rhin (Furtwängler *et al.*, 2020 ; Heyd, 2021). La mobilité des individus appartenant à différents groupes en association principalement à la céramique cordée a entraîné la diffusion de cette ancestralité génétique des steppes depuis l'Europe centrale vers différentes régions d'Europe.

À partir du milieu du IIIe millénaire, la diffusion de l'ancestralité steppique s'opère vers les régions les plus occidentales du continent européen. Plusieurs études récentes ont montré que les modalités de dispersion de cette ancestralité génétique semblent différer d'une région à l'autre (Allentoft *et al.* 2015 ; Mathieson *et al.* 2015 ; Haak *et al.* 2015 ; Olalde *et al.*, 2018 & 2019 ; Malmström *et al.* 2019 ; Linderholm *et al.* 2020 ; Brunel *et al.* 2020 ; Furtwängler *et al.*

2020 ; Papac *et al.* 2021 ; Saag *et al.* 2017 & 2021; Villalba-Mouco *et al.* 2021 ; Lazaridis *et al.* 2022 ; Patterson *et al.* 2022 ; Dulias *et al.* 2022).

À l'ouest, le Rhin constitue une région frontalière importante entre l'Europe centrale et occidentale et représente également la limite occidentale de l'expansion de l'aire culturelle cordée et délimite une zone d'interaction potentielle avec l'aire d'expansion campaniforme (Heyd, 2021).

II. Le Campaniforme : apports de l'ADN ancien et questions actuelles

La culture campaniforme fait référence à un fond culturel particulier, caractérisé par des assemblages de vases et gobelets en céramique fine au profil en S, en forme de cloche renversée, souvent décorés de motifs de bandes incisées en registres superposés (Vander Linden, 2006 ; Lemercier 2018 & 2020, Guilaine, 2019 & 2022 ; Figure 24).

Ces céramiques sont fréquemment découvertes en association avec d'autres éléments participant au fond culturel campaniforme, incluant notamment des éléments d'armement comme les poignards (en cuivre ou en silex), des équipements liés à l'archerie ainsi que des éléments de parures (boutons à perforation en v ou parures en or par exemple) (Vander Linden, 2006 ; Lemercier 2018 & 2020 ; Clément, 2020 ; Figure 24). Si ces ensembles de mobilier ont d'abord été mis en évidence au sein de contextes sépulcraux, les manifestations du Campaniforme sont loin d'être réservées à la sphère funéraire et sont désormais largement documentées en contextes domestiques (Vander Linden, 2006 ; Salanova & Martínez, 2015 ; Lemercier 2018 & 2020).

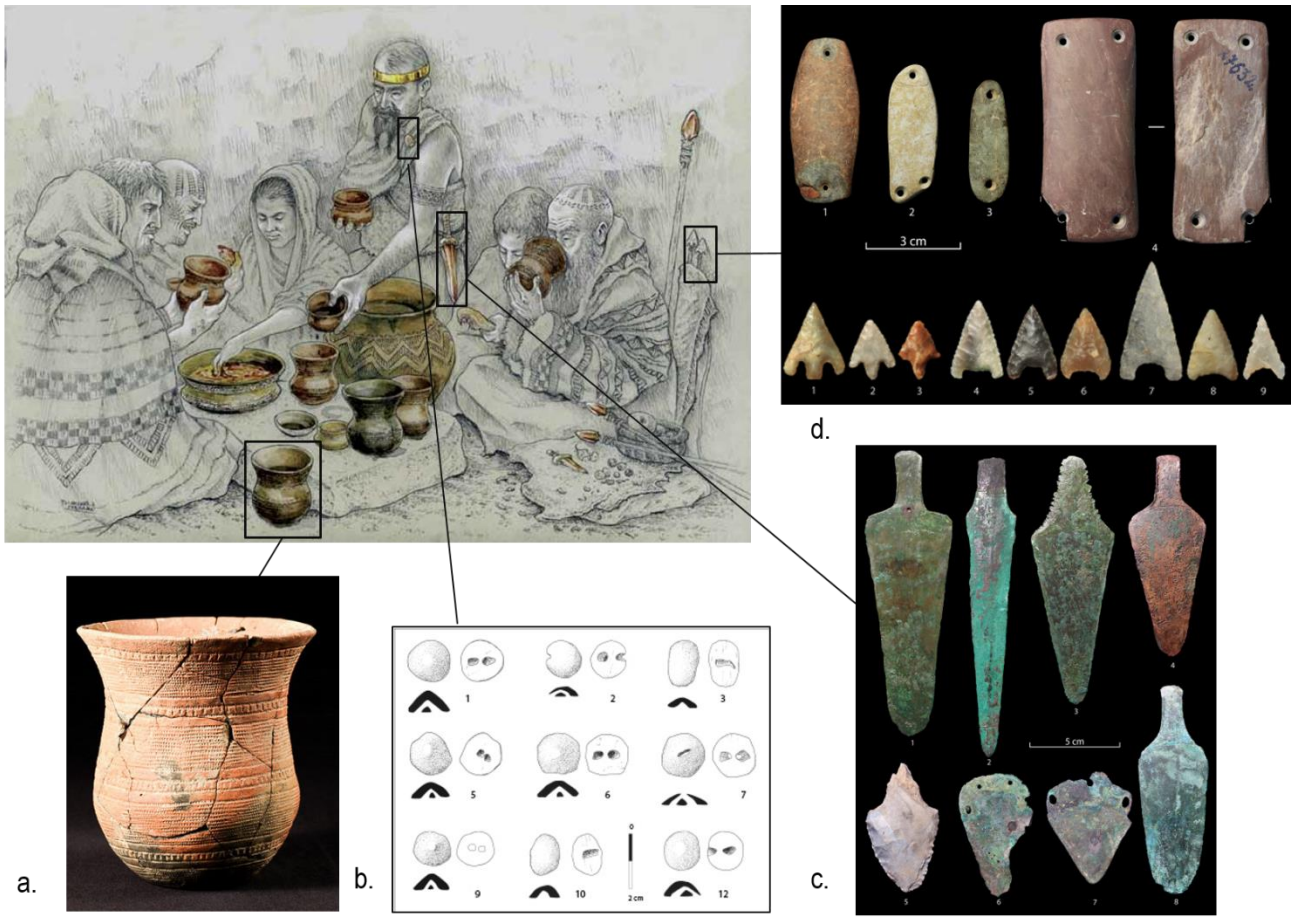


Figure 24 : Illustration d'un ensemble d'éléments caractéristiques des groupes campaniformes, vue d'artiste d'une scène de banquet (Modifié d'après Rojo-Guerra et al., 2006. Dessin de Luis Pascual).
a. Vase campaniforme provenant de Sierentz, Haut-Rhin (photo de A. Denaire) ; b. Boutons en os à perforations en « v» (d'après Lefranc et al., 2016 ; dessin P. Lefranc, Inrap) ; c. Différents types de poignards campaniformes provenant d'Europe centrale ; d. Éléments associés à la panoplie de l'archer provenant d'Europe centrale, en haut brassards d'archers en grès en galet et en schiste, en bas pointes de flèches campaniformes (c. & d. d'après Clément, 2020 ; photos de N. Clément).

Des datations radiocarbone anciennes émanent à la fois de la péninsule Ibérique et de l'Alsace autour de 2 700 BCE (Cardoso, 2014 & 2019 ; Salanova & Tchérémissinoff, 2011). Le Campaniforme s'étend sur un large territoire, son expansion est documentée du Maroc aux îles Britanniques, et couvre les régions les plus occidentales du continent européen ainsi qu'une partie de l'Europe centrale jusqu'à la Hongrie à l'est et la Scandinavie au nord, et se place au contact des groupes cordés dans ces régions (Vander Linden, 2006).

La caractérisation et la périodisation du Campaniforme en Europe occidentale a fait l'objet de nombreux travaux, répondant à l'extensivité de ce fond culturel et des éléments mobiliers lui étant associés. Parfois décrit comme une phase transitionnelle entre le Néolithique et l'Âge du Bronze, le Campaniforme présente des composantes multiples et une diversité régionale non

négligeable. À l'échelle de l'Europe, le Campaniforme se matérialise dans différents substrats culturels en fonction des régions et des communautés (insérés dans le Néolithique final ou au début de l'Âge du Bronze). En France, plusieurs centaines de sites sont documentées et permettent d'identifier une période longue s'étalant entre 2 550 et 1 900 BCE environ, généralement découpée en trois phases distinctes dont les bornes chronologiques dépendent des régions considérées (Guilaine, 1967 & 1976 ; Lemercier, 2018 & 2020).

Ces quelques paragraphes, n'ont pas pour objectif de spéculer sur l'origine archéologique du fond campaniforme mais simplement de retranscrire succinctement les questions et principales idées émanant d'une littérature abondante.

Un premier phénomène de diffusion du Campaniforme à l'échelle du continent européen est d'abord identifié. Les premières manifestations du Campaniforme interviennent à des périodes et selon des formes différentes en fonction des régions et une dichotomie entre les composantes orientales et occidentales de la culture campaniforme a régulièrement été soulevée (Guilaine, 2004 & 2018c ; Jeunesse, 2015 ; Heyd, 2017 & 2021 ; Lemercier, 2020).

À l'échelle du territoire français, la périodisation établie permet de considérer une phase ancienne entre 2 550-2 500 BCE et 2 400-2 350 BCE, comprenant les styles céramiques « internationaux » *All-Over-Corded* (AOC), dont l'origine transrhénane est principalement évoquée, ainsi que le style céramique maritime, avec une origine ancienne, placée dans le domaine atlantique (Guilaine, 2004 & 2018c ; Jeunesse, 2015 ; Heyd, 2017 & 2021 ; Lemercier, 2020). En France, la grande majorité des sépultures associées aux phases les plus anciennes du Campaniforme correspond à des sépultures collectives implantées au cours du Néolithique récent et final et réinvesties. Quelques sépultures individuelles sont également documentées, mais concernent principalement la moitié nord de la France (Lemercier & Tchérémissinoff, 2011).

Cette phase de diffusion initiale est cependant à dissocier des phases postérieures, incluant une phase récente dite de régionalisation du Campaniforme, placée en France entre 2 400 et 2 150 BCE et voyant une densification des occupations et l'individualisation de groupes campaniformes régionaux (Lemercier, 2018 & 2020). Les traditions funéraires continuent d'illustrer une dichotomie entre une sphère septentrionale dominée par les contextes sépulcraux individuels et une sphère méridionale où le matériel campaniforme s'exprime au sein de contextes sépulcraux collectifs, avec toutefois une augmentation notable des sépultures individuelles dans le sud de la France à cette période (Prieto-Martinez & Salanova, 2015 ; Salanova & Tchérémissinoff, 2011). Enfin la phase la plus tardive entre 2 150 et 1 950 BCE est

marquée par un renouvellement important du mobilier et voit la perduration du Campaniforme vers l'Âge du Bronze (Lemercier & Tchérémissinoff, 2011 ; Lemercier, 2018 & 2020).

La question entourant la nature et la périodisation du Campaniforme ainsi que l'origine de sa diffusion a depuis longtemps été mobilisée par les archéologues et plus récemment par les paléogénéticiens.

Plusieurs auteurs évoquent que le phénomène campaniforme, dans certaines de ses caractéristiques générales, à savoir au niveau des vases à boire et des attributs individuels liés notamment à l'image du guerrier, présente des éléments participant à un fond culturel plus large renvoyant également aux groupes cordés d'Europe Centrale. La question des mécanismes de formation du Campaniforme maritime est également soulevée par les auteurs (Jeunesse, 2015 ; Lemercier, 2020 ; Heyd, 2021 ; Furholt, 2021).

Dans ce cadre, les modalités de transmission du fond culturel campaniforme, notamment concernant sa diffusion initiale européenne, ont été interrogées en questionnant l'implication de la mobilité des groupes humains et des mécanismes d'acculturation potentiellement en jeu dans ces processus (Vander Linden, 2007 ; Besse, 2015 ; Lemercier, 2020 ; Heyd, 2021 ; Furholt, 2021). Malgré une répartition extrêmement vaste de ce type de mobilier, une circulation limitée des céramiques campaniformes a pu être mise en évidence, ainsi la circulation de ce type de biens socialement valorisés et véhiculant ce fond culturel ne pourrait seule justifier la diffusion initiale du phénomène campaniforme à travers l'Europe (Convertini, 1996 & 2009 ; Lemercier, 2018).

Le déplacement de « concepts » a ainsi été évoqué pour expliquer la transmission de ce corpus de mobilier (Besse, 2015). Les céramiques, de même que les productions lithiques sont fabriquées vraisemblablement localement, selon des idées qui se déplacent et se transmettent, entraînant la dissémination d'expressions culturelles communes sur un large territoire. La mobilité des concepts impliquant nécessairement une mobilité des personnes, ceci soulève ainsi la question des modalités de déplacements des individus véhiculant le fond campaniforme au cours des générations et à travers l'Europe entre 2 700 et 1 900 BCE.

En d'autres termes, dans quelle mesure les groupes responsables de la fabrication locale de mobilier associé au campaniforme sont-ils « locaux » ?

Les mécanismes de transmissions culturelles sont par ailleurs susceptibles de présenter des visages différents en fonction des substrats précédant l'arrivée du fond campaniforme, en fonction des régions d'Europe et sont également susceptibles d'évoluer au cours de la période de manifestation du campaniforme. Ainsi nous pouvons également nous demander quelles sont les modalités d'interactions entre populations « exogènes » et populations « locales ».

De même, la mobilité humaine peut se manifester sous différentes formes et peut être pratiquée à différentes échelles de temps et d'espaces. La mobilité humaine peut également avoir différents types d'impacts au niveau démographique dès lors qu'elle implique des déplacements individuels ou populationnels.

L'apport récent des données paléogénomiques à ces questions est indéniable, l'étude entreprise en 2018 par l'équipe d'I. Olalde amorce ainsi la caractérisation génomique des individus associés aux contextes campaniformes en Europe occidentale.

Dans cette étude, 400 individus sont analysés au niveau génomique provenant de 136 sites datés entre ~4 700 et 800 BCE, comptant au total 226 individus associés à différents contextes campaniformes répartis entre la péninsule Ibérique et la Hongrie, et de la Sicile à l'Écosse. Cet échantillonnage vise ainsi à prendre en compte l'extensivité chronologique et géographique de ce phénomène. La projection des individus associés aux contextes campaniformes sur l'ACP souligne tout d'abord l'hétérogénéité biologique de ces groupes humains, qui présentent au niveau génomique une grande variabilité de leur répartition entre les groupes Yamnaya des steppes et les populations européennes du Néolithique moyen (Figure 25A). Ceci s'explique notamment par une distribution des proportions variables de la composante génétique des steppes au sein de ces groupes. Ainsi, en dehors de la péninsule Ibérique, de fortes proportions d'ascendance steppique sont identifiées dans les groupes associés aux contextes campaniformes (Figure 25). L'hétérogénéité de l'ancestralité génétique steppique parmi les individus associés au Campaniforme est aussi bien marquée au niveau inter-régional qu'au niveau local.

Par ailleurs, les résultats obtenus dans cette étude illustrent que les individus des îles Britanniques associés au Campaniforme, de type AOC comme de type maritime, présentent une proximité génétique plus importante avec les individus associés au Campaniforme d'Europe centrale, et plus particulièrement avec les groupes issus des Pays-Bas (Oostwoud, Noord-Holland). Les données montrent qu'au cours de la seconde moitié du IIIe millénaire, l'ancestralité génétique des steppes se diffuse depuis l'Europe continentale vers les îles Britanniques et entraîne un bouleversement important du pool génétique néolithique local. Une recomposition du pool génétique des groupes humains en lien avec l'arrivée de la culture campaniforme est ainsi identifiée au sein des îles Britanniques. Cet apport important de population est également visible par l'observation d'une augmentation drastique de la fréquence d'haplogroupes du chromosome Y R1b, auparavant absent et devenant largement majoritaire, l'introduction de nouveaux haplogroupes mitochondriaux (I, R1a et U4) ainsi qu'une forte augmentation de la fréquence d'allèles liés à une réduction de la pigmentation de la peau et de

la couleur des yeux dans les populations britanniques à partir de 2 450 BCE (Olalde *et al.*, 2018).

Ce signal permet ainsi d'identifier que la diffusion du Campaniforme vers les îles Britanniques s'est opérée selon des processus impliquant un déplacement important de groupes humains depuis l'Europe continentale et s'est accompagnée de changements démographiques importants (Figure 25).

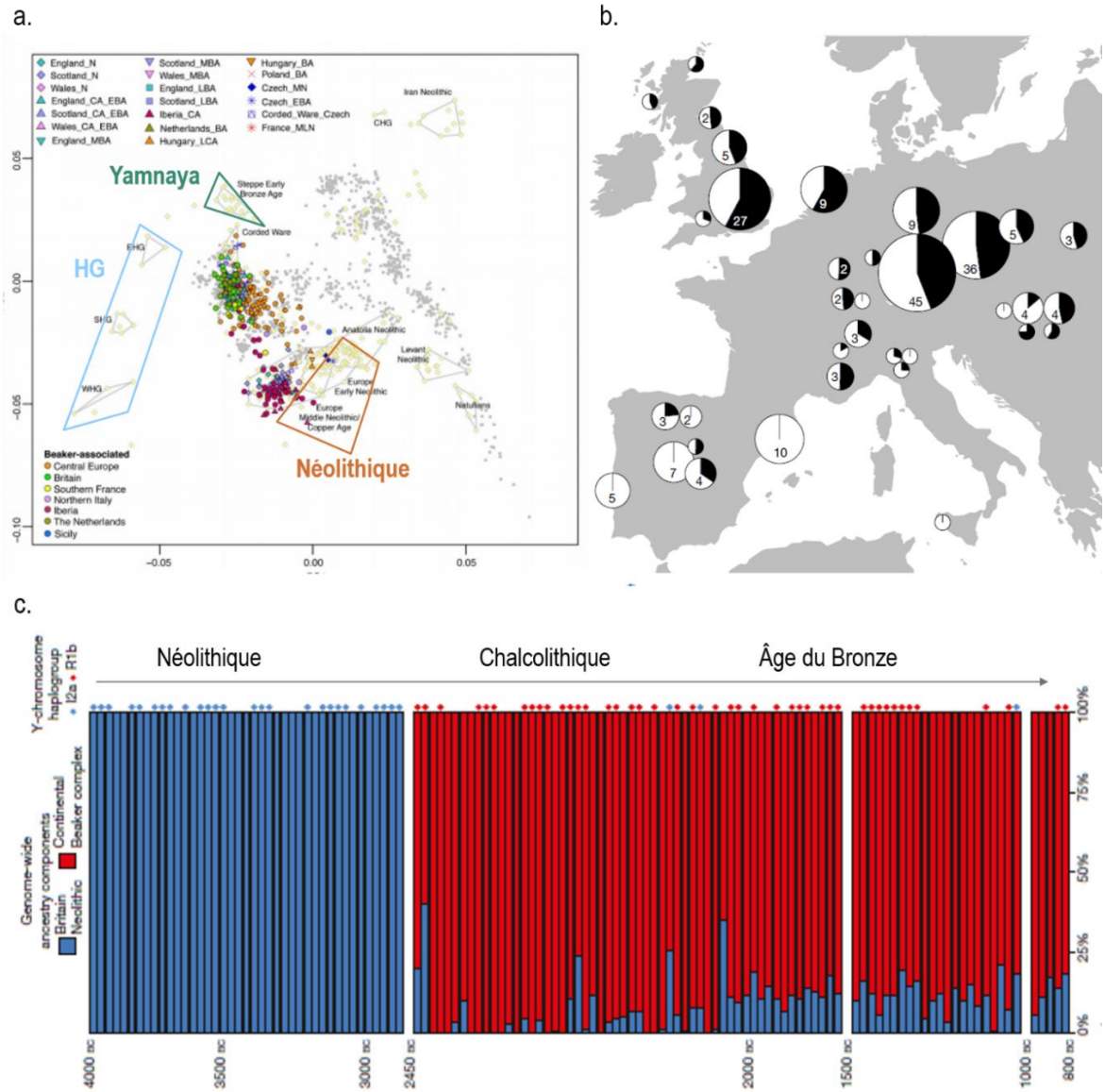


Figure 25 : Variabilité génétique de 226 individus associés au Campaniforme en Europe d'après les résultats de Olalde et al., 2018. a. Analyse en composante principale b. Proportions d'ascendance génétique des steppes (type Yamnaya, en noir) dans les groupes associés au Campaniforme, selon un modèle à trois sources ancestrales (Steppe_EBA + Anatolia_N + WHG) (Modifié d'après Olalde et al., 2018). c. Modélisation des groupes des îles Britanniques entre le Néolithique et l'Âge du Bronze via qpAdm, chaque individu est représenté par une barre verticale comme un mélange de proportions entre une composante génétique néolithique locale (bleu) et une composante issue des groupes continentaux des Pays-Bas associés au Campaniforme (rouge).

L'ensemble des données recueillies depuis 2018 souligne cependant une hétérogénéité des schémas de mobilité et des processus biologiques accompagnant la diffusion du Campaniforme en Europe occidentale. Dans la péninsule Ibérique, les individus associés aux contextes campaniformes sont en majorité plus proches génétiquement des groupes néolithiques locaux précédents et sont plus éloignés des populations d'Europe centrale (Olalde *et al.*, 2018). Les données actuellement disponibles pour les groupes de la péninsule Ibérique entre le Néolithique et l'Âge du Bronze montrent que la composante génétique steppique apparaît tout d'abord à partir de la seconde moitié du IIIe millénaire en proportions relativement faibles et de manière assez hétérogène dans les groupes de la péninsule Ibérique, avant de se diffuser plus largement à partir de 2 000 BCE, quelques siècles après son apparition au sein du territoire (Olalde *et al.* 2018 & 2019 ; Patterson *et al.* 2022 ; Villalba-Mouco *et al.* 2021).

À partir de la fin du IIIe millénaire, l'augmentation de la composante génétique des steppes dans le sud-ouest de l'Europe, semble également être majoritairement introduite par les individus masculins, ce qui est illustré de manière générale par des degrés plus faibles d'ancestralité steppique sur le chromosome X et le renouvellement des fréquences des haplogroupes du chromosome Y, marqué par la prépondérance de l'haplogroupe R1b-M269 (Olalde *et al.*, 2019). Concernant le territoire français, la documentation génomique des groupes du IIIe millénaire s'est amorcée récemment et demeure plus partielle (Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021). Les données disponibles tendent à se rapprocher de la situation observée au niveau de la péninsule Ibérique, illustrant à partir de 2 500 BCE une apparition de la composante génétique des steppes au sein des groupes d'Europe occidentale méridionale en proportions « diluées ». Toutefois on peut noter qu'une forte disparité au niveau de la distribution des données existe entre les régions du territoire, masquant potentiellement la variabilité des signaux génétiques.

Les données actuelles montrent la coexistence de groupes présentant au cours de la seconde moitié du IIIe millénaire différents types d'ancestralité génétique, avec notamment différents niveaux d'héritage steppique, dans des territoires relativement restreints, aussi bien au niveau de la péninsule Ibérique qu'au sein du territoire de la France actuelle (Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021).

III. La documentation archéo-génétique des groupes humains au cours de l'Âge du Bronze : questions et enjeux sur le territoire de la France actuelle

La transition entre le Néolithique et l'Âge du Bronze constitue une période charnière de l'évolution culturelle des communautés agricoles européennes, voyant apparaitre différents processus de transformations sociales, culturelles et économiques. De nouvelles modalités de gestion du territoire apparaissent et se manifestent dans les nombreuses transformations du paysage aussi bien dans la sphère domestique que funéraire et participent à la création de terroirs. Ces nouvelles manifestations sociales et culturelles s'opèrent alors que l'Europe est profondément marquée par le développement de la métallurgie et par la densification des réseaux d'échanges (Carozza & Marcigny, 2007 ; Gorgues & Milcent, 2018 ; Lehöerff, 2018).
En France et plus particulièrement dans le Languedoc, l'Âge du Bronze entre 2 300 et 800 BCE est classiquement divisé en une phase ancienne, une moyenne et une finale. Dans la suite des premières synthèses effectuées au cours des années 1970 par J. Guilaine et J.-L. Roudil (Guilaine, 1972 ; Roudil, 1972), les nombreuses données recueillies, notamment ces dernières années dans le cadre de l'archéologie préventive, ont permis de préciser la périodisation des groupes culturels régionalement. Ainsi, les résolutions chronologiques, les formes d'occupations domestiques ainsi que la variabilité des pratiques funéraires sont de mieux en mieux caractérisées à l'échelle du territoire français.
L'Âge du Bronze ancien languedocien est placé entre 2 300 et 1 600 BCE (Lachenal, 2022). Les groupes du Bronze ancien présentent des composantes culturelles marquées des influences d'Europe centrale et se placent également dans les traditions héritées des groupes précédents du Néolithique final et du Campaniforme. À la fin du IIIe millénaire, le début de cette période voit l'individualisation des premiers groupes régionaux, parallèlement à la généralisation de la métallurgie sur le territoire (Lachenal, 2022).
L'Âge du Bronze moyen s'étend entre 1 600 et 1 300 BCE environ (Lachenal, 2022). Dans le sud de la France, cette période correspond à l'affirmation de l'identité régionale, notamment sur la frange littorale, en lien avec les influences provenant de Catalogne et de la Péninsule italique. L'Âge du Bronze final, entre 1 300 et 800 BCE, est marqué par la circulation accrue des productions céramiques et métallurgiques en provenance notamment de la moitié nord de la France (Lachenal, 2022). En parallèle du caractère utilitaire et domestique de certaines productions, la circulation de biens de prestige participe à l'affirmation de l'individualité et s'inscrit dans une dynamique d'ostentation affirmée des élites sociales (Gorgues & Milcent, 2018). L'influence des sphères culturelles de France septentrionale ainsi que d'Europe centrale

transparait également dans le domaine funéraire par l'adoption généralisée de la pratique de l'incinération (Duday & Guilaine, 1975 ; Dedet & Mazière, 2016 ; Peake & Delattre, 2018). Cette densification et ce dynamisme accru des réseaux d'échanges au cours de l'Âge du Bronze sont aussi reflétés dans la documentation génétique des populations européennes.

À l'échelle de l'Europe, les groupes de l'Âge du Bronze présentent une documentation génomique croissante, s'étant fortement accélérée au cours des dernières années (Allentoft *et al.*, 2015 ; Haak *et al.*, 2015 ; Olalde *et al.*, 2018 ; Mathieson *et al.*, 2018 ; Mittnik *et al.*, 2018 ; Figure 26). De nombreuses études se sont attachées à décrire la variabilité génétique des groupes humains au sein de régions spécifiques du continent européen dans une perspective diachronique, afin de mieux caractériser notamment l'évolution de l'ancestralité génétique des populations européennes à la fin de la protohistoire.

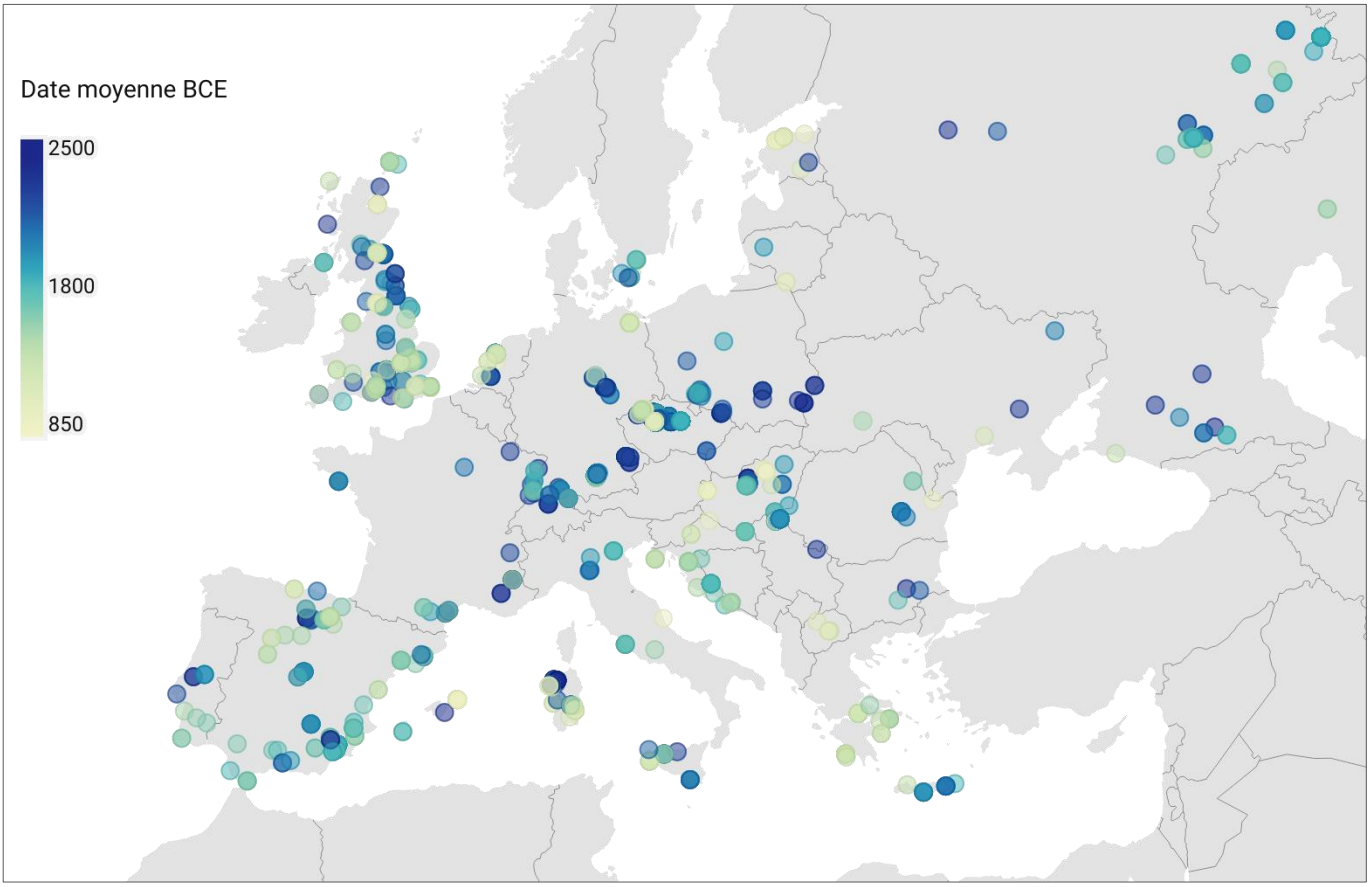


Figure 26 : Répartition des données génomiques actuelles entre 2 500 et 850 BCE en Europe (D'après la base de données1240k disposée par D. Reich V54.1).

Au sud de l'Europe, plusieurs régions illustrent certaines spécificités au niveau de la composition et de l'évolution des pools génétiques locaux entre le Néolithique et l'Âge du Bronze. Il ne s'agit pas ici de procéder à une revue exhaustive des données paléogénomiques

disponibles actuellement ; nous introduirons uniquement les résultats principaux concernant notre région d'intérêt, à savoir le sud de la France et les territoires voisins du pourtour méditerranéen.

La documentation génomique des populations égéennes de l'Âge du Bronze illustre que les groupes de Crète et de Grèce continentale portent une part importante d'héritage génétique issu des groupes néolithiques d'Iran ou du Caucase (Lazaridis *et al.*, 2018 ; Mathieson *et al.*, 2018 ; Skourtanioti *et al.*, 2023). La présence au sein des populations de Grèce continentale d'ancestralité génétique liée aux groupes des steppes est également documentée, se matérialisant en plus fortes proportions dans les populations du nord de la Grèce à partir du Bronze moyen (Lazaridis *et al.*, 2018 ; Mathieson *et al.*, 2018 ; Clemente *et al.*, 2021 ; Skourtanioti *et al.*, 2023). À la fin de l'Âge du Bronze, les populations égéennes semblent également présenter de plus fortes affinités génétiques avec les populations d'Europe centrale, d'Italie et des Balkans (Skourtanioti *et al.*, 2023). La caractérisation des groupes anciens peuplant les îles de Méditerranée occidentale a également permis de préciser certaines spécificités au niveau des modalités de dispersion des différentes ancestralités génétiques en Europe. À l'Âge du Bronze, les populations de Sardaigne illustrent une certaine continuité génétique par rapport aux groupes néolithiques locaux. En effet, contrairement aux autres populations d'Europe, les populations sardes de l'Âge du Bronze se démarquent notamment par de très faibles proportions d'héritage génétique des steppes, se diffusant plus largement vers l'île tardivement, à partir du Ier millénaire BCE (Marcus *et al.*, 2020 ; Fernandes *et al.*, 2020).

Concernant l'Europe occidentale, une des régions les plus densément étudiées au niveau génomique au cours des dernières années est la Grande-Bretagne. La très large majorité des données actuellement disponibles pour les groupes peuplant l'Europe centrale et occidentale entre l'Âge du Bronze et l'Âge du Fer a été générée dans le cadre d'une étude menée par l'équipe de N. Patterson (Patterson *et al.*, 2022). Alors même que l'ancestralité génétique néolithique avait drastiquement diminué en Grande-Bretagne suite à l'arrivée des groupes campaniformes autour de 2 450 BCE, leurs résultats montrent une augmentation de la composante néolithique (nommée EEF) dans le sud des îles Britanniques, au cours de l'Âge du Bronze et notamment à partir du Xe siècle BCE. Avec les données en main, cette « résurgence néolithique » ne semble pouvoir s'expliquer que par un apport exogène de cette ancestralité et, d'après les auteurs, pourrait être plutôt liée à une source continentale, contredisant l'hypothèse d'une continuité stricte entre les populations des îles Britanniques de l'Âge du Bronze et de l'Âge du Fer (Patterson *et al.*, 2022). Ce signal de flux génétiques depuis le continent européen est toutefois plus subtil que ce qui a pu être mis en évidence au cours de la diffusion du

Campaniforme vers les îles britanniques. En Angleterre, la différenciation génétique entre les populations du Néolithique est celle du début de l'Âge du Bronze est en effet bien plus importante que la différenciation observée par les auteurs entre les groupes du début de l'Âge du Bronze et ceux de l'Âge du Fer (Olalde *et al.*, 2018 ; Patterson *et al.*, 2022).

La résurgence d'ancestralité néolithique dans le sud des îles Britanniques a ainsi été mise en relation avec des déplacements d'individus dans le cadre de l'intensification des réseaux d'échanges à moyennes et longues distances largement documentée dans le registre archéologique (Marcigny, 2011 ; Marcigny *et al*., 2017).

Parallèlement, les populations analysées en Europe continentale témoignent de différentes trajectoires d'évolution des proportions d'ancestralité génétique néolithique entre 2 500 et 800 BCE (Figure 27). Au début du IIe millénaire, les groupes de la péninsule Ibérique, ainsi que de France et d'Europe méridionale présentent les plus fortes proportions d'ancestralité néolithique. À partir de l'Âge du Bronze moyen, une diminution importante de la composante néolithique est observée au niveau de la péninsule Ibérique tandis que les proportions de cet héritage semblent se stabiliser entre 50 % et 45 % en moyenne au sein des groupes français et suisses (Figure 27 ; Patterson *et al.*, 2022).

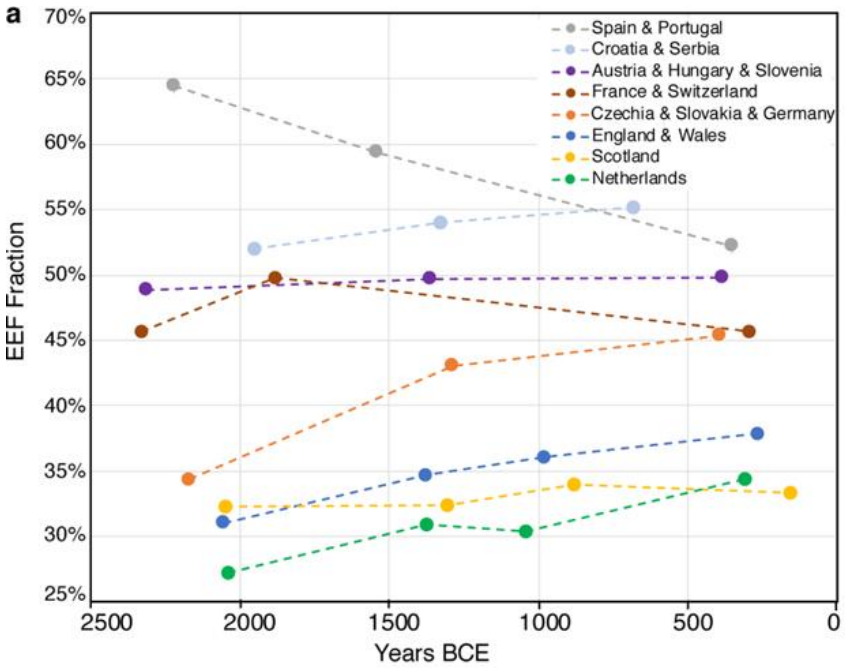


Figure 27 : Évolution des proportions d'ancestralité génétique néolithique au sein des populations européennes entre la fin du Néolithique et l'Âge du Fer (Patterson et al., 2022).

Au cours de l'Âge du Bronze, une tendance générale à l'homogénéisation des proportions d'héritage génétique néolithique dans les groupes du centre et de l'ouest de l'Europe est mise en évidence par les auteurs (Figure 27, Patterson *et al.*, 2022).

Cela a été mis en perspective d'intenses réseaux de circulations de biens et de personnes unifiant le continent européen (Patterson *et al.*, 2022). Afin de tracer les origines des flux génétiques vers le sud de la Grande-Bretagne à l'Âge du Bronze, plusieurs modèles ont été examinés par les auteurs. Une proximité génétique importante est par exemple identifiée avec les groupes français, dont les échanges transmanche s'intensifieraient au cours de l'Âge du Bronze. Les auteurs émettent ainsi l'hypothèse que de tels déplacements aient pu contribuer à la dissémination des premières langues celtiques vers la Grande-Bretagne (Patterson *et al.*, 2022). Il parait toutefois important de noter que retracer l'origine de ces déplacements de population peut se heurter aux lacunes importantes que présente la documentation génomique des groupes de l'Âge du Bronze peuplant le territoire de la France actuelle.

En effet, si pour ces populations une documentation dynamique et riche est attestée au niveau archéologique, ceci s'oppose à l'aspect relativement disparate que montre l'acquisition récente des données génomiques pour les groupes français de l'Âge du Bronze (Figure 26 ; Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Patterson *et al.*, 2022 ; Fischer *et al.*, 2022).

En effet, la cinquantaine de génomes actuellement disponible concentre principalement la documentation autour de l'intervalle transitionnel entre le Néolithique final et l'Âge du Bronze ancien, entre 2 500 et 1 700 BCE (N=36), et ne fournit donc pas une résolution satisfaisante pour préciser l'évolution de l'ancestralité génétique des groupes du territoire français depuis le début de l'Âge du Bronze jusqu'à la transition vers l'Âge du Fer (Olalde *et al.*, 2018). En outre, les génomes disponibles présentent une distribution géographique dispersée qui limite la documentation de la variabilité génétique ainsi que des dynamiques populationnelles locales ou même régionales au cours de cette période.

Au niveau des marqueurs uniparentaux, une prépondérance des haplogroupes du chromosome Y associés à la lignée R1b est attestée, remodelant la diversité préexistante des lignées paternelles observées au Néolithique (Figure 28). Le IIe millénaire est également marqué par l'apparition de nouveaux haplogroupes mitochondriaux comme les lignées U4 ou encore I, introduits à partir du IIIe millénaire et auparavant absents des groupes français néolithiques. Ces données rejoignent les observations de la diversité des lignées maternelles visible en Europe Centrale, au sein des groupes cordés, et en Angleterre suivant la diffusion des groupes

campaniformes et témoignent de flux génétiques impliquant des populations dérivant des populations d'ascendance steppique également au niveau maternel.

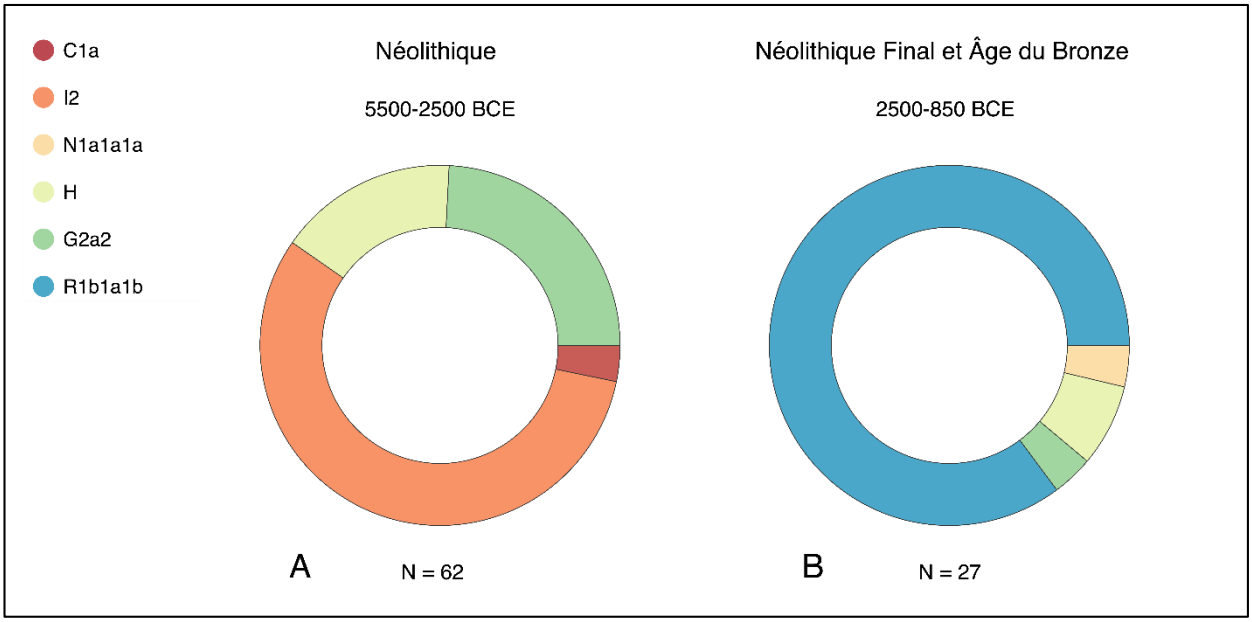


Figure 28 : Fréquences des haplogroupes du chromosome Y observées en France entre le Néolithique et l'Âge du Bronze A) Intervalle chronologique 5 500 – 2 500 BCE, 62 individus masculins ; B) Intervalle chronologique 2 500-850 BCE, 27 individus masculins (D'après la base de données génomiques 1240k disposée par D. Reich v52.2. https://reich.hms.harvard.edu/allen-ancient-dna-resource-aadr-downloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data).

La documentation génomique des groupes européens au Néolithique et à l'Âge du Bronze a ainsi permis d'aborder de nombreuses questions s'articulant autour des dynamiques populationnelles des groupes protohistoriques et des mobilités humaines, dont les modalités et les évolutions présentent des visages extrêmement variables régionalement et diachroniquement. Depuis quelques années, le développement d'études régionales permet d'interroger la diversité des processus migratoires et d'interactions entre groupes humains avec une résolution beaucoup plus fine. Cette ouverture sur des échelles de documentation plus locales permet également de s'interroger sur la diversité du fonctionnement social des groupes humains protohistoriques, dont les schémas de comportements culturels peuvent avoir un impact important sur leur diversité biologique.

Ainsi, l'ADN ancien peut être superposé à la documentation archéologique afin de préciser les modes de fonctionnement social, et à l'échelle des sites représente un outil supplémentaire pour aborder l'étude des pratiques funéraires des groupes protohistoriques européens.

Partie 2 - Regards croisés entre archéologie funéraire et génétique : vers une meilleure appréhension du fonctionnement funéraire et social des groupes protohistoriques

Le fonctionnement culturel des sociétés humaines peut avoir une forte influence sur la diversité génétique. À l'échelle locale, l'acquisition de données génomiques représente désormais un enjeu dans la discussion autour de l'organisation sociale des groupes humains pré- et protohistoriques, permettant d'explorer le lien entre identité biologique et fonctionnement funéraire, organisation sociale et organisation spatiale des espaces funéraires.

L'apport des analyses paléogénomiques à la documentation des contextes funéraires a été démontré par de nombreuses études récentes qui ont illustré tout le potentiel d'un croisement entre les caractéristiques génétiques des groupes humains et l'ensemble des données biologiques et archéologiques à disposition afin de mener une approche intégrée des contextes locaux.

I. Différents proxys pour différentes questions

À l'échelle individuelle, les analyses paléogénomiques permettent de renseigner un certain nombre de caractéristiques biologiques, qui échappent parfois à l'étude anthropologique à partir des restes osseux.

L'étude génomique des vestiges permet par exemple de caractériser les individus au niveau chromosomique et ainsi d'identifier le sexe biologique individuel, ce qui peut être précieux lorsque la détermination sur critères ostéologiques est impossible (mauvaise conservation des os coxaux, individus immatures). Ces informations sont par exemple nécessaires pour interroger certains facteurs de recrutement des ensembles funéraires ou bien, en confrontation avec le contexte archéologique et les données anthropologiques, pour discuter du statut de certains individus. La question du genre est depuis quelques années régulièrement mobilisée pour interroger les accompagnements funéraires. L'étude de l'ADN ancien permet par exemple de réévaluer l'identification du sexe par le mobilier (Rivollat *et al.*, 2022).

De récents développements méthodologiques ont également permis de retracer au niveau génomique les phénomènes de consanguinité ayant pu se produire dans les populations anciennes (Ringbauer *et al.*, 2021). Lorsque les parents d'un individu sont eux-mêmes apparentés, des portions du génome de cet individu vont manquer de diversité en raison de la transmission d'haplotypes identiques. À l'échelle individuelle, l'examen et la quantification des segments du génome présentant de forts taux d'homozygotie apporte des informations sur le lien biologique unissant les parents d'un individu donné. Ces informations peuvent éventuellement être confrontées au contexte mortuaire, et aux potentiels indicateurs d'un statut social spécifique entourant l'individu ou le groupe analysé (Cassidy *et al.*, 2020).

Toutefois, il parait essentiel de noter la difficulté de spéculer sur la nature d'un événement incestueux dans les groupes anciens et notamment sur la relation entre la consanguinité et ses implications sociales, à savoir les constructions mentales autour de ce type de relations dans les communautés protohistoriques.

À l'échelle du groupe, l'ADN ancien permet également de préciser les systèmes matrimoniaux, les systèmes de filiation et de résidence des sociétés du passé notamment à travers l'étude des marqueurs uniparentaux.

Selon M. Godelier, une société patrilinéaire est une société au sein de laquelle la filiation, en d'autres termes la reconnaissance de l'appartenance d'un individu à un groupe familial, est établie à travers la lignée paternelle. Ceci implique que la descendance est déterminée par la lignée du père, et que l'héritage des biens et des titres se transmet de père en fils (Godelier, 2004 & 2014).

Cependant, des variations importantes sont à noter dans les pratiques de filiation selon les groupes, toutes les sociétés patrilinéaires ne présentent pas nécessairement le même fonctionnement (Radcliffe-Brown & Forde, 1950 ; Godelier, 2004 & 2014 ; Joyce & Gillespie, 2015). La patrilinéarité est souvent associée à un mode de résidence patrilocale, dans lequel le couple s'installe au sein du lieu de résidence du partenaire masculin ou dans la communauté des hommes de la lignée paternelle. En d'autres termes, la patrilocalité implique que la femme quitte son foyer d'origine pour rejoindre celui de son partenaire, qui se trouve généralement dans la communauté ou le village de son père et ainsi les enfants issus de cette union grandissent dans le foyer paternel. Toutefois, toutes les sociétés patrilinéaires ne pratiquent pas exclusivement la patrilocalité et certaines autres formes de résidence postnuptiale sont susceptibles d'exister au sein de sociétés patrilinéaires.

Du point de vue de l'ADN ancien, ces notions peuvent être abordées par la comparaison entre diversité génétique maternelle et paternelle.

Les marqueurs génétiques uniparentaux, de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y, peuvent être renseignés à l'échelle individuelle ainsi que leur fréquence à l'échelle des groupes humains. Cette caractérisation peut en effet être informative sur les systèmes matrimoniaux, les systèmes de filiation et de résidence des sociétés du passé, car ces marqueurs sont transmis de manière uniparentale, c'est-à-dire soit relevant de la lignée maternelle, à travers l'ADN mitochondrial, soit relevant de l'ascendance paternelle à travers la région non recombinante du chromosome Y (voir Partie 3 pour plus de détails).

En étudiant ces marqueurs, il est ainsi possible de déterminer si une population donnée présente des différences significatives entre diversité génétique maternelle et paternelle, ce qui peut indiquer des pratiques matrimoniales et de résidence spécifiques.
Par exemple, à l'échelle d'une communauté, si les marqueurs uniparentaux montrent une forte diversité dans les lignées maternelles et une plus faible diversité des lignées du chromosome Y, cela peut indiquer des pratiques matrimoniales telles que la patrilocalité ou la virilocalité[5] impliquant une exogamie féminine (Racimo *et al*., 2020).
Cependant, l'utilisation de marqueurs uniparentaux ne peut refléter une image complète des systèmes matrimoniaux des sociétés du passé. Pour élargir notre perception des pratiques matrimoniales et des systèmes de filiations, il est nécessaire d'obtenir également des informations sur l'ascendance biparentale et de confronter ces données aux informations émanant des contextes archéologiques.

L'ADN ancien permet également d'étudier les liens de parenté biologique entre individus, au sein d'un même ensemble funéraire par exemple. Pour étudier les liens de parenté entre individus à partir de l'ADN, deux approches sont principalement utilisées. Avant la généralisation des analyses paléogénomiques, l'analyse de l'ADN mitochondrial permettait de tracer les liens de parenté maternels avec toutefois une plus faible précision. En comparant les séquences d'ADNmt de différents individus il était ainsi possible d'identifier des liens maternels entre individus, ou leur absence.
Dans le cadre d'analyses paléogénomiques, il est possible de travailler sur l'ascendance génétique et les liens biologiques entre individus de manière plus complète, étant donné que l'ADN nucléaire contient l'ensemble du génome d'un individu, hérité de ses deux parents. La comparaison des séquences d'ADN de différents individus permet ainsi d'identifier des degrés de parenté plus ou moins proche, en fonction des similitudes génétiques observées. Cette identification concerne pour le moment des liens de premiers et second degré principalement, et dans une moindre mesure des liens de troisième degré.
L'étude des liens de parenté à partir de matériel génétique ancien doit se nourrir des données archéologiques et anthropologiques associées aux restes humains étudiés. En combinant ces données, il est ainsi possible de reconstruire des arbres généalogiques.

[5] La virilocalité est un système de résidence matrimoniale où la femme rejoint le lieu de résidence de la famille du partenaire masculin, mais peut également inclure d'autres membres masculins de la famille élargie, tels que les frères, les oncles et les cousins du partenaire (Godelier, 2004).

II. Approche croisée entre archéologie funéraire et génomique : quelques exemples

Pour illustrer notre propos, nous présenterons succinctement ici quelques études récentes ayant, par le biais d'une approche imbriquant documentation génétique et archéologique, permis de préciser certains aspects du fonctionnement funéraire et social des groupes protohistoriques étudiés. Les études choisies permettent d'illustrer l'apport de la génétique à l'étude des liens entre identité biologique et sociale, ainsi qu'à l'étude des systèmes matrimoniaux et de filiations employés par les populations protohistoriques. Enfin ces études illustreront également l'apport des données génomiques à la documentation des pratiques funéraires par l'exploration des liens entre les dispositifs sépulcraux, les caractéristiques et liens biologiques entre individus.

La compilation des données génomiques acquises pour les groupes de l'Europe occidentale protohistorique tend à identifier des tendances au niveau d'un fonctionnement patrilocal, patrilinéaire et incluant une exogamie féminine pratiquée par ces sociétés (Furtwängler *et al.* 2020 ; Žegarac *et al.* 2021 ; Villalba-Mouco *et al.*, 2021 & 2022 ; Fowler *et al.* 2022 ; Rivollat *et al.*, 2022).

Un cas d'école pour ce type de discussion peut par exemple être illustré par l'étude entreprise par Mittnik et collaborateurs autour des communautés protohistoriques de la région du Lech au sud de l'Allemagne (Mittnik *et al.*, 2019). Le croisement des données archéologiques, isotopiques et des résultats génomiques obtenus pour 104 individus datés entre le Néolithique final et l'Âge du Bronze moyen a permis d'obtenir des informations précieuses à l'échelle micro-régionale sur l'organisation sociale de ces groupes, la mobilité des individus et les systèmes de filiations et de transmission. Les résultats indiquent la présence de groupes impliqués dans un système de résidence patrilocal pratiquant l'exogamie féminine, illustrée notamment par la diversité observée au niveau des lignées mitochondriales, contrastant avec la prédominance d'une lignée paternelle, et les données isotopiques du strontium et de l'oxygène. En outre, les liens de parenté identifiés ont été confrontés aux dotations et dispositifs funéraires observés. La présence concomitante au sein des mêmes espaces sépulcraux de noyaux familiaux dont les individus accèdent à un dispositif funéraire indiquant un statut social élevé, contraste en effet avec la simplicité des dispositifs funéraires associés aux individus non apparentés. Ces observations tendent ainsi à montrer une importante stratification sociale de ces groupes basée sur la parenté (Mittnik *et al.* 2019).

Récemment, la structure sociale des groupes humains associés à la culture archéologique d'El Argar, s'étendant sur le sud-est de la péninsule Ibérique entre 2 200 et 1 500 BCE, a été interrogée par l'équipe de V. Villalba-Mouco à travers une étude archéo-génomique. La documentation archéologique abondante de ce complexe illustre des sociétés hautement hiérarchisées en lien avec une élite sociale et politique contrôlant les richesses, et notamment des productions métallurgiques. L'échantillon de cette étude intégrait 68 individus représentant deux phases du rayonnement culturel d'El Argar. Leurs résultats illustrent une société virilocale pratiquant l'exogamie féminine et intégrée dans un système de transmission patrilinéaire (Villalba-Mouco *et al.*, 2021 & 2022). En effet les femmes présentent significativement moins d'apparentement sur ces sites que les hommes. Plusieurs sépultures doubles ont été mises en évidence, et les analyses paléogénomiques ont permis d'identifier que ce type de structure accueille généralement des couples vraissemblablement « maritaux » d'individus masculin et féminin non apparentés. Par ailleurs les données mettent également en évidence une pratique récurrente des unions monogames en série ou relevant de la polygynie, les géniteurs masculins ayant tendance à engendrer une descendance avec plusieurs femmes et ont donc un plus fort succès reproducteur que les femmes dans ces communautés (Villalba-Mouco *et al.*, 2021 & 2022).

Ce dernier aspect est également illustré par une étude récente qui a permis de générer l'un des arbres généalogiques les plus importants actuellement identifié pour les populations protohistoriques d'Europe de l'Ouest et d'affiner la compréhension du recrutement funéraire d'une sépulture collective mégalithique (Fowler *et al.*, 2022, Figure 29).

En effet, l'étude du recrutement funéraire d'ensembles sépulcraux peut grandement bénéficier de la documentation génomique, permettant d'interroger d'une nouvelle façon le rassemblement des individus au sein d'un même espace funéraire.

L'analyse archéogénomique de 35 individus du monument mégalithique d'Hazleton North (Gloucestershire, Angleterre, ~3 700-3 600 cal BCE) a en effet permis de reconstruire un arbre s'étendant sur cinq générations et impliquant 27 individus apparentés biologiquement dans les deux chambres sépulcrales du monument. Les données génomiques ont également mis en évidence un système de filiation patrilinéaire et une structuration spatiale répondant aux lignages identifiés. En effet, les individus inhumés au sein des chambres sépulcrales descendent d'un géniteur masculin qui s'est reproduit avec quatre femmes différentes, les descendants de deux de ces femmes ont été déposés dans la même chambre sépulcrale, toutes générations confondues. Cela suggère que la distinction entre sous-lignages maternels a été prise en compte

lors du dépôt des individus et lors de la structuration des espaces funéraires (Fowler *et al.*, 2022, Figure 29).

Par ailleurs, les individus féminins illustrent en majorité des liens « maritaux », c'est-à-dire que les femmes correspondent en majorité à des individus s'étant reproduits avec des hommes de la lignée, tandis que l'absence de filles adultes descendantes de la lignée doit être notée. Ceci suggère une exogamie féminine ainsi que la pratique de l'inhumation virilocale, où les femmes sont incluses dans l'espace funéraire de la famille de leur partenaire masculin.

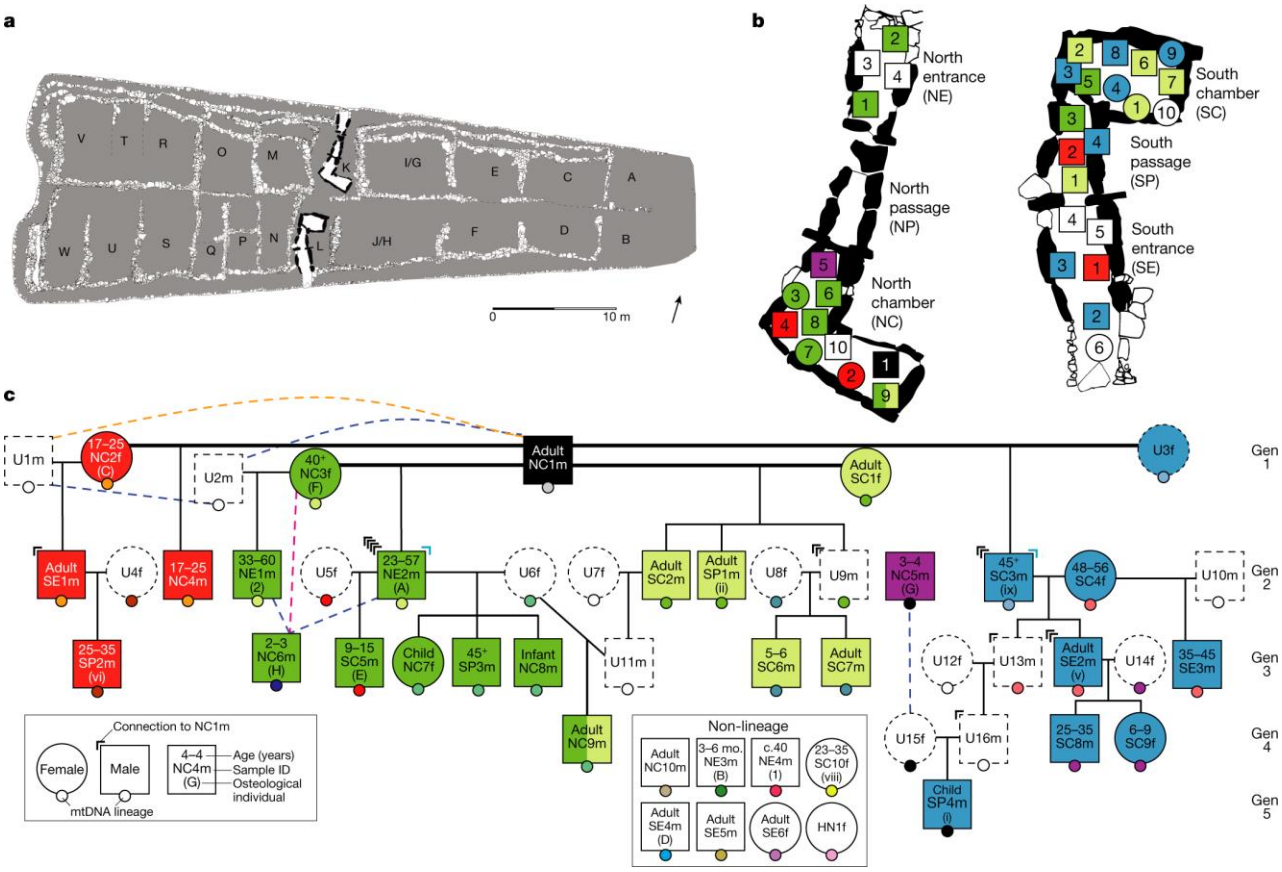


Figure 29 : Arbre de parenté reconstruit pour 35 individus du monument d'Hazleton North (Fowler et al., 2022) a) Plan de Hazleton North montrant les chambres nord et sud au sein du monument b) Détail des chambres nord et sud et emplacements général des individus étudiés (les carrés représentent les hommes et les cercles représentent les femmes, les couleurs représentent les sous-lignages maternels). c) Reconstruction de l'arbre, en utilisant le même code couleur. Les individus avec un contour en pointillé sont non échantillonnés (U) et leur emplacement dans l'arbre est inféré. Les lignes en pointillés roses, bleues et orange indiquent des relations de deuxième, troisième et quatrième degré probable, respectivement.

Quatre hommes descendaient de pères et de mères non inclus dans le lignage, mais dont les mères s'étaient également reproduites avec des hommes du lignage, ce qui pour les auteurs suggère que certains hommes ont adopté les enfants de leurs partenaires reproducteurs dans leur patrilignage. Huit individus n'étaient pas des parents biologiques proches du lignage principal, ce qui évoque la possibilité que la parenté englobe également des liens sociaux indépendants de la parenté biologique (Fowler *et al.*, 2022, Figure 29). En effet, les relations biologiques identifiées sur la base de données génomiques constituent une information partielle, qui ne reflète pas nécessairement l'ensemble des formes prises par la parenté.

Ces quelques études ont ainsi illustré comment les informations génétiques générées individuellement puis compilées à l'échelle du groupe peuvent être superposées aux données archéo-anthropologiques à disposition afin d'apporter un niveau de lecture supplémentaire à l'étude des pratiques funéraires et du fonctionnement social des groupes protohistoriques d'Europe occidentale (Figure 30).

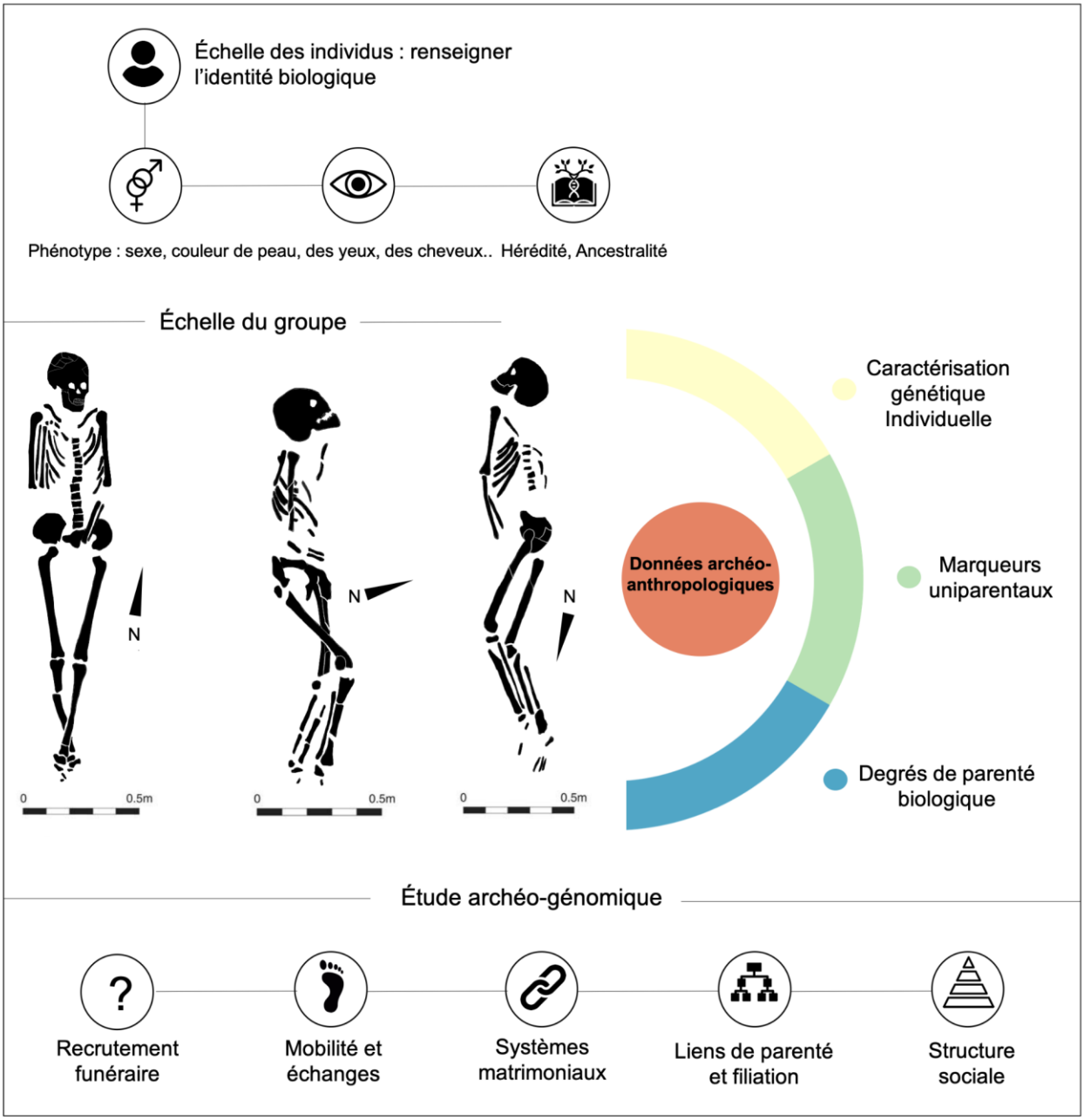


Figure 30 : Schéma illustrant l'apport des études archéo-génomiques à la documentation des contextes funéraires.

Partie 3 - Matériels et Méthodes

Chapitre 1 - Matériels : les sites et les échantillons

I. Critères de sélection et description du corpus d'étude

L'acquisition de données génétiques menée au cours de cette recherche s'est axée uniquement autour de la région Occitanie.
Dans le cadre de ce travail, nous avons analysé 184 échantillons, provenant de 11 sites archéologiques au sein du Languedoc, illustrant des contextes funéraires variés, afin de documenter le fonctionnement et les caractéristiques génétiques des communautés humaines du sud de la France entre le Néolithique et l'Âge du Bronze.
La sélection des échantillons répondait à plusieurs critères, ayant trait à la conservation des vestiges et aux problématiques de recherche soulevées dans le cadre de ce projet.

En premier lieu, nous avons privilégié un échantillonnage de restes pétreux, offrant la meilleure conservation de l'ADN humain ancien (Gamba *et al*., 2014). En deuxième ordre, nous avons privilégié les restes dentaires (Damgaard *et al*., 2015). En priorisant ces critères, nous avons néanmoins adapté le protocole de sélection des restes pour chaque site et chaque corpus d'échantillon. Ainsi dans certains cas où les individus n'étaient pas représentés par des restes crâniens, nous avons ciblé également quelques restes infra-crâniens. Au total :

- 161 pétreux
- 10 dents
- 13 restes infra-crâniens

Plusieurs échelles d'analyses ont été considérées, ce qui a également permis de diriger le choix des sites et des restes échantillonnés.

Concernant la distribution chronologique des échantillons et des sites considérés, nous avons développé une stratégie d'analyse permettant une documentation diachronique des groupes du sud de la France au niveau génétique. Les restes ciblés pour analyses génomiques couvrent un intervalle chronologique large, entre la seconde moitié du VIe millénaire et la fin du IIe millénaire (Figure 31).

Cette répartition chronologique permet d'investiguer les dynamiques de peuplements à l'échelle du territoire français et de l'Europe occidentale en documentant les modalités d'interactions biologiques entre groupes humains culturellement différenciés, depuis la transition Mésolithique-Néolithique, jusqu'à l'Âge du Bronze.

À l'échelle régionale, le corpus étudié permet également de discuter de la variabilité biologique des groupes humains du sud de la France, et de l'évolution temporelle de cette variabilité génétique, en lien avec les groupes culturels documentés archéologiquement.

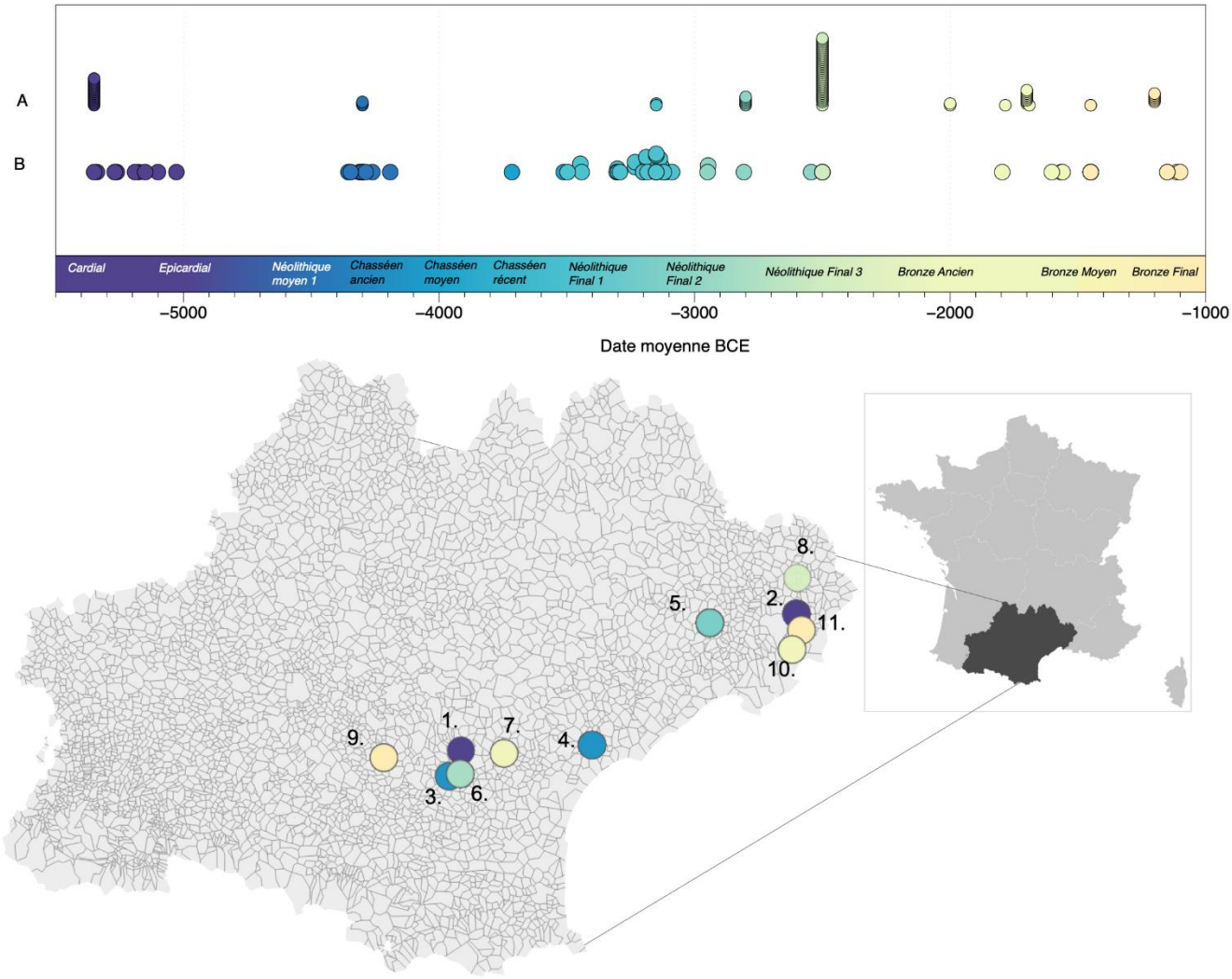


Figure 31 : Répartition chronologique et spatiale des 11 sites et 184 échantillons ciblés pour analyses génétiques au sein de la région Occitanie 1. Grotte Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude), 2. Baume Bourbon (Cabrières, Gard), 3. Le Champ du Poste (Carcassonne, Aude), 4. Le Crès (Béziers, Hérault), 5. Aven de la Boucle (Corconne, Gard), 6. Dolmen des Peirières (Villedubert, Aude), 7. Dolmen des Fades (Pépieux, Aude), 8. Vallabrix (Gard), 9. Quinquiris (Castelnaudary, Aude), 10. Mitra (Saint-Gilles/Garons, Gard), 11. Redessan (Cureboussot, Gard). A) Distribution des 83 échantillons pour lesquels des données génomiques n'ont pu être obtenues actuellement B) Distribution des 101 individus pour lesquels des données génomiques ont été acquises.

Au cours de ce travail, nous avons également cherché à accompagner cette documentation diachronique et régionale d'une réflexion plus locale sur le fonctionnement des communautés humaines protohistoriques. Ainsi, nous avons également développé une stratégie d'échantillonnage à l'échelle des sites archéologiques visant à discuter de l'intrication des caractéristiques génétiques des communautés et les pratiques sociales, afin d'améliorer la compréhension de différents contextes funéraires intégrant le corpus.

Ainsi lorsque le contexte archéologique et la préservation des vestiges le permettaient nous avons ciblé un plus grand nombre d'échantillons sur un même site archéologique afin de conserver la possibilité d'ouvrir des questionnements à l'échelle locale sur la diversité génétique et les pratiques funéraires de ces groupes. Ces questions et la stratégie d'échantillonnage, abordées en étroite concertation avec les archéologues et anthropologues, dépendent bien sûr des spécificités de chaque contexte archéologique considéré. Aussi, nous présenterons en introduction de chaque chapitre un bref bilan des questions introduites par les sites étudiés et des stratégies d'échantillonnage menées pour répondre à ces questions. Le corpus étudié offre notamment la possibilité de documenter au niveau génomique plusieurs sépultures collectives. D'une manière générale, ce type d'approche vise notamment à confronter un large panel de données (ostéologiques, archéologiques et paléogénomiques) acquises à l'échelle des ensembles funéraires afin de discuter des caractéristiques biologiques des défunts et l'implication de cette identité biologique dans la mise en place des pratiques, du recrutement et de l'organisation des ensembles funéraires.

À travers une approche paléogénomique, l'échantillonnage de plusieurs individus provenant d'une même occupation permet par exemple d'examiner :

- Les liens génétiques entre individus d'un même groupe sépulcral, à l'échelle du site ou bien à l'échelle d'une même structure funéraire.
- Les tendances au niveau du fonctionnement matrimonial et de filiation.
- La diversité génétique à l'échelle de la communauté.
- Les critères impliqués dans les processus de recrutement funéraire (sexe biologique, lignées maternelles/paternelles, apparentement …)

Les 11 sites échantillonnés sont résumés par le tableau suivant (Tableau 1) récapitulant pour chaque site le nombre d'échantillon analysés (« N échantillons traités ») et le nombre de données génomiques exploitables obtenues dans le cadre de ce travail (« N génomes »).

Pour chaque site archéologique listé dans ce tableau, des notices présentant succintement les contextes étudiés sont disponibles en anglais dans la Partie 4, dans les sections matériel et méthodes des chapitres correspondants (voir Tableau 1). Au total nous avons généré des données génomiques pour 101 échantillons, sur lesquels 78 individus ont pu être anlysés à ce stade. Dans les pages suivantes, nous présentons sous forme de tableau un bilan des échantillons analysés dans le cadre de ce travail (Tableau 2).

Site	Période	Responsable	N échantillons traités	N génomes exploitables	*Nombre et Référence des données génomiques supplémentaires*	Référence bibliographique contexte	Notice dans le manuscrit
Gazel, Sallèles-Cabardès (Aude)	Néolithique Ancien - Cardial/ Epicardial	J. Guilaine	2	2	*2 dans Allentoft et al., in prep : doi: https://doi.org/10.1101/2022.05.04.490594*	Duday, H., & Guilaine, J. (1980). Deux sépultures à la grotte Gazel. *Dossiers (Les) de l'Archéologie Dijon*, (44), 88-89.	Partie 4 -Chapitre 1 - p.178
La Baume Bourbon, Cabrières (Gard)	Néolithique Ancien - Cardial/ Epicardial	H. Duday	25	8	NA	Coste, A., Duday, H., Gutherz, X., & Roudil, J. L. (1987). Les sépultures de la baume Bourbon à Cabrières (Gard). Premières communautés paysannes en Méditerranée occidentale, 531-5.	Partie 4 -Chapitre 1 - p.178
Le Champ du Poste, Carcassonne (Aude)	Néolithique Moyen 1 / Chasséen ancien	F. Convertini	6	3	NA	Convertini, F., & Georjon, C. (2018). Le Champ du Poste (Carcassonne, Aude). Une succession d'occupations du début du Néolithique moyen à l'âge du Bronze ancien. Archives d'Ecologie Préhistorique, Toulouse.	Partie 4 -Chapitre 1 - p.179
Le Crès, Béziers (Hérault)	Néolithique Moyen / Chasséen Ancien	M. Gandelin	19	16[6]	*2 in Brunel et al., 2020 : doi:10.1073/pnas.1918034117*	Loison, G., & Schmitt, A. (2009). Diversité des pratiques funéraires et espaces sépulcraux sectorisés au Chasséen ancien sur le site du Crès à Béziers (Hérault): croisements de données archéologiques et anthropologiques. Gallia Préhistoire–Préhistoire de la France dans son contexte européen, 51, 245-272.	Partie 4 -Chapitre 1 - p.179
Dolmen des Fades, Pépieux (Aude)	Néolithique Final /Bronze Ancien	J. Guilaine	11	5	NA	Bernard Bonnery, L'allée mégalithique de Pépieux, 1992	Partie 4 -Chapitre 1 - p.179 et Partie 4 - Chapitre 3 p.
Aven de la Boucle, Corconne (Gard)	Néolithique récent / Final	H. Duday	42	37	NA	Duday, H., Cipriani, A. M., & Pearce, J. (2009). The archaeology of the dead: lectures in archaeothanatology (Vol. 3). Oxbow books. Jallet, F., Duday, H., & Cours, S. (2010, May). Néolithique récent et Néolithique final de l'aven de la Bouche (Corconne, Gard), regards d'archéologues. In Transitions, Ruptures et Continuité en Préhistoire: XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010 (Vol. 1, pp. 243-256). Paris: Société Préhistorique Française.	Partie 4 -Chapitre 1 - p.179 & Partie 4 - Chapitre 2
Dolmen des Peirières, Villedubert (Aude)	Néolithique Final	H. Duday	45	5	*2 in Brunel et al., 2020 : doi:10.1073/pnas.1918034117*	Duday, H., Cipriani, A. M., & Pearce, J. (2009). The archaeology of the dead: lectures in archaeothanatology (Vol. 3). Oxbow books.	Partie 4 - Chapitre 3 p.
Quinquiris, Castelnaudary (Aude)	Bronze Moyen	A. Alcantara	17	15	*2 in Brunel et al., 2020 : doi:10.1073/pnas.1918034117*	Alcantara et al. 2015 : Alcantara (A.), Knockaert (J.), Kirschenbilder (B.) – Sépultures collectives et dépôts de faune au Bronze ancien à Castelnaudary (Aude, Languedoc-Roussillon) : la fosse SP7114, Bulletin de l'Association pour la promotion des recherches sur l'âge du Bronze, 13, 17-22	Partie 4 - Chapitre 3 p.
Vallabrix, Le Brugas (Gard)	Âge du Bronze	H. Duday	1	0	NA	Roudil, 1978, Abri de Brugas (Vallabrix, Gard). Informations archéologiques, Gallia Préhistoire, 21, fase. 2, p.676-678	Partie 4 - Chapitre 3 p.
Redessan, Cureboussot (Gard)	Bronze Final II	F. Mazière	6	0	NA	Escallon G. (dir.), 2017, Occitanie, Gard Ligne Grande Vitesse - Contournement Nîmes-Montpellier Secteur 23bis, Redessan – Cureboussot. Une nécropole de l'âge du Bronze final. Des occupations du Néolithique et de l'Antiquité tardive, rapport d'opération. Fouille archéologique, Inrap Méditerranée.	Partie 4 - Chapitre 3 p.
Mitra (Gard)	Mitra 3, Garons - Bronze Ancien	B. Sendra & F. Mazière	6	0	NA	Cauliez J., Sénépart I., Jallot L., de Labriffe P.-A., GilabertSendra B., Lachenal T., Michel J. et Moquel J., 2016, « La cellule funéraire du Bronze ancien 3 de Mitra à Garons (Gard, France) », dans C. et Gutherz X. (dir.), De la tombe au territoire & actualité de la recherche, actes des 11e rencontres méridionales de préhistoire récente (Montpellier, 25-27 septembre 2014), Toulouse, Archives d'Écologie préhistorique, p. 363-383.	Partie 4 - Chapitre 3 p.
	Mitra 2, Saint-Gilles- Bronze Final II	M. Laroche	4	0	NA		

Tableau 1 : Récapitulatif des sites étudiés.

[6] Pour le site du Crès, dans ce manuscrit nous avons obtenu et analysé les données génomiques de quatre individus. Des données génomiques suplémentaires pour 12 individus n'ont pu être acquises que très récemment, aussi ces données ne figurent pas dans le manuscrit et seront traitées dans un second temps.

II. Bilan des échantillons analysés : *Tableau 2*

Localisation	Code échantillon laboratoire	Informations archéologiques	Région anatomique	Datation	Référence dans le manuscrit	% ADN endogène	Méthode	Données génomiques exploitables
Gazel, Sallèles-Cabardès, Aude	Gazel4_merged	Gazel 4, salle Centre Nord, H 5-H 6	Dent	5299-5052 cal BCE (6215 ± 30,Lyon-14859)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	5.215	shotgun	oui
	GAZ1C_merged	Gazel ind 1C	Pétreux	4692-4462 BCE (5733 ± 50 BP, ERL 12288)	*Partie4 - Chap1*		shotgun	oui
La Baume Bourbon, Cabrières, Gard	BBB001	BB C8 52 98	Pétreux	5309-5072 cal BCE (6248 ± 30,LTL20217A)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	5.294	capture	oui
	BBB002	BB SII P2	Pétreux	5300-5000 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.69	capture	oui
	BBB003	BB NA	Pétreux	5324-5214 cal BCE (6305 ± 25,LTL21285)/ 5213-5039 cal BCE (6173 ± 25 , LTL21284)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.218	capture	oui
	BBB004	BB74 SII S2 2226	Dent	5461-5217 cal BCE (6343 ± 30,LTL20214A)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.142	capture	oui
	BBB008	SIII ind B Boyau surface 2121	Pétreux	5204-4852 cal BCE (6081 ± 30,LTL20221A)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	16.723	capture	oui
	BBB009	BB SII FD9569	Infra-crânien	5316-5207 cal BCE (6271 ± 25,LTL21286)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.12	capture	oui
	BBB014	BB SIII S3 186	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.124	capture	oui
	A917_BB	BB SII A2	Dent	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.011	NA	non
	BBB005	Baume Bourbon BB SII A3	Dent	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	1.892	capture	non
	BBB006	BB C9 985	Dent	5324-5214 cal BCE (6305 ± 25,LTL21285)/ 5213-5039 cal BCE (6173 ± 25 , LTL21284)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.126	capture	oui
	BBB007	Baume Bourbon BB SIII A	Pétreux	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	4.761	capture	non
	B169_BB_2201	BB74 Salle II S2 2201	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.025	NA	non
	B170_BB_D858	BB72 SII D8 58	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.04	NA	non
	B171_BB_2195	BB SII 2195	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.02	NA	non
	B172_BB_1005	BB SII 1005	Dent	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.017	NA	non
	BBB010	BB SII FS2 2208	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.133	capture	non
	B176_BB_1068	BB SII FB9 1068	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.035	NA	non
	B177_BB_C8686	BB SII FC8 689	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.072	NA	non
	B178_BB_86512	BB 86512	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.018	NA	non
	BBB011	BB SIII PiD S3 103	Pétreux	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	9.75	capture	non
	B180_BB_I1G	BB SIII	Dent	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.009	NA	non
	BBB012	BBSIII S3 126	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.227	capture	non
	BBB013	BBSIII S3 59	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.331	capture	non
	B184_BB_2098	BB SIII S3 2098	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.042	NA	non
	BBB015	BBSIII 2180	Infra-crânien	5500-5200 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	0.214	capture	non
Le Champ du Poste, Carcassonne, Aude	SP193	SP193	Pétreux	4441-4179 cal BCE (5465 ± 40,)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	17.292	Shotgun	oui
	SP237	SP237	Pétreux	4329-4054 cal BCE (5360 ± 35,)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	34.577	Shotgun	oui
	SP249	SP249	Pétreux	4345-4177 cal BCE (5425±30,Lyon-15188)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	46.247	Shotgun	oui
	SP1	SP1	Pétreux	4500-4100 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	7.709	NA	non
	SP386	SP386	Pétreux	4500-4100 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	3.146	NA	non
	SP395	SP395	Pétreux	4500-4100 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	6.135	NA	non

Localisation	Code échantillon laboratoire	Informations archéologiques	Région anatomique	Datation	Référence dans le manuscrit	% ADN endogène	Méthode	Données génomiques exploitables
Le Crès, Béziers, Hérault	CRE11C	SP11 ind C	Pétreux	4500-4100 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	71.76	Shotgun	oui
	CRE14	SP14	Pétreux	4442-4254 cal BCE (5485 ± 30,Lyon-14862)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	14.218	Shotgun	oui
	CRE20B	SP20 ind B	Pétreux	4500-4100 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	17.13	Shotgun	oui
	CRE20D	SP20 ind D	Pétreux	4500-4100 BCE	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	16.7	Shotgun	oui
	Cre10-1_capt	SP10 ind1	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.146	capture	*oui- perspectives*
	CRE20A_capt	SP20 ind A	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	4.067	capture	*oui- perspectives*
	CRE21_capt	SP21	Pétreux	4356-4258 cal BCE (Lyon-14863, 5460 ±30 BP)	*Partie4 - Chapitre1*	2.706	capture	*oui- perspectives*
	CRE30_capt	SP30	Pétreux	4366-4259 cal BCE (Lyon-14864, 5475 ±30 BP)	*Partie4 - Chapitre1*	1.625	capture	*oui- perspectives*
	CRE34_capt	SP34	Pétreux	4446-4265 cal BCE (Lyon-14865, 5495 ±30 BP)	*Partie4 - Chapitre1*	2.356	capture	*oui- perspectives*
	Cre3_capt	SP3	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	6.829	capture	*oui- perspectives*
	CRE5B_capt	SP5 ind B	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	8.581	capture	*oui- perspectives*
	CRE5C_capt	SP5 ind C	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	3.693	capture	*oui- perspectives*
	CRE5D_capt	SP5 ind D	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	4.642	capture	*oui- perspectives*
	Cre7A_capt	SP7 ind A	Pétreux	4341-4233 cal BCE (Lyon-14860, 5415 ±30 BP)	*Partie4 - Chapitre1*	2.548	capture	*oui- perspectives*
	Cre8C_capt	SP8 ind C	Pétreux	4441-4252 cal BCE (Lyon-14861, 5475 ±35 BP)	*Partie4 - Chapitre1*	0.424	capture	*oui- perspectives*
	CRE11B	SP11 ind B	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	3.623	capture	*oui- perspectives*
	CRE11A	SP11 ind A	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.015	NA	*non*
	CRE7B	SP7 ind B	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.022	NA	*non*
	CRE29	SP29	Pétreux	4500-4100 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	1.644	NA	*non*
Dolmen des Fades, Pépieux, Aude	FAD1	FADES 1	Pétreux	2912-2702 cal BCE (Lyon-14873,4240 ± 30 BP)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	17.854	shotgun	oui
	FAD3	FADES 3	Pétreux	3311-2914 cal BCE (Lyon-15203,4405 ± 30 BP)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	11.344	shotgun	oui
	FAD10	FADES 10	Pétreux	2621-2467 cal BCE (Lyon-15204,4015 ± 30 BP)	Partie4 – Chap1 - ArzelierIscience2022	31.437	shotgun	oui
	FAD4	FADES 4	Pétreux	3300-2300 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.387	NA	non
	FAD5	FADES 5	Pétreux	3300-2300 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.019	NA	non
	FAD7	FADES 7	Pétreux	3300-2300 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.009	NA	non
	FAD8	FADES 8	Pétreux	3300-2300 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.035	NA	non
	FAD4	FADES 4	Pétreux	3300-2300 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.259	NA	non
	FAD8	FADES 8	Pétreux	3300-2300 BCE	*Partie4 - Chapitre1*	0.083	NA	non

Localisation	Code échantillon laboratoire	Informations archéologiques	Région anatomique	Datation	Référence dans le manuscrit	% ADN endogène	Méthode	Données génomiques exploitables
Aven de la Boucle, Corconne, Gard	BOU1	E10-C4b1 - 972	Pétreux	3500-3111 cal BCE (4590 ± 30,Lyon-14870)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	51.736	shotgun	oui
	BOU2	E10-C4b1-1080	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	5.152	capture	oui
	BOU3	E12-C4b1 - 954	Pétreux	3493-3111 cal BCE (4579 ± 25,LTL20222A)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	10.282	shotgun	oui
	BOU4	E15-C4a-872	Pétreux	3364-3102 cal BCE (4530 ± 30,Lyon-15198)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	44.726	shotgun	oui
	BOU5	E15-C4b-1651	Pétreux	3331-2931 cal BCE (4441 ± 30,LTL20223A)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	11.398	shotgun	oui
	BOU6	F13-472	Pétreux	3526-3369 cal BCE (4680 ± 30,Lyon-14869)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	10.363	shotgun	oui
	BOU7	F15-C4b-1849	Pétreux	3364-3102 cal BCE (4530 ± 30,Lyon-15199)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	69.911	shotgun	oui
	BOU8	F15 3167 C4b2 terrier	Pétreux	3500-2800 BCE	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	0.255	NA	non
	BOU9	F16-C4a-344	Pétreux	3341-3029 cal BCE (4475 ± 30,Lyon-15200)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	66.857	NA	oui
	BOU10	G09-C4a - 1009	Pétreux	3334-2938 cal BCE (4447 ± 25,LTL20246A)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	11.172	shotgun	oui
	BOU11	G15-C4a/C4b - 912	Pétreux	3345-3034 cal BCE (4485 ± 30,Lyon-14871)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	71.325	shotgun	oui
	BOU12	G17-C4b-892	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	8.892	capture	oui
	BOU13	G18-C4b-190	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	2.048	capture	oui
	BOU14	G18-C4b-925	Pétreux	3011-2883 cal BCE (4306 ± 30,LTL20224A)	ArzelierIscience2022 / Partie 4- Chapitre 2	46.725	shotgun	oui
	BOU16	S1 - remanié surface	Pétreux	3500-2800 BCE		0.823	NA	non
	BOU17	S1-déblais anciens (30/06/73)	Pétreux	1215-1010 calBC (2918 ± 35 BP)	Partie 4- Chapitre 2	25.512	shotgun	oui
	BOU20	BC76 E15 C4a 566	Pétreux	3526-3359 calBCE (4655 ± 40 BP, LTL21900)	Partie 4- Chapitre 2	15.952	shotgun	oui
	BOU21	E15-C4b1-2245	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	18.578	shotgun	oui
	BOU22	E15 C4b1 2253	Pétreux	3366-3036 calBCE (4518 ± 45 BP, LTL22760)	Partie 4- Chapitre 2	13.833	shotgun	oui
	BOU23	BC 85 E15 C4b1 2554	Pétreux	3644-3380 calBCE (4778 ± 45 BP, LTL22761)	Partie 4- Chapitre 2	1.199	capture	oui
	BOU24	BC81 F11 C4a 1118	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	30.587	shotgun	oui
	BOU25	BC76 F15 C4a 990	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	6.517	capture	oui
	BOU26	BC81 E11 2067 C4a	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	0.279	capture	non
	BOU27	BC77 D12 C4a 696	Pétreux	3016-2883 cal BCE (LTL22107, 4313 ± 35 BP)	Partie 4- Chapitre 2	15.478	shotgun	oui
	BOU28	BC 84 E10 C4a 228	Pétreux	3265-2912 cal BCE (LTL22108, 4401 ± 30 BP)	Partie 4- Chapitre 2	27.063	shotgun	oui
	BOU29	BC75 F15 C4b 534	Pétreux	3507-3101 calBCE (4579 ± 45 BP, LTL21903)	Partie 4- Chapitre 2	36.037	shotgun	oui
	BOU30	BC99 E10 C4b 1211	Pétreux	3366-3036 calBCE (4517 ± 45 BP, LTL21904)	Partie 4- Chapitre 2	44.171	shotgun	oui
	BOU31	BC00 F9 2390	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	40.492	shotgun	oui
	BOU32	BC97 H6 82 - 83	Pétreux	3796-3635 calBCE (4921 ± 45 BP, LTL22762)	Partie 4- Chapitre 2	8.855	capture	oui
	BOU33	BC83 H6 10 - 2012	Pétreux	3326-2921 cal BCE (LTL22109, 4426 ± 30 BP)	Partie 4- Chapitre 2	10.207	capture	oui
	BOU34	G18 1511 (a)	Pétreux	3340-3028 cal BCE (LTL22110, 4477 ± 30 BP)	Partie 4- Chapitre 2	34.985	shotgun	oui
	BOU35	BC94 G17 C4b 1652	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	21.546	shotgun	oui
	BOU36	BC S1 C3 25	Pétreux	1200-1000 BCE	Partie 4- Chapitre 2	52.421	shotgun	oui
	BOU37	SI n°30 Iib X137 Y120 Z93	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	6.936	capture	oui
	BOU38	BC83 H6 29	Pétreux	3626-3369 calBCE (4695 ± 45 BP, LTL22763)	Partie 4- Chapitre 2	33.664	shotgun	oui
	BOU39	BC76 E11 C1b 8	Pétreux	3321-2919 cal BCE (LTL22111, 4419 ± 30 BP)	Partie 4- Chapitre 2	61.186	shotgun	oui
	BOU40	BC F13 657-658 c4	Pétreux	3497-3101 calBCE (4571 ± 45 BP, LTL21905)	Partie 4- Chapitre 2	32.083	shotgun	oui
	BOU41	S1 couche II 6, C4b1 probable	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	8.848	NA	non
	BOU42	Crâne 2 S1 couche IIb X 15 Y 108 Z 80	Pétreux	3484-3101 cal BCE (LTL22112, 4554 ± 35 BP)	Partie 4- Chapitre 2	30.300	shotgun	oui
	BOU43	Crâne 2 S2, couche 2b, C4b1 probable	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	19.163	shotgun	non
	BOU44	G6 C2 14 n°26	Pétreux	1630-1501 cal BCE (LTL22114, 3302 ± 30 BP)	Partie 4- Chapitre 2	45.977	shotgun	oui
	BOU45	BC01 G5 111	Pétreux	3500-2800 BCE	Partie 4- Chapitre 2	3.610	capture	oui

Localisation	Code échantillon laboratoire	Informations archéologiques	Région anatomique	Datation	Référence dans le manuscrit	% ADN endogène	Méthode	Données génomiques exploitables
Dolmen des Peirières, Villedubert, Aude	PEI 01	C3 couche 1 sup n° 1176	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.003	NA	non
	PEI3	C4 couche 1 sup n° 468	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	1.654	NA	non
	PEI4	C4 couche 1 sup n° 1179	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.177	NA	non
	PEI 05	C4 couche 1 moy n° 6022	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.013	NA	non
	PEI6	C4 couche 1 moy n° 7315	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.422	NA	non
	PEI7	C4 42 n° 8584	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	1.762	NA	non
	PEI 08	C4 couche 1 moy-base n° 9168	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.085	NA	non
	PEI9	C4 couche 1 moy-base n° 9582	Pétreux	2455-2147 cal BCE (LTL31254, 3831 ± 35 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	0.447	capture	oui
	PEI11	C4 couche 1 base n° 13216 b	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0	NA	non
	PEI12	C4 couche 2 probable n° 13917	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0	NA	non
	PEI13	C4 couche 1 base n° 14285	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0	NA	non
	PEI14	C5 couche 1 base n° 8069	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	NF	NA	non
	PEI15	D3 couche 1 sup n° 173	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	NF	NA	non
	PEI 16	D4 couche 2 n° 12114	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.018	NA	non
	PEI17	D4 couche 2 n° 10731	Pétreux	2800-2200 BCE – datation en cours	Partie 4 - Chapitre 3	0.574	capture	oui
	PEI 18	E4 couche 2 n° 1417	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.079	NA	non
	PEI 19	D5 couche 2 n° 7440	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.025	NA	non
	PEI 20	C3 couche 1 base n° 5693	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.039	NA	non
	PEI21	C4 couche 1 surface n° 86	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	1.995	NA	non
	PEI22	C5 couche 1 base n° 6045	Pétreux	2457-2152 cal BCE (LTL21907, 3841 ± 40 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	14.760	shotgun	oui
	PEI 23	D3 couche 1 moy n° 780	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.051	NA	non
	PEI 24	D3 couche 1 surface n° 23	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.024	NA	non
	PEI 25	C5 couche 1 sup n° 210	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.030	NA	non
	PEI26	D2 couche 1 n° 1188	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	1.007	NA	non
	PEI 27	C4 couche 1 sup n° 1399	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.059	NA	non
	PEI28	C2 couche 2 ? n° 14640	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.039	NA	non
	PEI29	C3 surface n° 5	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.020	NA	non
	PEI30	C3 surface n° 30	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.028	NA	non
	PEI 31	C5 couche 1 base n° 3574	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.017	NA	non
	PEI32	C5 couche 1 moy n° 1225	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.015	NA	non
	PEI33	C5 couche 1 terrier lapine n° 2252	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	5.453	NA	non
	PEI 34	D2 13 n° 8058	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.009	NA	non
	PEI 35	D3 couche 1 base n° 2946	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.013	NA	non
	PEI36	D5 couche 1 n° 263	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	2.896	NA	non
	PEI37	C3 n° 9260	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.143	NA	non
	PEI 38	C5 couche 1 base n° 2520	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.071	NA	non
	PEI39	D3 couche 1 base n° 3976	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.082	NA	non
	PEI40	C4 couche 1 moy n° 7254	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.015	NA	non
	PEI41	C2 14 n° 16058	Pétreux	2800-2200 BCE – datation en cours	Partie 4 - Chapitre 3	15.157	shotgun	oui
	PEI42	C2(99 surf ?)- couche 1 moy n° 1591	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.027	NA	non
	PEI43	C2(99 surf ?)- couche 1 moy n° 2134	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.070	NA	non
	PEI44	C2(99 surf ?)- couche 1 moy n° 3356	Pétreux	2800-2200 BCE – datation en cours	Partie 4 - Chapitre 3	16.762	shotgun	oui
	PEI45	C2(99 surf ?)-sous dalles n° 9848	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	2.899	NA	non
	PEI46	D4 couche 1 sup n° 304	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.047	NA	non
	PEI47	D4 couche 1 moy n° 1761	Pétreux	2800-2200 BCE	*Partie 4 - Chapitre 3*	0.030	NA	non

Localisation	Code échantillon laboratoire	Informations archéologiques	Région anatomique	Datation	Référence dans le manuscrit	% ADN endogène	Méthode	Données génomiques exploitables
Vallabrix	Vallabrix	Vallabrix	Pétreux	1900-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	1.503	capture	non
Quinquiris, Castelnaudary, Aude	Quin5010-58	SP5010 n°58	Pétreux	1214-1016 cal BCE (CASTEL12-01, 2920 +/- 30 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	0.783	capture	oui
	Quin5010-10	SP5010 n°10	Pétreux	1200-1000 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	1.549	capture	oui
	Quin7038-5	SP7038 n°5	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	4.56	capture	oui
	Quin7038-161	SP7038 n°161	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	5.446	NA	non
	Quin7035-17	SP7035 n°17	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	0.56	capture	oui
	QUIN7039-26	SP7039 n°26	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	NF	capture	oui
	QUIN7039-17	SP7039 n°17	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	NF	capture	non
	QUIN7079-27	SP7079 n°27	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	NF	capture	oui
	QUIN7035-187	SP7035 n°187	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	NF	capture	oui
	QUIN7114-2	SP7114 n°2	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	NF	capture	oui
	QUIN7035-268	SP7035 n°268	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	20.655	shotgun	oui
	QUIN7038-117	SP7035 n°117	Pétreux	1616-1456 cal BCE (CASTEL12-06, 3270 +/- 30 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	32.470	shotgun	oui
	QUIN7038-1	SP7035 n°1	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	29.701	shotgun	oui
	QUIN7038-2	SP7035 n°2	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	15.437	shotgun	oui
	QUIN7038-3	SP7035 n°3	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	18.086	shotgun	oui
	QUIN7038-4	SP7035 n°4	Pétreux	1600-1300 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	12.653	shotgun	oui
	QUIN59Merged	SP7035 n°59	Pétreux	1611-1441 cal BCE (CASTEL12-17B, 3250 +/- 30 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	13.731	shotgun	oui
Dolmen des Fades, Pépieux, Aude	FAD2	FADES 2	Pétreux	1683-1521 cal BCE (Lyon-15202, 3320 +/- 30 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	25.882	shotgun	oui
	FAD9	FADES 9	Pétreux	1893-1700 cal BCE (Lyon-14874, 3490 ±30 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	42.605	shotgun	oui
Redessan, Cureboussot ,Gard	Red1095 1056	SP 1095 n°1056	Pétreux	1200 – 1080 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	2.929	NA	*non - perspectives*
	Red1160-1041 / Red1041.60	SP1041 n°1160	Pétreux	1200 – 1080 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	6.491	NA	*non - perspectives*
	Red1161-28	SP1161 n°1528	Pétreux	1200 – 1080 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	3.444	NA	*non - perspectives*
	Red1161-64	SP1161 n°1564	Pétreux	1200 – 1080 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	1.468	NA	*non - perspectives*
	Red1058-19	SP1058 n°1519	Pétreux	1200 – 1080 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	11.126	NA	*non - perspectives*
	Red1161-15	SP1161 n°1515	Pétreux	1200 – 1080 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	62.072	NA	*non - perspectives*
Garons, Mitra 3, Gard	MIT10-2031	fait 10 - SQ 2031	Dent	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	0.024	NA	*non*
	MIT10-2033	fait 10 - SQ 2033	Pétreux	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	9.601	NA	*non - perspectives*
	MIT11	SP11 SQ 2006	Dent	1772-1608 cal BCE (Poz-50754, 3390 +/- 35 BP)	Partie 4 - Chapitre 3	11.59	NA	*non - perspectives*
	MIT1031	SP 119 FS 1031	Pétreux	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	13.529	NA	*non - perspectives*
	MIT1030A	SP11 n°1030 A	Dent	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	0.769	NA	*non - perspectives*
	MIT1030B	SP11 n°1030 B	Pétreux	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	7.55	NA	*non - perspectives*
Saint-Gilles, Mitra 2	MIT1167A	SP1167 Ind A	Pétreux	1800-1600 cal BCE (3005 +/- 30BP)	Partie 4 - Chapitre 3	16.84	NA	*non - perspectives*
	MIT1167B	SP1167 ind B	Pétreux	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	28.87	NA	*non - perspectives*
	MIT1167C	SP1167 ind C	Pétreux	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	11.62	NA	*non - perspectives*
	MIT3038	3038	Pétreux	1800-1600 BCE	Partie 4 - Chapitre 3	0.043	NA	*non*

Chapitre 2 - Méthodes d’analyses paléogénomiques

Dans ce chapitre nous présenterons succinctement les méthodes de la paléogénomique, en exposant les caractéristiques principales de l'ADN ancien et un bref historique des avancées disciplinaires. Nous décrirons ensuite les grands principes des méthodes utilisées dans cette étude, de l'échantillonnage des restes humains au traitement bio-informatique des données génomiques obtenues. Pour une description détaillée des protocoles ainsi que des méthodes bio-informatiques et statistiques employées nous renvoyons aux parties matériel et méthodes des articles (Partie 4, Chapitre 1, 2 et 3).

I. Caractéristiques générales de l'ADN humain

Deux types d'ADN sont présents dans les cellules animales et *a fortiori* humaines l'ADN mitochondrial et l'ADN nucléaire.

I.1. L'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial (ADNmt) est une molécule circulaire de petite taille, composée de 16 569 paires de nucléotides ou paires de bases (pb) (Anderson *et al*., 1981 ; Andrews *et al*., 1999). Ce génome haploïde est présent dans les mitochondries, des organites retrouvés en plusieurs copies dans les cellules eucaryotes (Figure 32). Ces molécules sont ainsi présentes en de nombreuses copies par cellule. Ainsi, la probabilité que ce type d'ADN soit conservé dans le temps est plus importante.

L'ADNmt est un marqueur uniparental hérité maternellement, cet ADN ne se recombine pas et ne reflète donc que les généalogies maternelles et l'histoire de la population d'un individu du côté de son ascendance maternelle (Giles *et al*., 1980 ; Sato & Sato, 2013).

Le génome mitochondrial présente 37 gènes impliqués dans la phosphorylation oxydative, le processus produisant la majeure partie de l'énergie utilisable dans la cellule.

L'ADNmt humain est divisé en deux régions principales : la région de contrôle non codante (D-loop) et la région codante (Figure 32). La région de contrôle, qui représente environ 7% de la taille totale de l'ADNmt, contient les promoteurs pour l'initiation de la transcription et la réplication de l'ADNmt, ainsi que des séquences régulatrices importantes pour la régulation de l'expression des gènes mitochondriaux. La région codante, qui représente environ 93% de l'ADNmt, contient les gènes qui codent pour les protéines nécessaires à la phosphorylation oxydative. La région non-codante comporte des séquences très polymorphes accumulant de nombreuses mutations : la région hypervariable 1 (HVR1) et la région hypervariable 2 (HVR2).

La région HVR1 est une région située entre les positions 16001 et 16569. La région HVR2 est une région située entre les positions 00001 et 00574 de l'ADNmt humain (Figure 32).

L'ADNmt est hautement polymorphe, ce qui signifie qu'il existe de nombreuses variations dans la séquence de l'ADNmt entre les individus. Ces variations sont utilisées en génétique pour étudier la diversité des populations humaines, et permettent notamment de définir des lignées mitochondriales, également appelées haplogroupes, par comparaison avec la séquence de référence de Cambridge (rCRS, Anderson *et al.*, 1981 ; Andrews *et al.*, 1999). Depuis les années 2000, de nombreux travaux ont permis de mieux caractériser l'ADN mitochondrial humain afin de retracer les migrations humaines et évaluer les affinités maternelles entre les individus et les populations.

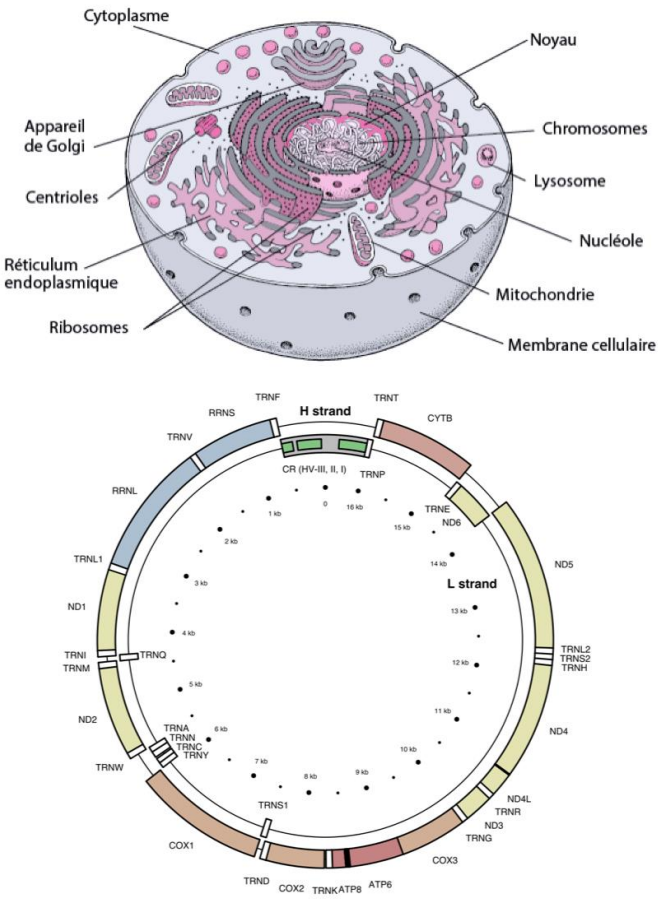


Figure 32 : ADN mitochondrial (cellule merckmanuals.com, génome mitochondrial E. Douzery : Khorsandi et al., 2018).

I.2. L'ADN nucléaire

Pour comprendre la diversité génétique des deux lignées parentales combinées, il est nécessaire d'étudier le génome nucléaire. Le génome nucléaire est constitué d'environ 3 milliards de paires de bases, réparties sur 23 paires de chromosomes contenues dans le noyau des cellules (Figure

33). Ces 23 paires de chromosomes comptent 22 paires d'autosomes (paires de chromosomes non sexuels numérotées de 1 à 22) et une paire de gonosomes (chromosomes sexuels, Figure 33). Ce génome diploïde est une recombinaison de l'information génomique des deux parents, à l'exception de la partie du chromosome Y qui ne se recombine pas (cf I.3). Pour chaque paire de chromosome, une copie est transmise par le père et une copie est transmise par la mère. Il existe deux types de chromosomes sexuels, le chromosome Y et le chromosome X. En fonction de la copie transmise par le père, l'association de ces deux types donne lieu à un individu de sexe féminin (XX) ou un individu de sexe masculin (XY). Le génome nucléaire contient 20 000 à 25 000 gènes codant pour des protéines ainsi que des milliers de séquences non-codantes, ce qui constitue ainsi la majorité de l'information génomique portée par un individu (Lander *et al*., 2001).

Malgré la protection du noyau cellulaire, l'ADN nucléaire n'est présent qu'en deux copies par cellule et présente ainsi une conservation plus aléatoire après la mort de l'organisme que l'ADN mitochondrial.

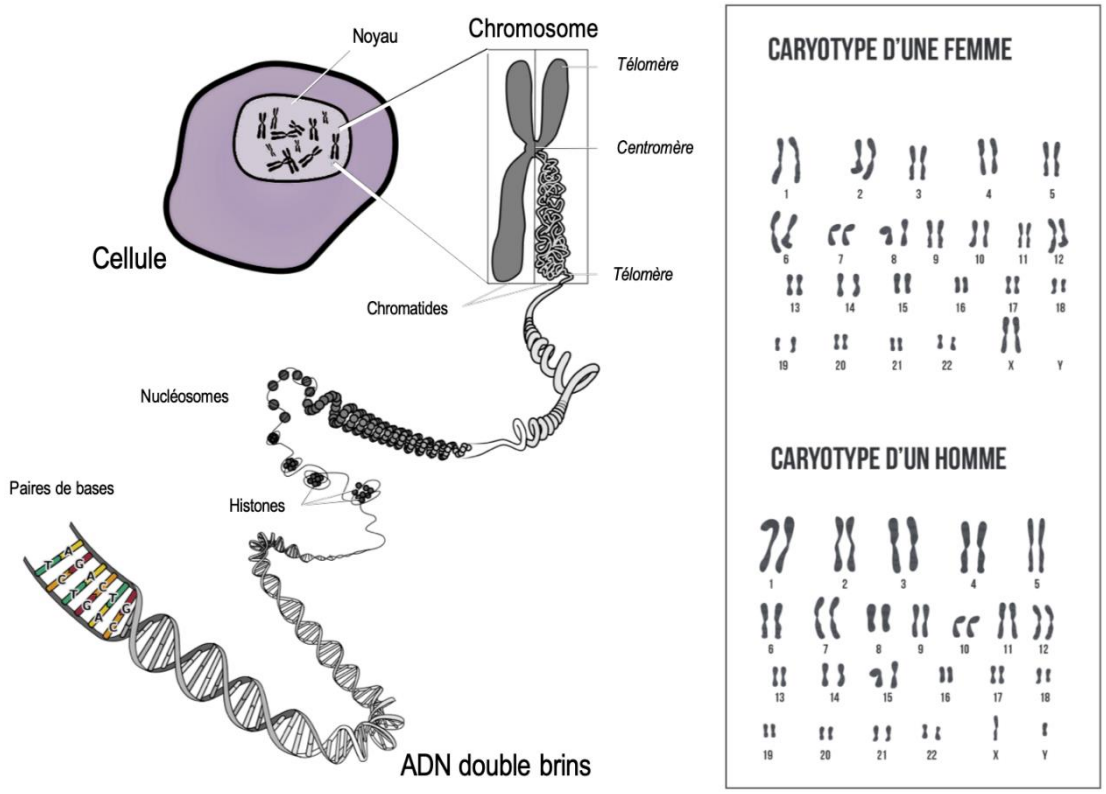


Figure 33 : Schéma présentant la structure de l'ADN nucléaire humain (modifié d'après SchoolMuv).

I.3. Le chromosome Y

Le chromosome Y humain est un des deux chromosomes sexuels. Contrairement au chromosome X, qui est présent à la fois chez les individus féminins et masculins, le chromosome Y est uniquement présent chez les individus masculins. C'est un marqueur uniparental, il est transmis de père en fils sans recombinaison significative avec le chromosome X (région « NRY »). Le chromosome Y humain est constitué d'environ 59 millions de paires de bases et compte environ 200 gènes. Les gènes du chromosome Y sont impliqués entre autres dans la différenciation sexuelle et la spermatogenèse.

Il est constitué d'une région non recombinante appelée "région ampliconique" (région « NRY ») ainsi que de deux régions recombinantes appelées "région pseudoautosomique" (PAR1 et PAR2, Figure 34). Les régions PAR1 et PAR2 se trouvent aux extrémités du chromosome Y et sont homologues à certaines régions du chromosome X. Les gènes présents dans les régions PAR1 et PAR2 subissent une recombinaison croisée avec le chromosome X pendant la méiose. En dehors de ces régions, le chromosome Y ne subit pas de recombinaison avec le chromosome X, ce qui signifie que les variations génétiques présentes dans ces régions sont transmises de manière intacte de père en fils. Ceci permet d'étudier l'ascendance génétique paternelle des individus masculins et de retracer les affinités génétiques entre populations à travers l'étude des variations génétiques et des haplogroupes du chromosome Y.

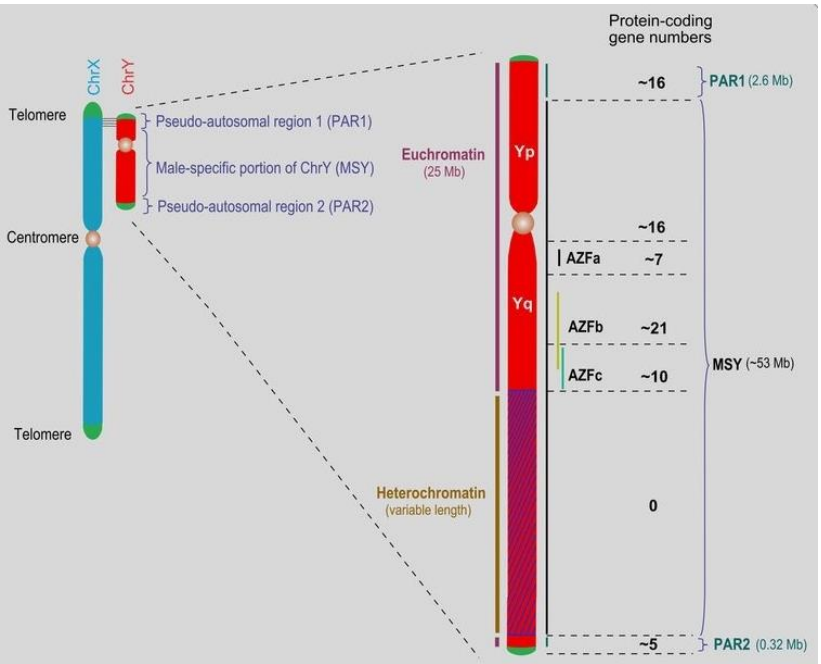


Figure 34 : Structure du chromosome Y humain (Guo et al., 2020).

II. De la paléogénétique à la paléogénomique

II.1. L'ADN ancien : caractéristiques et limites

Après la mort d'un organisme, son ADN se dégrade au cours du temps selon différents processus chimiques et enzymatiques qui vont affecter les bases azotées et la structure des molécules d'ADN (Lindahl, 1993), tels que :

- L'autolyse : le processus de destruction des cellules par les enzymes du corps.
- L'oxydation : une dégradation chimique endommageant les bases azotées.
- L'hydrolyse : une dégradation chimique pouvant survenir en milieu aqueux et pouvant conduir à la fragmentation des brins d'ADN. L'hydrolyse peut entraîner la transformation de la cytosine en uracile, correspondant à un processus de désamination.

L'ADN ancien présente ainsi plusieurs caractéristiques, il est fragmenté en portions de petite taille (généralement inférieure à 150 pb). Sa composition et sa stabilité sont modifiées par les processus de dégradation. De plus, l'ADN ancien est souvent présent en très faible quantité dans les restes fossiles, ce qui rend son extraction difficile. Il se trouve généralement dilué dans une grande quantité d'ADN dit environnemental, provenant des microorganismes du sol et de l'environnement ayant colonisé les vestiges.

Le rythme et l'intensité de ces dégradations sont fortement dépendants de l'environnement de conservation des vestiges (pour des revues récentes voir Günther & Jakobsson, 2019 ; Orlando *et al*., 2021). Plusieurs facteurs, tels que le pH du sol, les conditions de température et d'humidité de l'environnement vont en effet affecter la préservation de l'ADN et la vitesse de dégradation de l'information génétique dans les vestiges (Dabney *et al*., 2013 ; Orlando *et al*., 2021).

En ce qui concerne le macroclimat, les régions présentant une forte humidité et des fluctuations de température élevées montrent généralement une moins bonne préservation de l'ADN (Kistler *et al*. 2017 ; Nägele *et al*., 2022). Dans les zones présentant des conditions climatiques stables et froides, les processus de dégradation chimiques et enzymatiques sont inhibés et l'ADN ancien a ainsi plus de chances d'être préservé (Günther & Jakobsson, 2019 ; Orlando *et al*. 2013 ; van der Valk *et al*. 2021). Les grottes offrent notamment des conditions de températures et d'humidité plus stables et constituent un environnement privilégié de préservation pour l'ADN ancien par rapport à d'autres contextes.

L’ADN ancien est donc rare, fragmenté, altéré et ainsi très fragile. Ces caractéristiques le rendent très sensible aux contaminations, notamment vis-à-vis de l’ADN humain moderne. Lorsque des vestiges humains anciens sont analysés, il est donc primordial de limiter l’introduction de contaminations afin de garantir au maximum l’intégrité de l’ADN ancien analysé et d’éviter une caractérisation génétique erronée. Dans des conditions idéales, les échantillons considérés pour des analyses paléogénomiques seraient prélevés *in situ* selon un protocole limitant l’exposition des vestiges aux potentiels contaminants dès la fouille. Toutefois, de nombreux vestiges, passés entre diverses mains depuis des décennies, ne peuvent bénéficier de telles mesures préventives. Ainsi, des protocoles spécifiques à l’ADN ancien ont été mis en place et permettent aujourd’hui de limiter et d’identifier les contaminations introduites lors de la conservation et de la manipulation des vestiges en vue d’analyses paléogénomiques (Llamas *et al*., 2017).

II.2. Vers la paléogénomique : un bref historique des avancées disciplinaires

Depuis les années 1980, marquant la récupération de la première séquence d’ADN ancien sur les restes d’un quagga, la discipline a connu de nombreuses avancées méthodologiques (Higuchi *et al*., 1984).

Après le développement de la PCR (« Polymerase Chain reaction », ou réaction de polymérisation en chaine), premier jalon des avancées disciplinaires majeures, le séquençage nouvelle génération (« Next Generation Sequencing », NGS) s’est révélé décisif dans la mutation méthodologique du domaine de l’ADN ancien. Il s’agit d’une technologie de séquençage haut débit qui permet de déterminer la séquence complète de l'ADN analysé à une échelle massive et rapide (Goodwin *et al*., 2016). Cette méthode permet la lecture simultanée d’une grande quantité d’information génomique en parallèle ce qui rend possible une analyse plus rapide et plus précise de l'ADN que les méthodes de séquençage traditionnelles, telles que le séquençage de Sanger. Ces analyses paléogénétiques se concentraient sur des séquences courtes et ciblées de quelques centaines de paires de bases.

À partir de 2006, le séquençage NGS a ainsi permis, avec une puissance considérablement accrue, d’analyser en parallèle des millions de fragments d’ADN à partir de quantités très faibles d’ADN ancien dégradé, sans sélection de régions cibles (séquençage shotgun) ou en ciblant des régions spécifiques d’intérêt de plusieurs millions de marqueurs (capture). Ces progrès méthodologiques ont permis d’aboutir à la récupération d’informations à l’échelle génomique, augmentant considérablement la quantité et la résolution des données analysables

tout en conservant un coût abordable des analyses (Rasmussen *et al*., 2010 ; Orlando *et al*., 2021).

III. Protocoles d'étude paléogénomique

Dans ce travail, nous avons mené une approche paléogénomique. Après préparation et extraction de l'ADN, cette approche permet d'obtenir des données à l'échelle du génome des individus sans sélectionner des séquences d'intérêts avant séquençage dans le cadre d'un séquençage shotgun. Cette approche peut également être menée via la capture en sélectionnant des régions d'intérêt du génome, totalisant environ 1,2 millions de marqueurs, en utilisant des amorces conçues pour cibler des séquences spécifiques (Mathieson e*t al*., 2018).

Tout comme les analyses paléogénétiques « classiques », les premières étapes d'une approche paléogénomique consistent à prélever les restes visés pour analyses (os pétreux, dent, restes-infra-crâniens), afin de préparer l'échantillon à partir duquel l'ADN est extrait. Après avoir procédé à une étape d'extraction de l'ADN, l'étape suivante est ensuite la construction et l'amplification de librairies (ou banques) d'ADN avant de procéder au séquençage NGS de ces librairies (séquençage haut débit).

Au cours d'un premier séquençage à faible profondeur, dit « Shallow shotgun », les fragments de chaque librairie sont séquencés aléatoirement. Le premier séquençage vise ainsi à récupérer des informations génomiques couvrant environ un million de reads par librairie, sans discriminer les séquences correspondant à de l'ADN endogène (ADN provenant de l'organisme étudié, c'est-à-dire dans notre cas de l'ADN humain ancien), des autres séquences d'ADN présentes dans l'extrait (ADN dit environnemental, pouvant correspondre à des contaminants variés, des bactéries, champignons).

Après ce premier séquençage, des analyses bio-informatiques via des logiciels spécialisés permettent d'évaluer la qualité des librairies analysées et l'authenticité de l'ADN ancien, en déterminant notamment le pourcentage d'ADN endogène correspondant à chaque échantillon, le nombre de « reads » s'alignant sur le génome humain de référence (hs37d5), les déaminations et la longueur des fragments. Ceci permet ainsi d'évaluer le potentiel et la faisabilité des analyses suivantes afin d'adapter la stratégie analytique pour chaque échantillon considéré pour étude génomique.

Ces étapes sont résumées par la figure 35 et sont explicitées dans les parties suivantes.

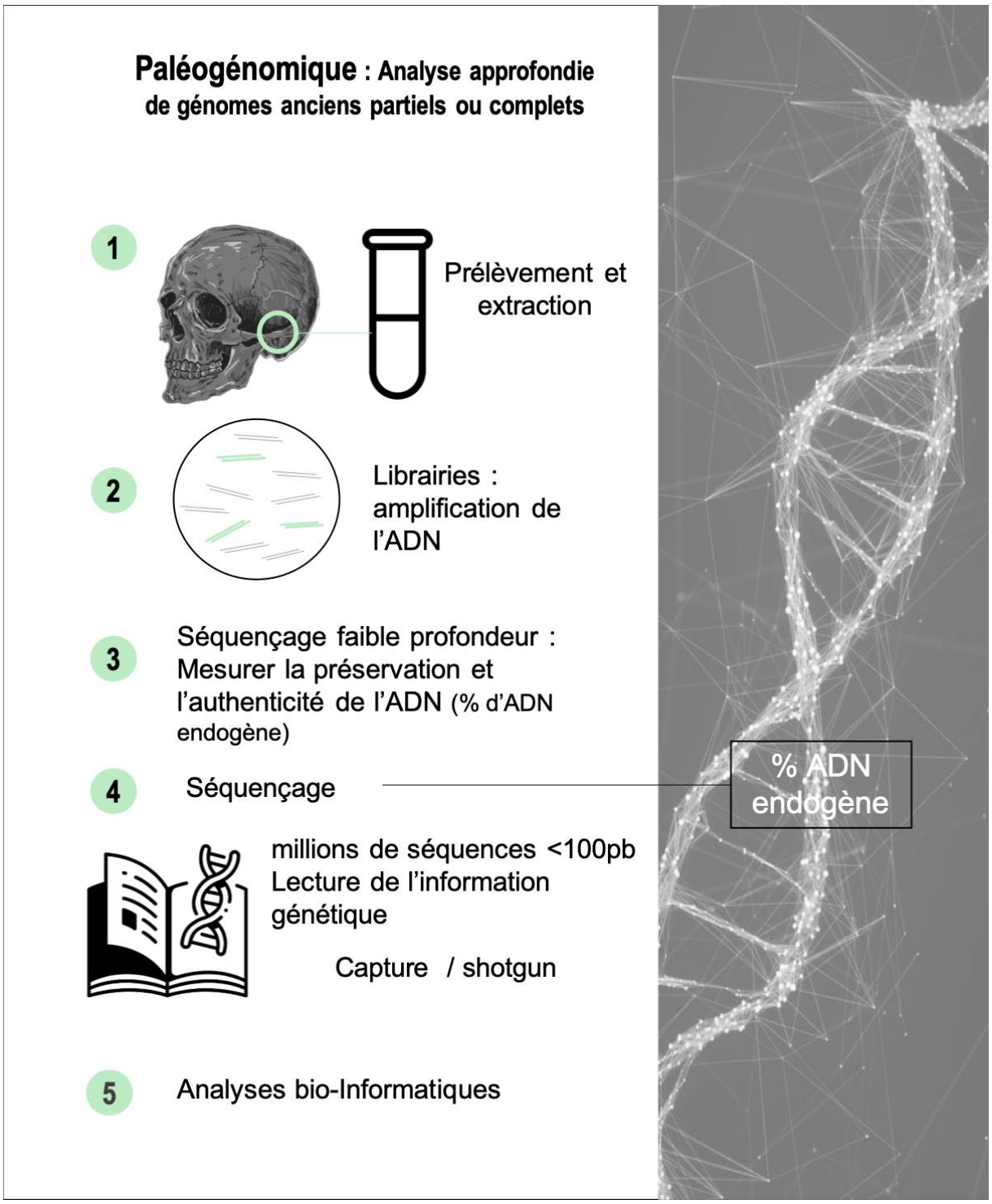


Figure 35 : Principales étapes de l'approche paléogénomique.

III.1. Préparation des échantillons, extraction et purification de l'ADN

Dans cette étude les restes humains analysés n'ont pas bénéficié de protocole spécifique de prélèvement stérile sur le terrain. La majorité des restes proviennent de contextes fouillés depuis plusieurs décennies. Nous avons donc pris des mesures de décontamination au moment de l'échantillonnage des restes humains considérés pour étude.

L'ensemble du protocole s'est déroulé en conditions stériles dans une salle dédiée de la plateforme paléogénomique du laboratoire PACEA (UMR5199 CNRS). Les restes humains ont été exposés aux UV pendant 30 minutes sur les deux faces. À l'aide d'une Dremel munie d'une fraise en carbure de tungstène, la surface de la zone à prélever a été abrasée et les outils ont ensuite été décontaminés avec du DNA away. Dans le cas des os pétreux, une partie de la cochlée a été prélevée, en récupérant environ 200 à 100 mg de fine poudre d'os. Lorsque des dents ont été prélevées, elles ont d'abord été plongées dans un bain d'eau de javel diluée et rincées à l'eau ultra-pure avant d'être exposées aux UV. Ensuite les dents ont été sciées afin de récupérer un bout de racine ou une partie de la cavité pulpaire. Dans le cas où des restes infra-crâniens ont dû être utilisés, la poudre a été extraite à partir de la partie interne des zones corticales les plus denses au moyen d'une Dremel.

Le protocole d'extraction s'est ensuite déroulé en salle blanche au sein de la plateforme paléogénomique de PACEA. Les protocoles d'extraction sont disponibles en annexes (Annexes A - Partie 3 – Chapitre 2 – I).

Nous avons suivi deux protocoles d'extraction différents. Un protocole spécifique a été mis en place pour les échantillons de la Baume Bourbon, suivant le protocole de la plateforme paléogénomique de l'institut Max Planck de Jena, dérivé d'un protocole décrit par Dabney et collaborateurs, 2013 (Velsko *et al*., 2019, Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – I.2). Pour les autres échantillons inclus dans ce projet, nous avons suivi un protocole d'extraction à deux étapes dérivé du protocole décrit par Damgaard et collaborateurs (2015 ; Brunel *et al*., 2020, Annexes – Partie 3 – Chapitre 2 – I.2). Ce protocole comprend une étape de pré-digestion, une étape de lyse réalisée dans un tampon d'extraction constitué d'EDTA, de N-Lauryl Sarcosyl et de protéinase K, en incubation à 37°c pendant 48h sous agitation, et une étape de purification réalisée avec le *QIAquick Gel Purification Kit Protocol*.

Nous avons ensuite réalisé une qPCR sur l'ensemble des extraits (PCR quantitative) afin d'estimer la conservation de l'ADN mitochondrial dans les extraits (amplification de la région HVR-1 ; Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – I).

III.2. Construction des librairies

Au cours de ce travail, la construction des librairies double-brins a été menée avec un traitement partiel à l'uracil-ADN-glycosylase (half-UDG) suivant le protocole de Rohland et collaborateurs (2015). Il permet d'éliminer les déaminations sur les cytosines, à l'exception des nucléotides finaux aux extrémités 5′ et 3′, afin de préserver une partie des signaux de dégradations caractéristiques de l'ADN ancien.

Pour les échantillons de la Baume Bourbon (N=25), la construction des librairies suivait le protocole proposé par Meyer et Kircher (2010) (Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – II.2). Pour les autres échantillons (N=165), nous avons suivi un dérivé de ce protocole de préparation décrit dans Brunel *et al.* (2020).

Les librairies ont été indéxées avec des paires d'index uniques pour chaque échantillon. Les index correspondent à de courtes séquences combinées en paires, servant d'identification unique fixées aux adaptateurs de chaque échantillon, ce qui permet de garantir la traçabilité de chaque échantillon depuis la préparation des librairies jusqu'au séquençage. Ces index permettent de regrouper plusieurs échantillons dans des séries pour un même séquençage (pool) en limitant fortement les risques de contamination au sein du laboratoire. Les étapes de chaque protocole sont décrites dans la section Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – II.

III.3. Séquençage et obtention de données génomiques

Après leur construction et leur amplification, les librairies d'ADN ont été poolées et sont passées par un premier séquençage à faible profondeur, ciblant un million de reads (Shallow Shotgun) afin d'estimer la qualité des échantillons analysés.

Le séquençage a été réalisé sur un séquenceur Illumina NextSeq 500 à l'Institut de Recherches Biomédicales des Armées, avec un Kit NextSeq 500/550 High Output v2.5 (paired-end, 150 Cycles).

Après le séquençage, les librairies ont en effet été caractérisées grâce à un logiciel d'analyse bio-informatique, ce qui permet de diriger le choix de la méthode utilisée pour obtenir des données génomiques. Pour examiner la qualité des librairies, nous avons utilisé le logiciel EAGER (Efficient Ancient Genome Reconstruction ; Peltzer *et al.*, 2016). Le logiciel permet

ainsi pour chaque échantillon de traiter les données brutes de séquençage en alignant les séquences obtenues sur le génome humain de référence (hs37d5), d'authentifier les séquences correspondant à de l'ADN ancien et de déterminer le pourcentage d'ADN humain ancien (ADN endogène) présent dans l'échantillon. Les étapes principales de ces analyses sont résumées ci-après dans la partie III.4.

Deux méthodes sont actuellement privilégiées pour obtenir des données à l'échelle génomique :

- Le séquençage génomique « shotgun » (permettant d'obtenir des génomes complets ou partiels i.e. « faible couverture »)
- La capture

Afin d'optimiser le coût des analyses pour chaque échantillon, nous avons employé les deux méthodologies dans le cadre de ce travail. Pour un échantillon donné, le choix entre les deux méthodes a été directement dirigé par la conservation de l'ADN. En effet, pour les échantillons présentant un taux d'ADN endogène suffisamment élevé (> 8-10%), le séquençage shotgun a été privilégié. Pour ces échantillons, nous visions généralement le séquençage de génomes à faible couverture ou génomes partiels (0,1x). Pour atteindre ce seuil, le coût de l'analyse dépend du % d'ADN endogène présent dans l'échantillon. Aussi, lorsque des échantillons présentaient un taux d'ADN endogène moins élevé (généralement entre 0.1 et 10%), nous avons également utilisé la capture. Cette méthode a tout d'abord été privilégiée pour analyser les individus de la Baume Bourbon, dans le cadre d'une collaboration avec l'institut Max Planck (Jena). Un kit de capture a ensuite été commercialisé en 2021, ce qui a permis de reconsidérer certains échantillons pour analyses génomiques, auparavant écartés du fait de faibles taux d'ADN endogène (et donc d'un coût trop élevé d'analyse via séquençage shotgun). Au total le séquençage shotgun a été utilisé pour 52 librairies et nous avons utilisé la capture pour 49 librairies à ce jour.

Le séquençage de 21 librairies via capture est également prévu pour 2023 afin de compléter les données génomiques acquises pour le Néolithique final et l'Âge du Bronze.

a) Séquençage shotgun, génomes faible couverture

Nous avons sélectionné 52 échantillons, présentant entre 71.7 et 10.3 % d'ADN endogène après séquençage à faible profondeur. Pour ces échantillons, les librairies ont été ré-amplifiées en vue de leur séquençage shotgun. Le séquençage shotgun est une technique de séquençage aléatoire des librairies d'ADN ne ciblant pas de régions spécifiques contrairement à la capture.

Dans le cadre de ce travail, le séquençage shotgun visait à obtenir des génomes avec une couverture (ou profondeur de séquençage) autour de 0,1x. Cette couverture permet d'accéder à de nombreuses informations à l'échelle individuelle (identification du sexe, détermination des lignées uniparentales) et permet également d'étudier les liens de parenté entre individus et de procéder à différentes analyses phylogéographiques (ACP, f-statistics, métissage …)

b) Capture

Afin d'obtenir des données génomiques, nous avons utilisé le kit MyBaits Expert Human Affinities (Arbor Biosciences), pour enrichir en SNPs 49 échantillons présentant entre 16.7 et 0.1% d'ADN humain ancien en vue du séquençage (NGS). Le kit cible environ 1.24 million de SNPs décrits dans Mathieson *et al*. (2015). Ces SNPs ciblés correspondent à des sites polymorphes identifiés dans diverses populations modernes et anciennes, incluant 1.15 million de sites autosomiques, 49 000 sites sur le chromosome X, 33 000 sur le chromosome Y et le génome mitochondrial.

En utilisant ce protocole, le kit MyBaits Expert Human Affinities permet l'enrichissement spécifique de l'ADN humain à partir d'un échantillon donné, ce qui permet une meilleure détection des variants génétiques, une meilleure récupération des zones d'intérêt et ainsi une meilleure couverture du génome humain sur ces marqueurs lors du séquençage NGS.

La capture comprend plusieurs étapes, résumées ci-dessous (Figure 36) :

1. Hybridation de l'ADN cible : les sondes oligonucléotidiques sont conçues pour cibler les régions d'intérêt du génome humain et sont incluses dans le kit MyBaits Expert Human Affinities. Les sondes d'ADN s'hybrident avec l'ADN cible dans les librairies d'ADN, permettant ainsi la capture des séquences spécifiques d'intérêt.
2. Séparation de l'ADN cible : les sondes d'ADN hybrides sont ensuite séparées de l'ADN non cible en utilisant des billes magnétiques qui se lient spécifiquement aux sondes d'ADN biotynilées. Cette étape est importante pour éliminer les séquences d'ADN non spécifiques qui peuvent interférer avec la détection des séquences d'ADN d'intérêt.
3. Amplification et purification de l'ADN cible : l'ADN cible séparé est ensuite amplifié et purifié pour être préparé pour le séquençage NGS. Cette étape permet d'augmenter la quantité d'ADN cible pour le séquençage et d'éliminer les résidus d'ADN non spécifique et les réactifs utilisés lors des étapes précédentes.

4. Séquençage NGS : l'ADN amplifié est séquencé à l'aide de plates-formes NGS telles que Illumina ou Ion Torrent. Les données de séquençage sont ensuite analysées pour identifier les variantes génétiques et les séquences d'ADN d'intérêt.

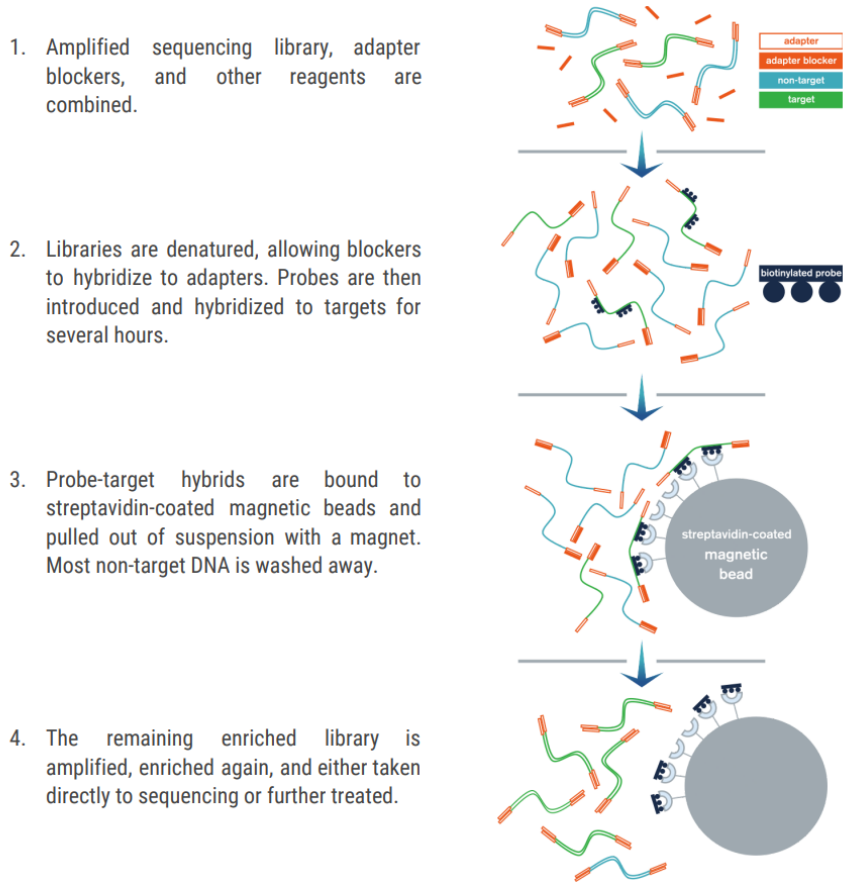


Figure 36 : Étapes générales du procédé de capture selon le protocole du kit MyBaits Expert Human Affinities (V.1.0, mars 2021).

III.4. Examen des données brutes de séquençage

Après le séquençage, les pools passent systématiquement par une étape de « demultiplexing » qui consiste à réassigner les séquences brutes issues du séquençage à leur échantillon d'origine d'après les index (aussi appelés barcodes) attribués préalablement à chaque échantillon. À l'issue de cette étape deux fichiers fastq (séquençage paired-end, R1 et R2) sont obtenus pour chaque échantillon séquencé.

Les fichiers fastq ont ensuite été analysés grâce au logiciel EAGER (Peltzer *et al.*, 2016), qui permet le traitement de ces données brutes de séquençage, en passant par diverses étapes :

- Clip & Merge : permet de supprimer les adaptateurs (trimming) et de fusionner les deux fichiers fastq (R1 et R2) pour chaque échantillon (merging).

- Alignement des séquences « Mapping » avec BWA (q :30) : permet d'aligner les séquences obtenues sur le génome humain de référence (hs37d5 pour des données génomiques).
- Suppression des duplicats « Remove duplicates » via DeDup.
- MapDamage : permet d'examiner et quantifier les dégradations caractéristiques des séquences d'ADN ancien, notamment les déaminations aux extrémités, et d'estimer la taille des fragments.

Idéalement, les séquences devraient présenter des spécificités de l'ADN ancien, à savoir, des fragments de petite taille (35-120bp), des patterns de dégradation caractéristiques comme la fréquence plus importante de déaminations, la substitution de Cytosine (C) en Thymine (T) aux positions terminales des fragments (3' et 5') (Figure 37).

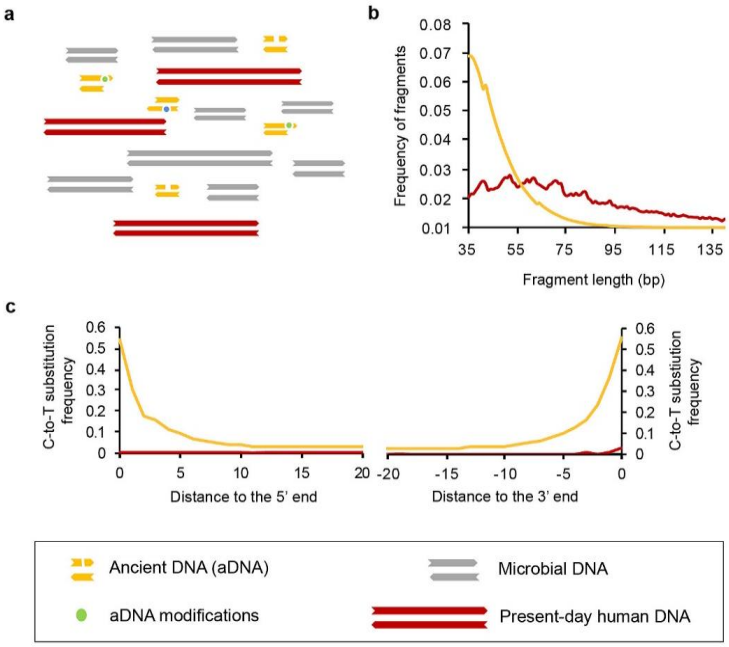


Figure 37 : Caractéristiques des séquences d'ADN ancien. a) Illustration schématique de la composition type d'un extrait d'ADN obtenu à partir de vestiges anciens. b) Distribution de la taille des fragments d'ADN entre ADN ancien (jaune) et ADN moderne (rouge). c) Comparaison des fréquences typiques des déaminations en fonction des positions (substitution C-en-T) entre l'ADN ancien (jaune) et l'ADN moderne (rouge). Illustration de Mateja Hajdinjak (https://ecoevocommunity.nature.com/).

À l'issue de ces étapes est obtenu un rapport synthétisant les résultats de la caractérisation des séquences. Les rapports obtenus via EAGER, pour le screaning initial ainsi que pour le séquençage génomique, sont présentés dans les tables numériques de chaque article (voir « Référence des tables numériques »).

Pour chaque échantillon, ces étapes permettent également d'aboutir à un fichier BAM individuel, compilant les séquences alignées sur le génome de référence hs37d5 pour l'échantillon analysé. Les bases se trouvant aux extrémités sont également retirées (trimming des fichiers « .bam »). Du fait du traitement half-UDG, nous avons choisi de réaliser un trimming de deux pb de chaque côté. Les bams trimmés sont ensuite indexés (fichier .bai) ce qui permet de procéder plus facilement à la visualisation de l'alignement des régions du génome.

À partir de ces fichiers, le sexe génétique de chaque individu pourra être déterminé en estimant le ratio entre les reads s'alignant sur le chromosome X et les reads s'alignant sur le chromosome Y (Skoglund *et al*., 2013). Chez les individus masculins, la contamination peut également être estimée via ANGSD en examinant l'hétérozygotie sur le chromosome X (Korneliussen *et al*., 2014).

L'étape suivante consiste à appeler les variants classiquement retrouvés dans les bases de données afin de pouvoir comparer ces individus aux données publiées dans d'autres études et d'obtenir, à partir des fichiers BAM, des fichiers au format « Eigenstrat », décrivant en trois fichiers les génotypes des individus étudiés. Une fois l'appel des variants réalisé, les fichiers Eigenstrat obtenus sont compilés avec les bases de données rassemblant les données génomiques publiées. Dans le cadre de ce travail, deux bases de données ont été employées, en fonction des analyses réalisées. Les données génomiques obtenues pour les individus de notre corpus ont été combinées à :

- La base de données « Human Origins », regroupant des données typées sur environ 600 000 SNPs, celle-ci présente l'avantage de regrouper une plus grande diversité de groupes humains modernes. Ainsi, elle est préférentiellement utilisée pour construire l'ACP, documentant le positionnement des génomes anciens dans la variabilité génétique des populations modernes et anciennes.
- La base de 1240k : cette base de données regroupant des données sur un plus grand nombre de marqueurs, soit environ 1,2 millions de marqueurs, et compile un nombre équivalent de populations anciennes. Pour le reste des analyses populationnelles et phylogéographiques, c'est cette base de données qui a été utilisée.

L'ensemble des étapes constituant la chaîne opératoire des analyses bio-informatiques, depuis les données génomiques brutes issues du séquençage est résumé par la figure suivante (Figure 38).

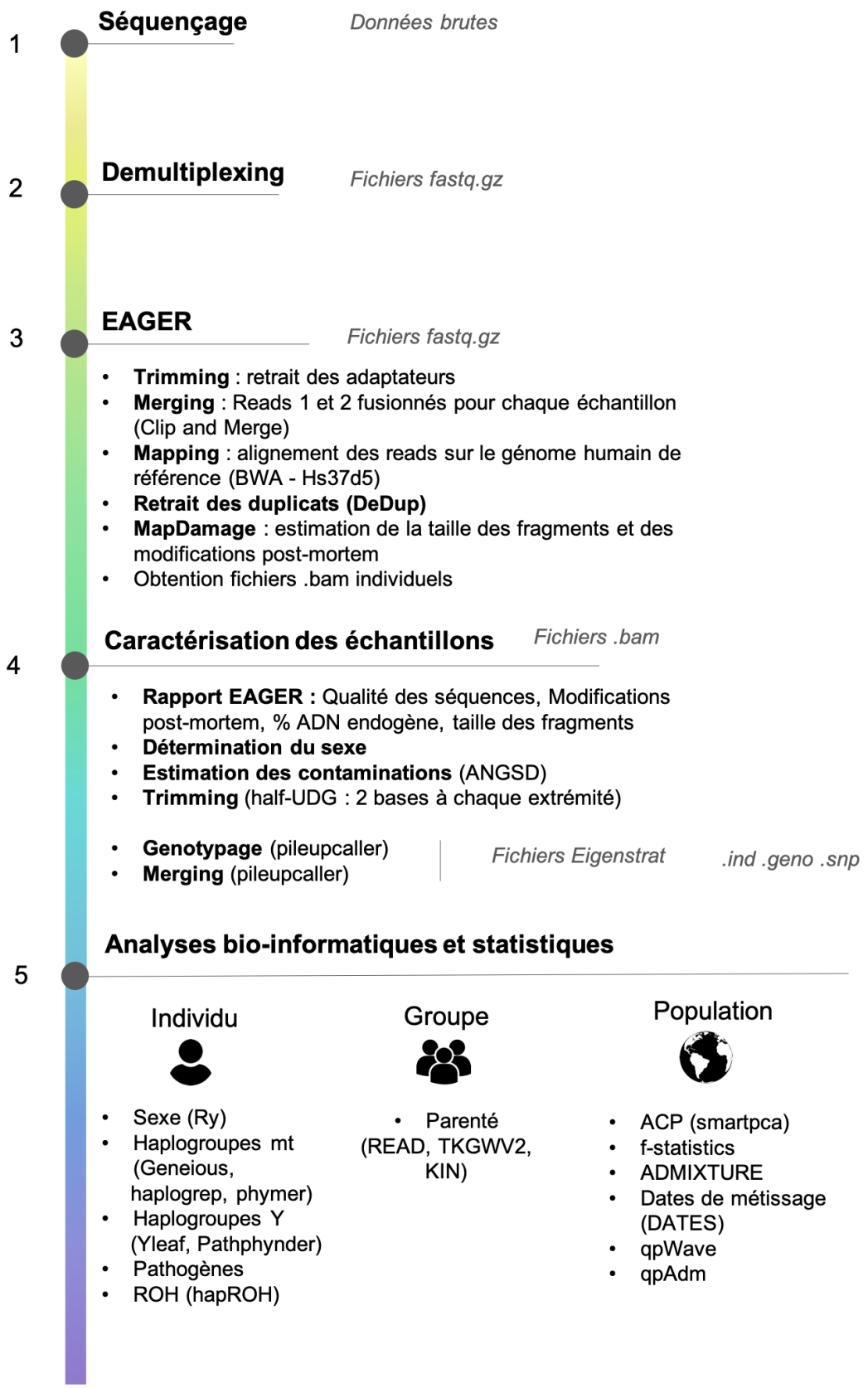


Figure 38 : Pipeline des analyses effectuées depuis les données génomiques brutes issues du séquençage.

IV. Analyses statistiques et bio-informatiques

Dans cette partie, nous résumerons les différentes analyses bio-informatiques effectuées dans le cadre de ce travail, les méthodes sont par ailleurs développées pour chaque article dans la Partie 4.

IV.1. À l'échelle de l'individu

À l'échelle individuelle, nous avons pu déterminer le sexe génétique des individus analysés en estimant le ratio entre les reads du chromosome X et Y d'après la méthode développée par Skoglund *et al*. (2013).

Les marqueurs uniparentaux ont également été examinés. Les haplogroupes mitochondriaux ont été déterminés pour chaque individu (féminin et masculin) grâce à différents logiciels notamment Haplogrep, Phy-Mer ou encore via un examen des séquences des génomes mitochondriaux via Geneious et Phylotree (van Oven & Kayser, 2009 ; Kearse *et al*., 2012 ; Navarro-Gomez *et al*., 2015 ; Weissensteiner *et al.*, 2016).

Pour les individus masculins, les haplogroupes du chromosome Y ont également été déterminés avec le logiciel Y-leaf (version) et Pathphynder (Ralf *et al*., 2018 ; Martiniano *et al*., 2022).

Lorsque les données génomiques présentaient une couverture suffisante, nous avons examiné également les traces d'homozygotie pour chaque individu grâce au logiciel hapROH (Ringbauer *et al*., 2021). Ce logiciel permet d'identifier et de quantifier les portions du génome d'un individu donné manquant de diversité appelé ROH (*Runs of homozygocity*) ce qui permet par exemple de tracer d'éventuels signaux de consanguinité ou encore de vérifier si la population de laquelle est issu un individu donné présentait une diversité restreinte ou non.

IV.2. À l'échelle du groupe

À l'échelle des communautés, nous avons cherché à étudier la parenté biologique entre les individus issus d'un même contexte chronologique et spatial, issus d'un même site archéologique par exemple. Pour ce faire nous avons utilisé conjointement plusieurs logiciels comme :

- READ (Monroy Kuhn *et al*., 2018) : ce logiciel permet d'identifier des liens de parenté jusqu'au second degré pour des échantillons anciens présentant une couverture au-delà de 0,1x.

- TKGWV2 (Fernandes *et al*., 2021) : ce logiciel permet une identification des liens de premier et second degré pour des échantillons très faiblement couverts, jusqu'à 0,026x.
- KIN (Popli *et al*., 2023) : cette méthode permet d'estimer le degré de parenté d'une paire d'individus jusqu'au troisième degré avec une couverture d'au moins 0,05x et permet éventuellement de différencier les relations de type frères-sœurs des relations de type parent-enfant.

Pour chaque paire d'individus confrontés, ces logiciels permettent d'établir si les échantillons analysés correspondent à des individus identiques ou vrais jumeaux, si les deux individus sont apparentés au premier ou au second degré, ou bien si leur apparentement est plus distant que le second degré (« troisième degré » dans le cas de KIN ou « non apparentés »).

IV.3. À l'échelle populationnelle et phylogéographique

Nous avons ainsi cherché à explorer les affinités génétiques des individus analysés au niveau génomique entre eux mais également vis-à-vis d'autres groupes documentés dans le registre archéo-génomiques, représentant des populations contemporaines et signalant des affinités géographiques ou représentant des populations ancestrales et signalant un héritage génétique particulier.

Analyses en composantes principales (ACP) : nous avons utilisé le logiciel smartpca du package Eigensoft, afin de réaliser des analyses en composante principale à partir des fichiers eigenstrat compilant nos données et la base de données HO, comportant 593 124 marqueurs. Cette analyse permet d'explorer les proximités génétiques entre différents individus et groupes et de résumer ces affinités en deux dimensions. Les données génomiques pour les 593 124 SNPs sont représentées sous la forme d'une matrice, les colonnes indiquant les individus et les lignes indiquant les SNPs. L'ACP est construite sur la variabilité génétique d'une liste de populations modernes d'Eurasie, variabilité sur laquelle sera projetée celle des groupes anciens analysés. La proximité spatiale entre individus sur les deux dimensions sera ainsi un indicateur de leur proximité génétique.

F-statistics : les f-statistiques (f-statistics) ont été développées par Patterson et collaborateurs en 2012 et permettent d'examiner les relations entre différentes populations à partir de leurs fréquences alléliques (Patterson *et al*., 2012). Dans le cadre de ce travail nous avons conduit plusieurs types de f-statistiques, des tests f3 et des f4. Ces méthodes ont été appliquées grâce au logiciel ADMIXTOOLS, en utilisant qp3pop ou avec admixr dans Rstudio pour les f3 et qpDstat option « f4 mode : YES » pour les f4.

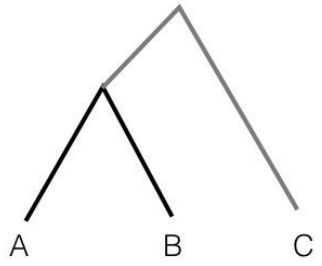


Figure 39 : Arbre représentant les relations entre les trois populations A, B et C.

- **Les f3-outgroup** : cette méthode permet notamment de mesurer la dérive génétique partagée entre deux populations A et B par rapport à une population C ancestrale (commune aux deux populations A et B et appelée « outgroup », Figure 39). Les valeurs de f3 vont être proportionnelles à cette dérive génétique et ainsi plus les f3 sont élevées plus les populations vont être proches génétiquement et inversement. A partir des valeurs de f3, nous avons par exemple construit des matrices de similarité, représentées sous forme de carte de chaleur (heatmap).
- **Les f4-statistiques** : cette méthode permet d'étudier les relations entre quatre populations A, B, C et D (Figure 40*)*. À partir des différences de fréquences alléliques entre les populations, cette méthode permet notamment de tester l'introgression d'une population vers une autre.

  En prenant ici pour A une population ancestrale, sans métissage avec C ou D, en fonction des valeurs de f4, on peut vérifier les flux de gène entre B et D et entre B et C. Des valeurs de f4 significativement positives indiquent l'existence d'un flux de gènes entre les groupes B et D, tandis que les valeurs de f4 significativement négatives indiquent un flux de gène entre les groupes B et C.

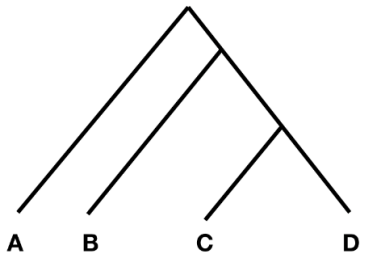


Figure 40 : Arbre représentant les relations entre les quatre populations A, B, C et D.

Métissage entre populations - qpWave et qpAdm : Les qpwave et qpadm sont des outils statistiques utilisés via ADMIXTOOLS (Patterson *et al*., 2012) et qui ont été initialement décrits dans Haak *et al*. (2015). Ces méthodes sont dérivées des f4-statistiques et permettent

d’explorer un certain nombre de questions sur les relations qu’entretiennent différentes populations, telles que :

- Les populations forment-elles des clades les unes par rapport aux autres ? (qpwave)
- Une population peut-elle être modélisée comme un métissage d'un ensemble d'autres populations, ou doit-on considérer une composante ancestrale supplémentaire pour modéliser la structure génétique de cette population ? (qpAdm)
- Quelles sont les proportions relatives des différentes composantes incluses dans le processus de métissage ? (qpAdm)

Dans les deux cas, il s’agit en premier lieu de définir deux types de populations, les « left » (populations cibles et sources) et « right » populations (populations ancestrales).

Dans le cas de **qpAdm**, la méthode permet d’étudier l’ancestralité de populations ou individus qui résultent du métissage d’au moins deux populations “sources”, avant de réaliser les qpAdm, on définit ainsi les :

- « *left populations* » : les populations sources dont il s’agit d’évaluer la validité des modèles de métissages et les proportions de métissage chez l’individu ou le groupe étudié.
- « *right populations* » : les populations ancestrales des populations sources considérées.

Ce logiciel permet d’identifier des modèles plausibles de métissage pour les fréquences alléliques observées chez l’individu ou le groupe cible analysé. Chaque modèle de métissage testé fournit des proportions d’ancestralité de chaque population source incluse dans le modèle, assorties d’une probabilité (Tableau 3).

Exemple : À partir d’individus datés du Néolithique Moyen de France, il s’agit de tester chez ces individus la part ancestrale d’une composante chasseur-cueilleurs mésolithiques ouest-européens et d’une composante héritée des premiers fermiers néolithiques d’Anatolie.

- Les populations « Left » comprennent ainsi d’abord les individus néolithiques français à tester, et les populations sources considérées dans le test, à savoir ici le groupe « chasseurs-cueilleurs de l’ouest » (Source 1) et le groupe « Anatolia N » (Source 2).
- Les populations « Right » sont constituées des populations ancestrales, desquelles descendent les populations « Left ». Ici par exemple il s’agit au moins d’inclure des « outgroups » comme les groupes Mbuti, Papous, les populations ancestrales des groupes chasseurs-cueilleurs comme la composante Villabruna, et les populations ancestrales des fermiers d’Anatolie, comme les groupes natoufiens.

Les analyses représentent pour chaque individu testé, différents modèles de métissage, les proportions dans lesquelles les sources se sont métissées et la probabilité du modèle (« p-value nested », Tableau 3).

	Modèle	Probabilité	taux Source 1	taux Source2
Modèle 1	Source 1 + Source 2	0.0705702	0.197	0.803
Modèle 2	Source 1	0	1.000	0.000
Modèle 3	Source 2	1.52231e-05	0.000	1.000

Tableau 3 : Résultats simplifiés des analyses qpAdm.

Dans cet exemple, c'est le **modèle 1** qui est retenu car il est le seul dont la probabilité est supérieure à 0.05, l'individu analysé peut être modélisé par un métissage entre la source 1 et 2, avec par exemple 19.7 % de composante héritée du groupe « Chasseurs-cueilleurs de l'ouest » (Source 1) et 80.3 % de composante héritée des fermiers d'Anatolie (Source 2).

Nous avons également exploré l'ancestralité génétique des individus analysés avec **ADMIXTURE** (Alexander *et al*., 2009). Il s'agit d'un outil statistique qui permet d'analyser des sets de données comprenant un grand nombre d'échantillons, et à partir des fréquences alléliques, de modéliser chaque individu comme un mélange de différents groupes, formant des clusters. La base de données analysée inclut les génotypes de différents individus modernes et anciens. Ces individus sont issus de populations qui sont elles-mêmes le fruit d'un métissage entre plusieurs populations ancestrales, le nombre de populations ancestrales supposé est appelé « K » dans ADMIXTURE. Le nombre de groupes « K » est défini manuellement au début de l'analyse, au cours des tests, le nombre « K » fixé va varier, par exemple entre deux populations ancestrales et 12 populations ancestrales.

Les populations ou individus analysés vont être regroupés en clusters par le logiciel, sur la base des proportions de métissage pour chaque valeur de K, c'est-à-dire qu'il s'agit de regrouper ensemble plusieurs populations ou individus qui présentent des proportions d'ancestralité similaires, pour un nombre de populations ancestrales K donné. Ensuite chaque modèle, pour chaque valeur de K, va être assorti d'un log de vraisemblance (cross-validation error). Pour conserver le modèle et la bonne valeur de K, la valeur du log de vraisemblance doit être relativement faible par rapport aux autres valeurs de K (Alexander *et al.*, 2009).

Datation des événements de métissage : à partir de l'information génomique d'un individu ou d'un groupe donné issu d'un métissage entre deux populations, il est également possible

d’estimer la date de métissage entre les deux composantes ancestrales de cet individu ou ce groupe analysé. Ceci a été réalisé grâce au logiciel DATES (Narasimhan *et al*., 2019 ; Chintalapati *et al*., 2022). Le logiciel DATES est basé sur une méthode étudiant le déséquilibre de liaison (Linkage Desequilibrium, « LD »). Cette méthode permet de modéliser à partir du génotype de l’individu ou du groupe donné, l’ascendance de l’individu métissé et estimer la date de métissage entre les deux sources ancestrales, corrélée à la taille du déséquilibre de liaison. La taille des déséquilibres de liaison est proportionnelle à la date de métissage. Plus les déséquilibres de liaisons sont importants et plus la date de métissage entre les sources considérées est récente. Tout d'abord, le logiciel calcule les proportions globales de métissage à partir des génotypes de chaque individu cible, décrit comme une combinaison linéaire des vecteurs de fréquence alléliques des deux populations sources ancestrales. La deuxième étape est l'estimation de l'ancestralité, pour évaluer pour chaque individu si un bloc génomique descend d'une source ou de l'autre. Dans le génome d’un individu, la corrélation entre les marqueurs hérités de populations ancestrales qui se sont métissées est censée décroître de manière exponentielle en fonction de la distance génétique entre les marqueurs et des processus de recombinaison, et donc du nombre de générations écoulées depuis le mélange. Pour chaque individu, DATES (Narasimhan *et al*., 2019 ; Chintalapati *et al*., 2022) estime une date de métissage, donnée en nombre de générations, en raccordant la distance génétique et la décroissance exponentielle.

V. Datations radiocarbone

Parallèlement aux analyses paléogénomiques, des datations radiocarbone ont été conduites afin d’asseoir les résultats génomiques et leurs interprétations dans un contexte chronologique solide.

La stratégie d’échantillonnage des restes humains analysés pour datation directe par le C14 répondait à plusieurs critères. L’échantillonnage des restes a été conduit dans un second temps lorsque les résultats de la conservation de l’ADN endogène étaient à disposition. Ceci a permis d’optimiser le rapport/ la correspondance entre les échantillons datés directement et les résultats génomiques.

La stratégie de datation directe a également été adaptée vis-à-vis des contextes associés aux restes humains.

Dans le cadre de contextes funéraires collectifs (dolmen, grottes sépulcrales), en l'absence d'individualisation ou de connexions anatomiques évidentes, les prélèvements conduits pour datation et analyse génomique ont été réalisés sur les mêmes vestiges. Dans ce type de contexte, où les réutilisations, notamment dans le cas des dolmens, sont fréquentes, nous avons privilégié une datation directe d'un maximum d'individus analysés au niveau génomique. Alternativement, l'attribution chronologique de certains individus a pu être argumentée par des liens de parentés avec des individus directement datés ou encore des arguments archéologiques (positions stratigraphiques par exemple). Le détail des datations par radiocarbone est développé dans les articles Partie 4. Toutes les datations obtenues ont été calibrées avec le logiciel oxcal4.4 et le paramètre Intcal20.

Partie 4 - Analyse paléogénomique des sites archéologiques : approche multi-scalaire

Chapitre 1 - Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France

I. Problématiques et objectifs

I.1. Interroger la transition : la question des interactions entre chasseurs-cueilleurs et fermiers néolithiques en Europe occidentale

Au cours des dernières années, grâce aux progrès de la paléogénomique, de nombreuses études se sont attachées à interroger d'une façon nouvelle les processus démographiques s'étant déroulés en Europe centrale et occidentale après l'arrivée des premières communautés agricoles, à l'échelle pan-européenne puis micro-régionale. La croissance exponentielle de cette documentation génomique multiscalaire a notamment permis de préciser les différences représentées au niveau de la structure génétique entres groupes néolithiques en fonction de leur distribution géographique (Gamba *et al.*, 2014 ; Skoglund *et al.*, 2014 ; Haak *et al.*, 2015 ; Hofmanová *et al.*, 2016 ; Lipson *et al.*, 2017 ; Mathieson *et al.*, 2015 & 2018; Valdiosera *et al.*, 2018 ; Brace *et al.*, 2019 ; Rivollat *et al.*, 2020).

Une différenciation entre les individus provenant de différentes régions et associés à différentes voies d'expansion néolithiques est ainsi perceptible. Notamment, les travaux ancrés dans une acquisition de données à l'échelle locale ont permis d'entrevoir la complexité des processus de contact et de métissage entre les communautés de chasseurs-cueilleurs et d'agriculteurs, à la fois en termes de nombre et d'intensité des flux de gènes (Voir Partie 1 – Chapitre 2 – II).

Depuis 2015 et les premières études paléogénomiques, une documentation abondante a pu être accumulée concernant les premières communautés agricoles identifiées entre les Balkans et l'Europe centrale (Haak *et al.*, 2015 ; Lipson *et al.*, 2017 ; Mathieson *et al.*, 2018). La compilation des données archéologiques et génétiques pour ces régions démontre une proximité géographique importante entre groupes fermiers et groupes de chasseurs-cueilleurs, contrastant avec la ténuité des flux de gènes identifiés entre ces communautés le long du courant d'expansion continental.

Toutefois à l'échelle très locale, les Balkans illustrent un cas tout à fait particulier d'échanges prononcés entre ces groupes dans la région des Portes de Fer. Des analyses génomiques et isotopiques ont en effet permis de montrer que certains individus de la région, à Lepenski Vir et Padina (Serbie) notamment, datés entre 6 100 et 5 950 cal BCE, témoignent d'événements de métissages et d'interactions entre groupes mésolithiques locaux et fermiers néolithiques d'ascendance anatolienne ayant pu prendre place au moment de l'arrivée des groupes néolithiques dans la région (Mathieson *et al.*, 2018).

Il en est de même pour plusieurs individus néolithiques de Malak Preslavets datés du milieu du VIe millénaire avant notre ère (Bulgarie ; Mathieson *et al.*, 2018). Ceci a été mis en relation

avec la densité des groupes mésolithiques dans ces régions. Au sein de la région des Portes de Fer, le long du Danube en Roumanie et en Serbie, une concentration importante de sites mésolithiques a été mise en évidence, et par ailleurs certains d'entre eux recèlent également des occupations néolithiques (Gurova & Bonsall, 2014 ; Mathieson *et al*., 2018).

La distribution géographique des zones exploitées par les groupes mésolithiques a indubitablement dû jouer un rôle dans les processus d'interaction au moment de l'arrivée des premières communautés agricoles. Dans une récente publication, T. Perrin et C. Manen notent ainsi : *« The expansion of the Neolithic clearly did not take place in a no-man's-land, but on the contrary in territories which were more or less densely occupied by indigenous groups, making the likelihood of contact between the two cultures an implicit assumption »* (Perrin et Manen, 2021).

Concernant les régions méditerranéennes, la distribution des occupations mésolithiques et les dates radiocarbone leur étant associées évoquent des fluctuations importantes au niveau de la densité de population des groupes de la fin du Mésolithique en fonction des territoires. Suivant la mise en place de modèle théoriques, l'évaluation critique des datations radiocarbone des séquences mésolithiques et néolithiques s'est ainsi installée au cœur de cette discussion, afin d'examiner de manière pragmatique la potentialité des contacts en fonction des régions et des gisements archéologiques (Binder, 2000 ; Binder *et al*., 2017a & 2017b ; Manen *et al*., 2019b ; Perrin & Manen, 2021) (Figure 41).

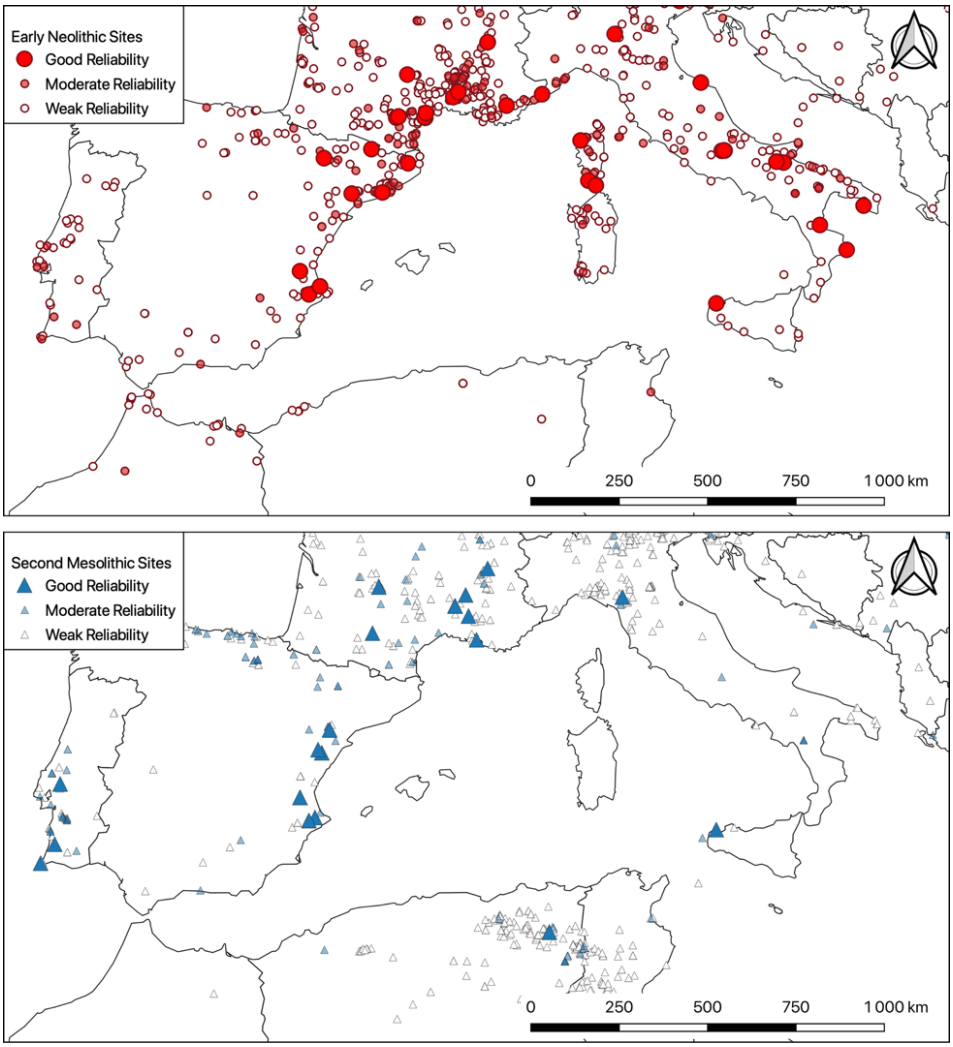


Figure 41 : Carte de répartition des principales occupations datées du second Mésolithique (après 6 500 BCE) et du Néolithique ancien en Méditerranée occidentale, en fonction de la fiabilité des datations C14 (d'après Perrin & Manen, 2021).

Dans le sud de la France, ces observations suggèrent que différents scénarios de contacts ont pu coexister à l'échelle régionale. Un modèle de « chaises musicales » a ainsi été évoqué pour la Catalogne et le Languedoc occidental, étant donné le court hiatus temporel séparant les dernières occupations mésolithiques et les premières occupations néolithiques dans la région, sans qu'une simultanéité des occupations puisse être mise en évidence (Perrin, 2013 ; Perrin et Manen, 2021). L'interstratification des séquences mésolithiques et néolithiques identifiée à la grotte du Gardon a par ailleurs permis d'évoquer un scénario de contacts plausibles entre les groupes dans le sud-est de la France, dans la Vallée du Rhône (Perrin, 2003 ; Perrin & Manen, 2021).

L'ensemble de ces observations suggère ainsi une hétérogénéité des contacts potentiels et des événements de métissage envisageables entre groupes chasseurs-cueilleurs et premiers fermiers

au cours de la diffusion du système néolithique entre Europe occidentale et au sein de la Méditerranée.

Comme nous l'avons vu, une autre manière d'appréhender les échanges entre ces groupes est, à partir de la variation génétique observée dans les communautés fermières, d'examiner la part d'ancestralité héritée des groupes mésolithiques au niveau génomique et d'évaluer la temporalité des phénomènes de métissages (Narasimhan *et al*., 2019 ; Chintalapati *et al*., 2022). Pour interroger cette hétérogénéité, il convient toutefois de noter qu'à l'échelle européenne la répartition des données recueillies jusqu'à présent est assez disparate et ne représente que très partiellement la diversité génétique des premières communautés agricoles dans certaines régions. Les premiers groupes d'agriculteurs associés au courant continental d'expansion (Linearbandkeramik (LBK) et précurseurs comme les LBK de Transdanubie et d'Alföld, les cultures Starčevo-Körös-Criş) sont génétiquement bien représentés (N = 172). À l'inverse, les données concernant les communautés agricoles méditerranéennes liées au complexe culturel Impressa ou Impresso-Cardial sont plus restreintes (ICC, N = 41)[7].

Plus récemment, l'acquisition de données génomiques pour l'Italie, la France et la péninsule Ibérique a néanmoins montré des degrés variables de métissage entre les agriculteurs pionniers et les groupes locaux de chasseurs-cueilleurs (Valdiosera *et al*., 2018 ; Villalba-Mouco *et al*., 2019 ; Antonio *et al.*, 2019 ; Olalde *et al.*, 2019 ; Rivollat *et al*., 2020 ; Yu *et al.*, 2022). En effet, malgré de faibles niveaux de métissage entre ces groupes le long de la Méditerranée centrale, plusieurs individus émanant des groupes néolithiques de Pendimoun et de l'Aven des Bréguières dans le sud-est de la France, datés de la seconde moitié du VIe millénaire avant notre ère, présentent des proportions sans précédent d'ascendance génétique mésolithique (jusqu'à 56% chez un individu de Pendimoun ; Rivollat *et al*., 2020). Ces observations démontrent que ces phénomènes de métissages ont pu se produire plus localement, quelques générations seulement après l'arrivée de l'agriculture dans cette région. Ceci place ainsi le sud-est de la France comme une zone de contact potentielle entre les communautés HG et les communautés d'agriculteurs, et souligne ainsi la nécessité d'études génomiques régionales plus fines.

Par ailleurs, plus à l'ouest les premiers groupes fermiers de la péninsule Ibérique présentent un héritage mésolithique local, caractérisé par la persistance d'ancestralité génétique Magdalénienne de type GoyetQ2. Au sein de groupes néolithiques, cet héritage génétique a jusqu'alors uniquement été identifié en Espagne, au sud de la péninsule Ibérique (Cueva del Toro, Andalousie) et en Catalogne (Cueva de Chaves) (Villalba-Mouco *et al.*, 2019).

[7] Ce décompte s'appuie sur la version 44.3 de la base de données *Allen Ancient DNA Resource (AADR)* disponible en ligne au moment de la rédaction et correction de l'article.

Ceci confirme l'importance de la poursuite de la documentation génomique des populations méditerranéennes, et à l'échelle du territoire français soulève la question de la variabilité régionale des dynamiques migratoires et processus d'interaction. Situé à l'interface entre la péninsule Ibérique et l'Italie, le sud de la France, et plus particulièrement le Languedoc, est ainsi une région clé pour comprendre la relation complexe entre les interactions biologiques et culturelles entre les groupes fermiers et chasseurs-cueilleurs. Cette région reste encore peu documentée sur le plan génétique alors qu'elle a par ailleurs bénéficié d'une dense recherche autour de la question des interactions entre groupes sur le plan archéologique (Binder, 2000 ; Guilaine & Manen, 2007 ; Perrin & Manen, 2021).

I.2. Évolution de la structure génétique des groupes au cours du Néolithique en France

À partir de 4 000 ans BCE, l'adoption généralisée du mode de vie agro-pastoral transforme durablement les sociétés humaines et atteint les régions les plus reculées de l'Europe (Nordqvist & Kriiska, 2015; Mittnik *et al*., 2018 ; Brace *et al*., 2019). Comme nous l'avons vu, alors que les études génomiques macrorégionales n'ont majoritairement mis en évidence qu'une faible intensité des métissages entre les agriculteurs et les chasseurs-cueilleurs locaux en Europe centrale et occidentale au Néolithique ancien, les données actuelles tendent à montrer une augmentation de l'ascendance mésolithique dans toutes les communautés agricoles européennes au cours du Néolithique (Haak *et al*., 2015 ; Lipson *et al*., 2017 ; Valdiosera *et al*., 2018 ; Olalde *et al*., 2019 ; Marcus *et al*., 2020 ; Brunel *et al*., 2020 ; Papac *et al*., 2021).
La période comprise entre ~3 500 et 2 000 BCE, correspondant globalement dans le sud de la France au Néolithique final et à la transition vers l'Âge du Bronze en Europe occidentale. Cette période a fait l'objet d'études récentes ayant notamment pour objectif d'éclaircir d'autres processus démographiques, qui ont entraîné la diffusion de l'ascendance génétique liée aux groupes nomades des steppes pontiques au cours du IIIe millénaire BCE (Haak *et al*., 2015 ; Olalde *et al*., 2018, 2019 ; Furtwängler *et al*., 2020 ; Brunel *et al*., 2020 ; Immel *et al*., 2021 ; Seguin-Orlando *et al*., 2021). Pour la France, les données génomiques documentant la structure génétique des groupes de la fin du Néolithique restent encore rares et inégales en fonction des régions (Brunel *et al*., 2020 ; Seguin-Orlando *et al*., 2021). De manière inattendue, des travaux récents ont mis en évidence la persistance de fortes proportions d'héritage mésolithique dans des communautés fermières à la fin du Néolithique en Europe occidentale. Au cours de l'année 2021, des communautés génétiquement hétérogènes, caractérisées par de fortes disparités au niveau des proportions d'ascendance mésolithique en fonction des individus ont ainsi été

identifiées à Mont-Aimé dans le Bassin parisien (France ; Seguin-Orlando *et al*., 2021) et à Niedertiefenbach dans la Hesse (Allemagne ; Immel *et al*., 2021).

Dans ce cadre, l'hétérogénéité prononcée de l'héritage mésolithique au sein des communautés agricoles au cours du Néolithique souligne la nécessité de préciser ces dynamiques d'interactions à l'échelle du territoire français par un examen diachronique de la variabilité génétique à l'échelle locale et micro-régionale.

La structure génétique des groupes néolithiques en France et de son évolution au cours de la période constitue ainsi un autre pan de la recherche sur les groupes protohistoriques en France. De par le découpage culturel documenté dans le registre archéologique, un point important est notamment de s'interroger sur l'homogénéité génétique des communautés néolithiques en France, tant au niveau régional que chronologique.

En d'autres termes, les différences culturelles entre les groupes néolithiques reflètent-elles également des différences génétiques notables et ces différences se sont-elles maintenues sur le long terme ?

I.3. Corpus et objectifs de l'étude

Dans ce chapitre, les résultats sont présentés sous la forme d'un article publié en novembre 2022 dans la revue Iscience. Dans ce cadre, nous avons analysé un total de 76 échantilons. L'article intègre les données génomiques acquises pour 28 individus d'Occitanie, provenant de six sites archéologiques, couvrant une période allant d'environ 5 500 à 2 500 BCE : La Baume Bourbon (N=7 ; Cabrières, Gard) ; Gazel (N=1 ; Sallèles-Cabardès, Aude) ; Le Champ du Poste (N=3 ; Carcassonne, Aude) ; Le Crès (N=4 ; Béziers, Hérault) ; Le Dolmen des Fades (N=3 ; Pépieux, Aude) ; L'Aven de la Boucle (N=10 ; Corconne, Gard).

À partir de ce corpus, nous avons donc cherché à examiner, à l'échelle régionale, l'hétérogénéité génétique des groupes du sud de la France, afin de discuter des liens entre l'évolution des pools génétiques et les transformations culturelles documentées au cours du Néolithique dans la région, entre la deuxième moitié du VIe millénaire et la première moitié du IIIe millénaire.

Au niveau du Languedoc, territoire connectant le sud-est de la France et la péninsule Ibérique, les groupes fermiers associés aux cultures Cardial et Épicardial n'étaient jusqu'alors pas documentés au niveau génomique. En examinant le profil génétique des individus de la Baume Bourbon (Cabrières, Gard) et de la Grotte Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude), ce travail nous permet ainsi d'évaluer si les sites de Pendimoun et l'Aven des Bréguières représentent des *unicum* dans le paysage méditerranéen ou bien s'ils s'inscrivent dans un phénomène régional

plus large d'interactions intensifiées entre chasseurs-cueilleurs et agriculteurs dans la Méditerranée occidentale.

Lorsque le contexte archéologique et la conservation macroscopique des vestiges permettaient un échantillonnage plus extensif, nous avons échantillonné plusieurs individus ou restes osseux par site afin de pouvoir potentiellement examiner la variabilité génétique à l'échelle de ces ensembles archéologiques et potentiellement discuter du recrutement funéraire. Pour chaque site, nous avons considéré plusieurs critères de sélection :

- Un échantillonnage prioritaire de restes pétreux, et à défaut de restes dentaires. Concernant la Baume Bourbon, cette cavité sépulcrale incluait des dépôts collectifs de restes humains, avec très peu de connexions anatomiques (Zemour, 2013). La rareté de ce type de corpus pour les populations méditerranéennes du Néolithique ancien nous a ammené à adapter notre stratégie d'échantillonnage. Afin de garantir l'obtention de données pour un maximum d'individus, nous avons ainsi étendu l'échantillonnage aux restes infra-crâniens.
- Un échantillonnage considérant différents secteurs des ensembles funéraires ciblés (considérant par exemple différentes unités stratigraphiques ou différentes zones des ensembles funéraires).
- Un échantillonnage considérant différent type de dépôts funéraires. Par exemple concernant le site du Crès (Béziers, Aude) nous avons échantillonné des sépultures simples et des sépultures multiples, et nous avons également ciblé différents types architecturaux de sépultures identifés (Loison & Schmitt, 2009).

Ainsi, des données génomiques représentant un corpus d'individus plus important ont pu être obtenues pour La Baume Bourbon (N=7 ; Cabrières, Gard ; ~5 500-4 800) ainsi que pour l'Aven de la Boucle (N=10 ; ~3 500-2 700 BCE). Une étude spécifique plus extensive est développée dans le Chapitre 2 concernant l'Aven de la Boucle (Partie 4 – Chapitre 2).
Par ailleurs, en plus des 28 individus analysés dans le cadre de cette étude, nous avons tout récemment acquis des données génomiques complémentaires concernant un individu associé à l'occupation épicardiale de la grotte Gazel (GAZ1C, sépulture 1). Nous présenterons à la suite de l'article un bref récapitulatif des résultats préliminaires acquis, qui seront développés ultérieurement dans l'optique de leur publication.

Concernant le site du Crès, des données génomiques suplémentaires pour 12 individus n'ont pu être acquises que très récemment, aussi ces données ne figurent pas dans le manuscrit et seront traitées dans un second temps.

Les « *Supplemental information* » comprenant les tables et figures supplémentaires associées à l'article sont téléchargeables depuis la version disponible en ligne de la publication : *https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105387*.

Nous avons inclus en annexes les figures contenues dans les *Supplemental Information* de cet article ainsi qu'un récapitulatif des données préliminaires pour GAZ1C (Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1).

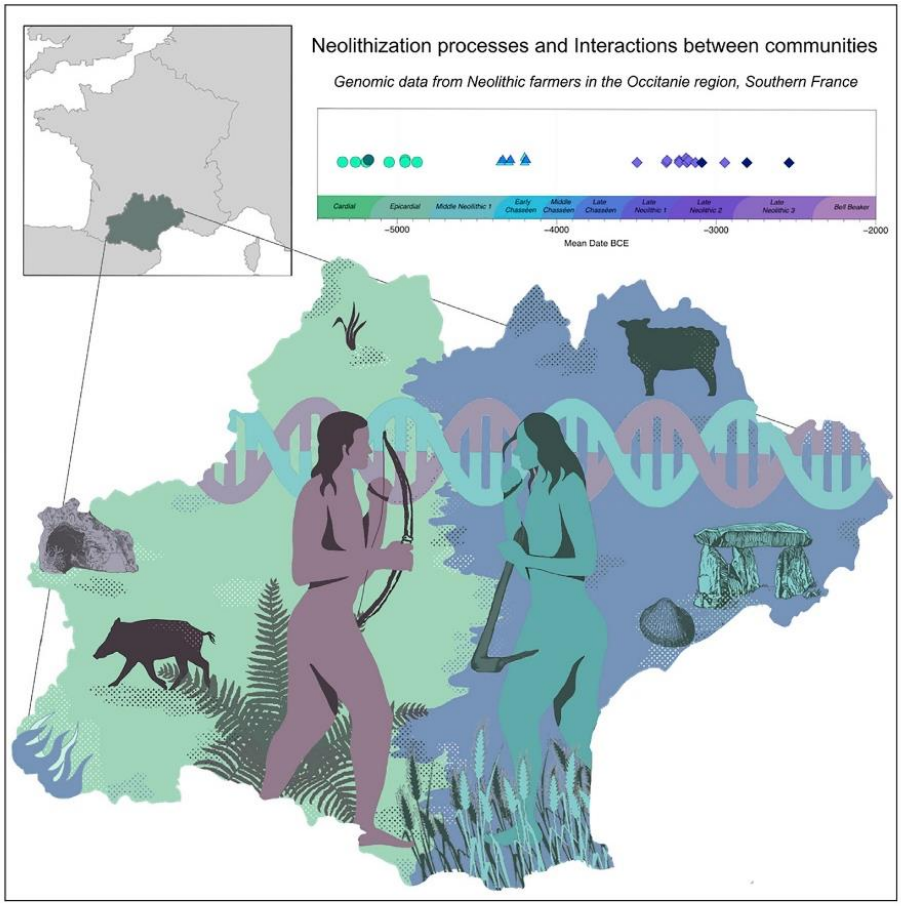
II. Article 1 : "Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities"

iScience

CellPress
OPEN ACCESS

Article

Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities



Ana Arzelier, Maïté Rivollat, Harmony De Belvalet, ..., Wolfgang Haak, Marie-France Deguilloux, Mélanie Pruvost

ana.arzelier@u-bordeaux.fr (A.A.)
marie-france.deguilloux@u-bordeaux.fr (M.-F.D.)
melanie.pruvost@u-bordeaux.fr (M.P.)

Highlights

Genome-wide data from 28 individuals from Southern France (~5,500–~2,500 BCE)

Small groups associated with the Neolithic expansion along the Mediterranean

Early admixture between hunter-gatherers and Neolithic farmers in Southern France

Multiple pulses of HG legacy introgression in Western Europe throughout Neolithic

Arzelier et al., iScience 25, 105387
November 18, 2022 © 2022 The Authors.
https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105387

iScience

CellPress
OPEN ACCESS

Article

Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities

Ana Arzelier,[1,10,*] Maïté Rivollat,[1,2,3,4] Harmony De Belvalet,[1] Marie-Hélène Pemonge,[1] Didier Binder,[5] Fabien Convertini,[6,7] Henri Duday,[1] Muriel Gandelin,[6,8] Jean Guilaine,[8,9] Wolfgang Haak,[4] Marie-France Deguilloux,[1,*] and Mélanie Pruvost[1,*]

SUMMARY

Archaeological research shows that the dispersal of the Neolithic took a more complex turn when reaching western Europe, painting a contrasted picture of interactions between autochthonous hunter-gatherers (HGs) and incoming farmers. In order to clarify the mode, the intensity, and the regional variability of biological exchanges implied in these processes, we report new palaeogenomic data from Occitanie, a key region in Southern France. Genomic data from 28 individuals originating from six sites spanning from c. 5,500 to c. 2,500 BCE allow us to characterize regional patterns of ancestries throughout the Neolithic period. Results highlight major differences between the Mediterranean and Continental Neolithic expansion routes regarding both migration and interaction processes. High proportions of HG ancestry in both Early and Late Neolithic groups in Southern France support multiple pulses of inter-group gene flow throughout time and space and confirm the need for regional studies to address the complexity of the processes involved.

[1]Université de Bordeaux, CNRS, De la Préhistoire à l'Actuel: Culture, Environnement et Anthropologie (PACEA UMR 5199), 33615 Pessac Cedex, France

[2]Ghent University, Department of Archaeology, 9000 Gent, Belgium

[3]Durham University, Department of Archaeology, Durham DH1 3LE, UK

[4]Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Department of Archaeogenetics, 04103 Leipzig, Germany

[5]Université Côte d'Azur, CNRS, Cultures, Environnements. Préhistoire, Antiquité, Moyen-Âge (CEPAM UMR 7264), 06300 Nice, France

[6]Institut National de Recherches Archéologiques Préventives (INRAP), Cedex 14, 75685 Paris, France

[7]Université Paul Valéry Montpellier 3, CNRS, Archéologie des Sociétés Méditerranéennes (ASM UMR 5140), 34199 Montpellier, France

[8]Université de Toulouse II, CNRS, Travaux et Recherches Archéologiques sur les Cultures, les Espaces et les Sociétés (TRACES UMR 5608), 31058 Toulouse, France

[9]Collège de France, Cedex 05, 75231 Paris, France

[10]Lead contact

*Correspondence: ana.arzelier@u-bordeaux.fr (A.A.), marie-france.deguilloux@u-bordeaux.fr (M.-F.D.), melanie.pruvost@u-bordeaux.fr (M.P.)

https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105387

INTRODUCTION

Originating from the Middle East around 10,000 BCE, the Neolithic lifestyle has been shown to spread westward across Europe mainly during the seventh millennium, via two main routes: the Continental route, through the Struma and Vardar, and ultimately the Danube valleys and the Mediterranean route, through the Adriatic Region (Guilaine, 2001, 2003). Recent ancient DNA (aDNA) research significantly enriched our knowledge of the demographic processes taking place in Central and Western Europe following the arrival of the first farming communities and the subtle geographic structure between Neolithic groups (Brace et al., 2019; Brunel et al., 2020; Gamba et al., 2014; Haak et al., 2015; Hofmanová et al., 2016; Lipson et al., 2017; Mathieson et al., 2015, 2018; Skoglund et al., 2014; Rivollat et al., 2020; Valdiosera et al., 2018;). Whereas the data gathered so far is unevenly distributed across Europe, genetic signals point to a differentiation between individuals from different regions and associated with different Neolithic expansion routes. These notably indicate diverse biological interaction processes between hunter-gatherer (HG) and farmer communities, both in terms of the number and intensity of gene flow events. Early farmer groups associated with the continental stream of expansion (Linearbandkeramik (LBK) and precursors like the Transdanubian and Alföld LBK, Starčevo, Körös, Criş cultures) are genetically well represented (N = 172), and the data at hand highlight very little initial gene flow during their expansion from southeastern to Central Europe, even though Neolithic settlers coexisted and exchanged material with neighboring HG (Haak et al., 2015; Lipson et al., 2017; Mathieson et al., 2018). The data from Mediterranean farmer communities related to the Impressed Wares or Impresso-Cardial cultural complex is smaller (ICC, N = 41), but the available Neolithic genomes from modern-day Italy, France, and Iberia have nonetheless displayed variable degrees of admixture between incoming farmers and local HG (Antonio et al., 2019; Rivollat et al., 2020; Olalde et al., 2019; Valdiosera et al., 2018; Villalba-Mouco et al., 2019). Indeed, despite low but noticeable levels of admixture between HG and farmer communities along the central Mediterranean, early farmers from Pendimoun and Les Bréguières in Southeastern France, dated to the second half of the 6th millennium BCE, showed unprecedentedly high proportions of HG ancestry (up to 56% in one Pendimoun individual; Rivollat et al., 2020). These observations demonstrated that admixture took place

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

locally within only a few generations after the arrival of farming in this region, marking it as a contact zone between HG and farmer communities, and highlighting the need for more fine-grained regional genomic studies.

By 4,000 BCE, the agro-pastoral way of life was deeply anchored in human societies and had reached the far ends of Europe (Brace et al., 2019; Mittnik et al., 2018; Nordqvist and Kriiska, 2015). Whereas macro-regional genomic studies highlighted only minimal admixture during Early Neolithic (EN) between farmers and local HG in Central and Western Europe, HG ancestry increased over time in all farming communities as the Neolithic period progressed (Brunel et al., 2020; Haak et al., 2015; Lipson et al., 2017; Marcus et al., 2020; Papac et al., 2021; Olalde et al., 2019; Valdiosera et al., 2018).

The period between ~3,500 and 2,000 BCE, corresponding to Late Neolithic (LN) and the transition into the Bronze Age in Western Europe, has been the focus of recent studies highlighting the demographic processes taking place with regard to the arrival of the Steppe-related ancestry (Haak et al., 2015; Furtwängler et al., 2020; Immel et al., 2021; Lösch et al., 2020; Olalde et al., 2019). For France, genomic data documenting LN groups' ancestry is still scarce (Brunel et al., 2020; Seguin-Orlando et al., 2021). Recent studies provided unexpected insights into the HG legacy in LN farmer groups from Western Europe. Genetically heterogeneous communities with highly variable amounts of HG ancestry per individual were found at Mont-Aimé in the Paris Basin (France; Seguin-Orlando et al., 2021) and Niedertiefenbach in Hesse (Germany; Immel et al., 2021).

The pronounced heterogeneity of the HG legacy in Neolithic farmer communities clearly necessitates further time transects with a regional focus. Southern France is a key region for understanding the complex relationship between biological and cultural HG-farmer interactions. The rich archaeological record of Southern France indeed suggests various human groups entangled in a complex interplay of contact and exchange of elements attributed to both HG and Neolithic subsistence strategies (Binder, 2000; Guilaine and Manen, 2007; Perrin and Manen, 2021). We consequently analyzed genome-wide data recovered for 28 individuals from Occitanie, an archaeologically well-defined but still poorly genetically documented region that links the Iberian Peninsula and Southeastern France. The human remains originate from six sites, spanning from c. 5,500 to c. 2,500 BCE. We therefore aimed to assess a) whether the cultural variation was also reflected in the genetic heterogeneity, to discuss the connection between gene pools evolution and cultural transformations during the Neolithic, and b) whether sites like Pendimoun and Les Bréguières were localized exceptions or representing a wider regional phenomenon of intensified HG-farmer interactions in key regions of the Western Mediterranean area.

RESULTS AND DISCUSSION

Human remains and archaeological background

A total of 76 human remains were submitted to shallow shotgun sequencing to screen for the preservation of ancient human DNA molecules (see STAR Methods). All samples originate from six Neolithic archaeological sites located in Occitanie, Southern France (Figures 1C and S1): Baume Bourbon (BBB), Gazel (Gazel4), Le Crès (CRE), Champ du Poste (SP), the Dolmen des Fades (FAD) and the Aven de la Boucle (BOU).

DNA libraries from human remains presenting endogenous human DNA ranging between 5.4 and 72% were selected for whole-genome shotgun sequencing to obtain a total of 21 partial genomes with coverage between 0.078X and 0.68X (Tables S1 and S2). For individuals from the Baume Bourbon cave, who yielded lower endogenous DNA content (0.6–22.8%, with a median of 0.992%, Table S2), next-generation libraries were enriched for ~1.2 million single nucleotide polymorphisms (SNPs) by using targeted in-solution capture (1240k SNP capture; Mathieson et al., 2018) at the Max Planck Institute for the Science of Human History in Jena, Germany. For this particular site, which provided some of the oldest Neolithic human remains in the region, the use of capture allowed us to obtain usable genomic data for a maximum number of individuals and to test the biological relatedness between the deceased in a cost-effective way.

Applying quality thresholds, we removed samples with >~5% of contamination on the X chromosome (applicable on males) or coverage of fewer than 19,000 SNPs in the 1240k dataset (Mathieson et al., 2015). We also controlled contamination using mtDNA data (Table S3, STAR Methods) and the presence

CellPress
OPEN ACCESS

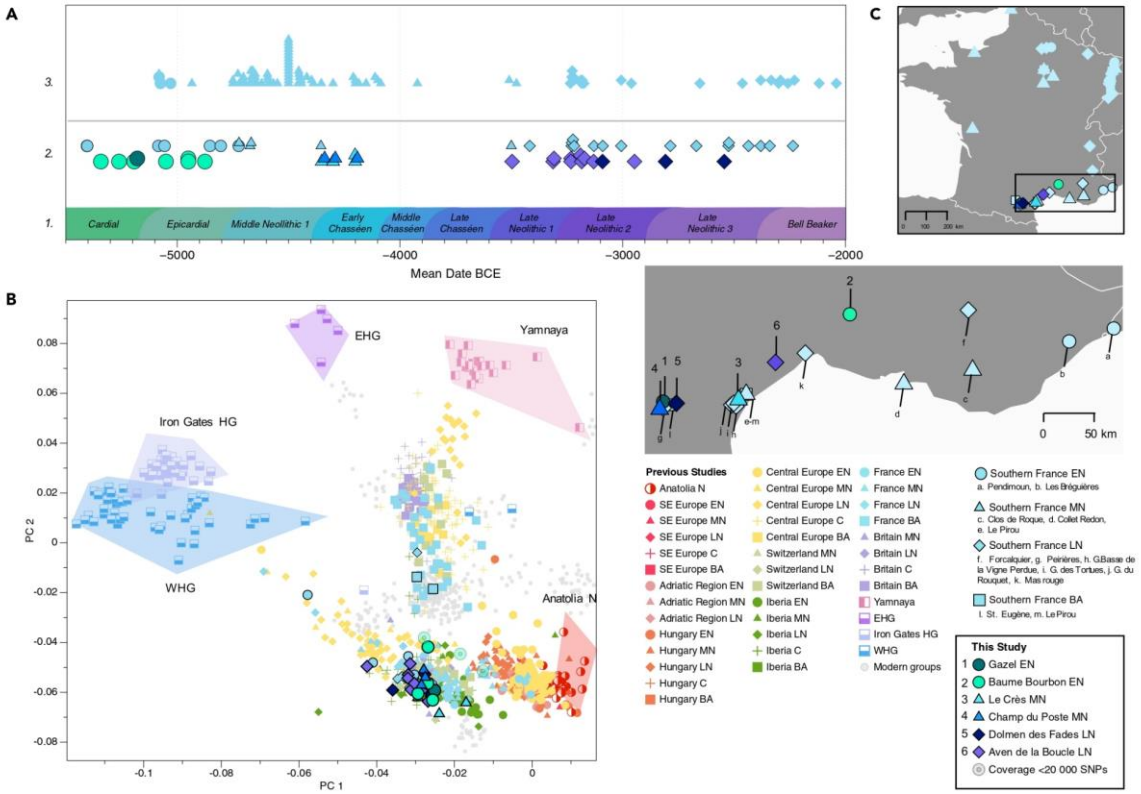


Figure 1. Temporal and geographic distribution of the individuals included in this study

(A) Chronological timeline presenting (1) cultural chronology of Southern France, (2) mean radiocarbon dates obtained for the 23 samples in this study (lower) and for previously published samples from Southern France (upper), and (3) radiocarbon and context dates for previously published samples from the rest of France.

(B) Relevant published and 28 newly reported ancient individuals projected onto a principal component analysis (PCA) of 796 present-day West Eurasians (Lazaridis et al., 2017; Patterson et al., 2012). Individuals from this study presenting less than 20,000 SNPs are shown with a distinct symbol as the position of low-coverage genomes on the PCA must be discussed with caution (Günther and Jakobsson, 2019).

(C) Geographical distribution of archaeological sites and samples in today's France with zoom in on Southern France.

of DNA damage patterns consistent with ancient origin. As a result, 28 samples were kept for downstream analyses (Tables S1 and S3). To examine the genetic diversity, we co-analyzed all 28 newly typed genome-wide data with previously reported data from 1098 ancient individuals and the genotypes of 59 modern-day human populations from West Eurasia by conducting principal component analysis (PCA; on a reduced set of overlapping variants – Human origins [HO] dataset; Lazaridis et al., 2017; Patterson et al., 2012 Table S8). We explored the genetic affinities and legacies of ancient individuals using *f*-statistics, qpAdm, and DATES (Chintalapati et al., 2022; Harney et al., 2021; Narasimhan et al., 2019; Patterson et al., 2012;). Using HapROH, we assessed the level of inbreeding and/or past limitations of the effective population's size of newly reported and published ancient individuals (Ringbauer et al., 2021; Tables S8, S10, S11, S12, S13, S14, S15, S16, and S17; STAR Methods, ADMIXTOOLS). We also report direct ^{14}C dates for 23 individuals, with dates ranging from 5,462 BCE to 2,470 BCE (Figure 1B, Tables S1 and S9).

Genome-wide data were recovered from eight individuals originating from two sepulchral contexts attributed to the second stage of the ICC complex: the Baume Bourbon cave (Cabrières, Gard; $N = 7$) and the contemporary Gazel cave (Sallèles-Cabardès, Aude; $N = 1$), with dates ranging between ~5,400 and 4,800 BCE (Beyneix, 1997; Coste et al., 1987; Duday and Guilaine, 1980; Zemour, 2013). Direct dates obtained for these sites confirm their cultural attribution to Cardial-Epicardial cultures, which were followed by

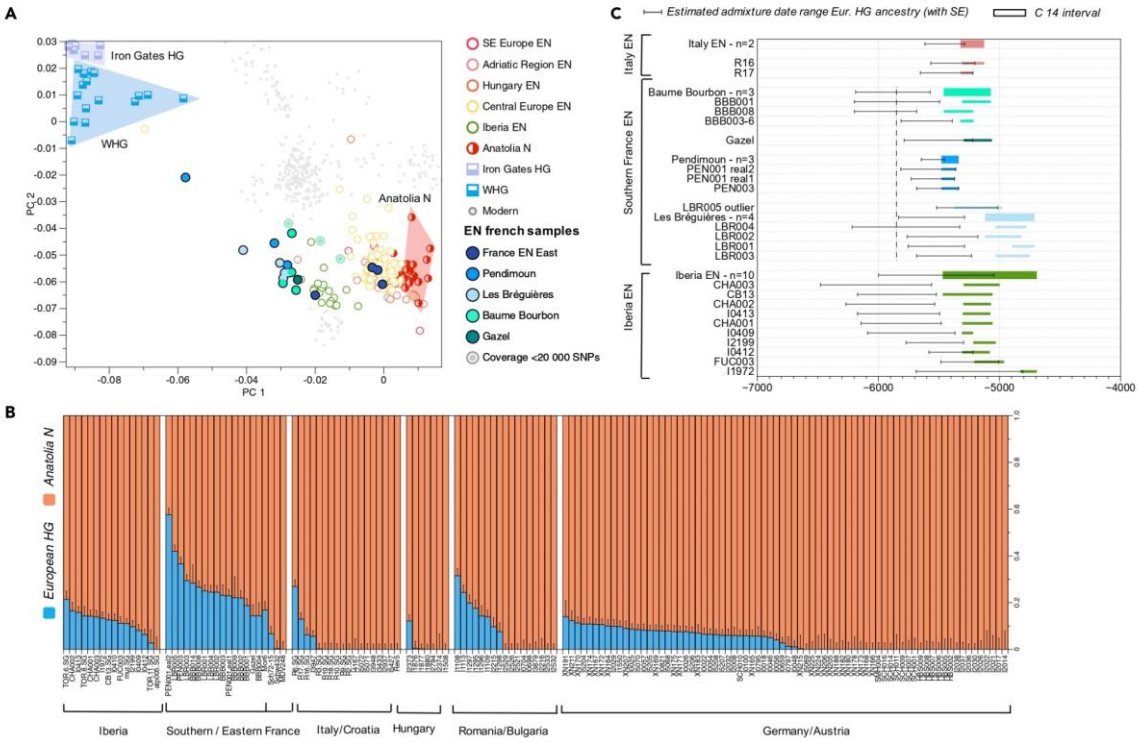


Figure 2. Intensity and timeline of admixture between Early Neolithic (EN) farmers and hunter-gatherers in Europe

(A) PCA highlighting the genetic differentiation between European and Anatolia EN groups (~8,300–4,800 BCE) regarding their affinity with individuals from Late Upper Palaeolithic/Mesolithic (~16,000–5,600 BCE).

(B) QpAdm analysis. Western European individuals from EN contexts represented as a two-way model (Anatolia_N and European_HG (Loschbour, KO1, La Braña), qpAdm Model 1, Table S10).

(C) Admixture date estimates using DATES software, using the sources in (B). The conversion of generations to calendar years is using 28 years per generation and admixture time estimate is added to the oldest date of C14 interval (Table S15 and STAR Methods). The black dashed line materializes archaeologically attested farming establishment in Southern France, around 5,850 BCE.

several centuries of the pioneer Neolithic settlements (~5,850 BCE) in the Mediterranean Languedoc (Binder et al., 2018). Seven individuals come from two necropolises dated to the second half of the 5th millennium BCE: Champ du Poste (Convertini and Georjon, 2018; Carcassonne, Aude; $N = 3$) and Le Crès (Loison and Schmitt, 2009; Béziers, Hérault; $N = 4$). The respective ^{14}C dates indicate that both necropolises were used over a few centuries and included individuals with dates between ~4,500 and 4,050 BCE, attributed to the early Southern Chasséen culture (Ambert et al., 1989; Brunel et al., 2020; Loison and Schmitt, 2009; Vaquer, 1990, 1991, 1998) (STAR Methods). The remaining 13 low-coverage genomes come from individuals recovered in two collective burials used during LN and Bronze Age: the Aven de la Boucle (Duday, 1987; Jallet et al., 2010; Corconne, Gard; $N = 10$) and the Dolmen des Fades (Bonnery, 1991; Guilaine, 1998; Pépieux, Aude; $N = 3$). Individuals' dates range between ~3,600 and 2,800 BCE for the Aven de la Boucle and between ~3,200 and 2,400 BCE for the Dolmen des Fades (Figure 1B, Tables S1 and S9, STAR Methods).

Biological interactions between farmers and HGs on the Mediterranean coast

On the PCA plot, individuals from Baume Bourbon (BBB) and Gazel cluster closely with the earliest farmers from Southern France sites of Pendimoun (PEN) and Les Bréguières (LBR) (Figures 1B and 2A). Early farmers associated with the continental wave of Neolithization (e.g., LBK), located in Alsace and Eastern France (Brunel et al., 2020), and those linked to the Mediterranean wave from Southern France[14] form two distinct clusters on the PCA plot, echoing the pan-European picture (Rivollat et al., 2020). Early farmers from

CellPress
OPEN ACCESS

Southern France (PEN, LBR, Gazel, BBB) are shifted toward the HG cluster on PC1, as opposed to other contemporaneous groups from Central Europe and LBK individuals from Alsace, and even further than Neolithic Iberia (Figure 2A). QpWave tests confirmed this clustering and revealed significant differences between the LBK individuals from France, the EN farmers from the Iberian Peninsula, and those from Southern France (LBR, Gazel, and BBB) (Table S17 and Figure S13). Genetic affinities of early farmers from Southern France with both farmers from the Mediterranean wave and HG are also seen in the results from uniparentally-inherited markers. The eight EN individuals from Southern France were indeed assigned to mitochondrial haplogroups J, H, K1, and U5 and male individuals carried Y chromosome haplogroup I2a1a2 (STAR Methods, Tables S5 and S6).

To formally test for shared genetic drift between Neolithic individuals (test) and European HG we calculated outgroup-*f3*-statistics of the form *f3*(test, European HG; Mbuti) (Table S14 and Figure S6). For EN communities (6,100–4,700 BCE), we noted that individuals from Italy, the Iberian Peninsula, and Southern France exhibit higher *f3*-values, and thus higher amounts of shared genetic drift with HG compared to contemporaneous continental populations from Alsace, Germany, Austria, Hungary, and Romania (Table S14 and Figure S6). We conducted *f4*-statistics of the form *f4*(Mbuti, X; Y, Anatolia Neolithic) where X and Y correspond respectively to HG individuals and Neolithic individuals reported in this study to trace genetic affinities between Neolithic farmers and various HG communities. We were able to highlight that EN individuals from Baume Bourbon and Gazel share the most genetic affinities with HG specifically from Italy, France, Luxembourg, Germany, and the British Isles relatively to other HG groups (Table S18, SI4, Figure S9). We then used qpAdm (ADMIXTOOLS, STAR Methods) to explore European HG (Loschbour, KO1, La Braña) and Anatolian farmers (Anatolia_N) as potential sources of ancestry in European EN individuals and quantify the respective ancestry proportions (Figure 2B, qpAdm Model 1, Table S10). We were able to model Baume Bourbon and Gazel individuals as a two-way mixture of Anatolian farmers and European HG components with relatively high proportions of European HG ancestry ranging from 14.4 to 28.4% (qpAdm Model 1, Table S10). EN farmers from Southwestern Europe exhibit higher proportions of HG-related ancestry (18.5% on average) than LBK-associated individuals who either carry low amounts of HG ancestry or can be modeled with Anatolia_N ancestry, exclusively (7% on average; Lipson et al., 2017). In the Mediterranean region, the highest proportions of HG ancestry were found in individuals from Southern France (Pendimoun (22.9–57.6%), Les Bréguières (24.5–41.9%) and Baume Bourbon (14.4–28.4%) documenting substantial admixture in this region compared to contemporaneous, neighboring groups in Iberia and the Adriatic region. Whereas already identified for EN occupations of Pendimoun and Les Bréguières in Southeastern France, the high HG proportions found in individuals from Baume Bourbon and Gazel extend the geographic expanse of intensified HG-farmer interactions to the western part of the French Mediterranean, thus encompassing the entire Mediterranean zone of France.

We aimed to trace the presence of residual Magdalenian-associated ancestry (Villalba-Mouco et al., 2019), represented by ~15,000-year-old Belgian GoyetQ2 (qpAdm model 3, Tables S12 and S14; Figures S7 and S11). Only BBB003_6 from Baume Bourbon could be modeled with GoyetQ2 as an additional source of HG ancestry (16.5%). The other individuals are best modeled as a two-way mixture of Villabruna-related ancestry and Anatolia farmers' ancestry (Table S12 and Figure S11). Among contemporaneous EN farmers, high levels of GoyetQ2-like ancestry were reported in Iberians with the highest proportions identified in individuals from Andalusia (Cueva del Toro), and in lower proportions in Catalonia (Cueva de Chaves; Villalba-Mouco et al., 2019). These results argue in favor of networks connecting the populations of Languedoc and the Valencian region with a feedback effect from the Iberian Peninsula toward the East, a hypothesis that was put forward to explain the formation of the "Franco-Iberian Cardial" (Guilaine 2018a, 2018b; Guilaine and Manen, 2007). However, we have to consider that very little is known about the genetics of local Mesolithic groups, who could have equally contributed to the ancestry observed at Baume Bourbon. Among Mesolithic individuals, high proportions of GoyetQ2 ancestry were identified in French HGs from Les Perrats, on the West Atlantic façade during the early stage of Mesolithic, highlighting the late persistence of Madgalenian-associated genetic heritage outside of Iberia (Brunel et al., 2020). The presence and high percentage of GoyetQ2 ancestry at Baume Bourbon is all the more interesting as no EN individual from the Eastern part of the French Mediterranean appears to carry this type of ancestry. However, the distribution of this genetic component, which also manifests sporadically in Central Europe (Table S12), needs to be better characterized. This clearly highlights the need for further documentation of both Mesolithic and EN groups.

To document the processes of gene flow during the Mediterranean Neolithic expansion, we also estimated the timing of admixture events using the software DATES (Chintalapati et al., 2022; Narasimhan et al., 2019; DATES model 1, Table S14, Figure 2B, STAR Methods, Figure S14). All admixture estimations discussed here were calculated taking into account the interval between the maximum and minimum C14 dates of the individuals/groups to catch the most ancient and most recent possible admixture event as well as a generation time of 28 years (Fenner, 2005). However, estimations calculated for the median of C14 dates (and generation times of 25–30 years) can also be found in Table S15. For the individuals from Baume Bourbon (N = 3), admixture dates ranged between ~6,200 and ~5,600 BCE, and one individual yielded ~5,900–5,300 BCE. For Gazel, Pendimoun, and Les Bréguières sites/individuals the estimated dates ranged between ~6,200 and ~5,000 BCE. When considering only the oldest C14 age for the Baume Bourbon group, DATES estimations (21.918 $\pm$ 4.037 generations before the age distribution of the group therefore between ~6,200 and ~5,950 BCE) place the admixture event at least four generations (~111 years) before archaeologically attested farming establishment in the region, around 5,850 BCE (Binder, 2000). Nevertheless, when considering the minimum C14 age of the group, estimations place the admixture around 5,685 BCE, right after the farmers' arrival. Pending estimates based on a more robust methodology, we cannot exclude that admixture between HG and incoming farmers took place prior to their arrival in the Occitanie region or right during their establishment in the region (Hofmanová et al., 2016). Of note, the other EN sites from Southern France returned date estimates suggesting that admixture could have occurred shortly after the arrival of farming in respective regions. Finally, admixture date ranges estimated for Italian and Iberian EN farmers were wider than those estimated for French sites. The variability of admixture dates measured between sites in the Western Mediterranean region and those measured within communities both suggest a complex and multi-phased history of admixture between HG and incoming farmers. Considering the whole date range of possible admixture events in France and Iberia, the earliest dates detected could place admixture events before attested farming establishment in both concerned regions. Consequently, these events could just as probably have taken place upstream of the Western Mediterranean expansion route, in regions that remain to be specified. Farming groups from Southern France therefore acquired specific HG ancestry, potentially from multiple origins. Only a few archaeological studies about Languedoc, Southeastern France, Central Italy have argued in favor of direct contacts between HG and farmer groups (Binder, 2000; Rigaud et al., 2018). In fact, geographical and chronological modeling of settlements in Italy rather highlighted that early farmers occupied regions that appeared to have been uninhabited, supporting a "no man's land" model (Perrin and Manen, 2021). In Western Languedoc, shorter time gaps separate Mesolithic and Neolithic settlements, but still support a quick succession and reoccupation of a given area rather than the coexistence of HG and farmers (Perrin, 2010; Perrin and Manen, 2021). Both models imply a succession of HG and farmers either without or with very limited overlap. Therefore, our study shows how genomic data have the potential of adding new insights into complex interaction history during the Mediterranean expansion.

Small farming communities at the origin of the ICC complex

We estimated runs of homozygosity (ROH) to assess the level of inbreeding or past limitations of the effective population's size for early farming groups by applying hapROH (Ringbauer et al., 2021; SI4, Table S16, Figure S15). Overall, we found few inbreeding signals among the early Western Mediterranean farmers, with the exception of individual Gazel4 from the Gazel cave, who surpassed the 50 cM threshold for the sum of ROH (sROH) over 20, with sROH>20 = 138.5 cM (Figures 3B and S15 and Table S16). This individual exhibits multiple long runs of homozygosity on different chromosomes, which can be interpreted as the offspring of a first-degree incestuous union (parent-offspring or full siblings, Figure 3B). Of note, we must acknowledge the difficulty of discussing specific funerary gestures surrounding Gazel4. The remains of this individual are very scarce and little archaeological arguments can be put forward to characterize this mortuary deposit. Therefore, there is nothing to support or contradict a potential social status awarded to this individual as what has been described for an inbred individual identified in Newgrange megalithic structure in Ireland (Cassidy et al., 2020).

When comparing Neolithic farmer communities in Europe, individuals associated with the Central and Western Mediterranean Neolithic show substantially higher sROH[4–8] values than those linked to the continental Neolithic (Figures 3A, 3C, and S15 and Table S16). Overall, the higher proportion of short ROH observed in Early Mediterranean farmers (mean sROH[4–8] = 15.542; median = 15.385) suggests smaller effective population sizes (Ne) for Early to Middle Neolithic communities in Southern France and Iberia, progressively increasing toward LN, whereas LBK groups were characterized by higher Ne from the EN

CellPress
OPEN ACCESS

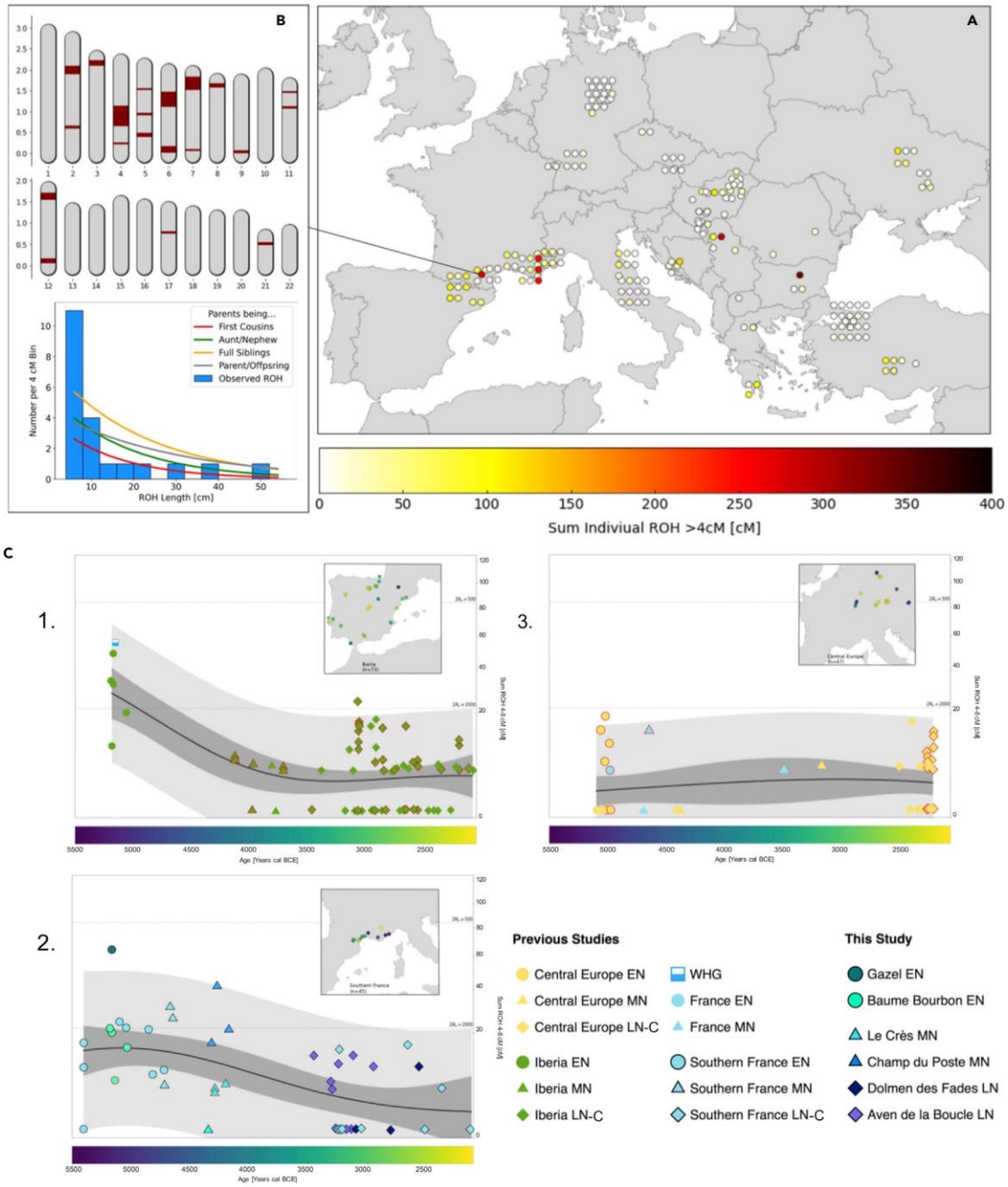


Figure 3. Runs of homozygosity of Western Europe Neolithic individuals

(A) Sum of Individual ROH >4cM in Early Farmers from Europe and Anatolia between ~9000 and ~6000 BP. (B) ROH in individual Gazel4 from Gazel, an adult female dated to 5,296–5,062 cal BCE. The upper panel shows the mapped length of ROH (in Morgan) on each chromosome. The lower panel shows a histogram of ROH length (in centimorgan; cM) with the distribution alongside projected curves of expected ROH patterns based on different scenarios of parental relatedness, as described in Ringbauer et al. (2021).

Figure 3. *Continued*

(C) $sROH_{[4,8]}$ for individuals belonging to three regional transects between 5,500 and 2,000 BCE, the Iberian peninsula (C1, n = 73), Southern France (C2, n = 44), and Central Europe (C3, n = 47), samples dated according to the archaeological context only are highlighted in red. The solid black line represents mean estimates, gray areas represent the 95% empirical confidence intervals for individuals (light gray) and for the estimated mean (dark gray), as described in Ringbauer et al. (2021). See Table S16 for further details.

(mean sROH[4–8] = 3.888; median = 4.541). The observed differences in effective population size between Continental and Mediterranean groups could be linked to migration modalities. The archaeological record indeed supports a fast dispersion following maritime routes of small ICC-associated groups westward from Southern Italy to Liguria and Southern France (Binder et al., 2018; Leppard, 2021; Robb, 2013; Zilhão, 1993, 2000). Expanding farmer groups likely faced various challenges along the coastline including those of seafaring (e.g., limited capacity of crafts or dependency on maritime currents), which could have reduced initial population size, and increased founder effects. Consequently, archaeological data and demographic estimates of population sizes suggested smaller pioneer populations sustained by long-distance networks (Binder et al., 2018; Leppard, 2021; Rowley-Conwy, 2011). During the second half of the 6th millennium BCE, the second stage of Mediterranean Neolithization is associated with the diversification of material cultures and increase of populations' size (Leppard, 2021; Manen et al., 2019; Roberts et al., 2019). Our results provide more details about these demographic models. Population size estimates indeed argue in favor of smaller-sized human groups inhabiting Southern France during advanced phases of farming expansion, and to some extent characterized by a potential degree of isolation. This hypothesis could also be put forward to explain cases like the incestuous union observed at Gazel, although there is no evidence that such event was justified socially among small communities, and therefore incestuous mating could also be related to deviant behavior. Moreover, it is interesting to note that the reduced population size of early farmers groups in the Mediterranean could also have been a contributing factor in the higher observed intensity of HG admixture in these regions.

Genomic history of southern France farming communities throughout the Neolithic

The transition from Impressed Ware groups to the widespread Chasséen culture (4,400–3,600 BCE) in Occitanie corresponds to diverse cultural aspects provisionally grouped under the term meridional Middle Neolithic 1 (Ambert et al., 1989; Loison and Schmitt, 2009; Vaquer, 1990, 1991, 1998; MN1, 4,800–4,400 BCE; STAR Methods). This period was represented by five individuals from Southern France so far (Brunel et al., 2020; Olalde et al., 2018) (Table S8). We extended this dataset with seven new individuals, from Le Crès (N = 4) and Champ du Poste (N = 3), two necropolises attributed to Early Chasséen culture and dated to the second half of the 5th millennium BCE (Tables S1 and S8). The individuals carried maternal and paternal haplogroups falling within the variability of Western European Neolithic groups (STAR Methods; Tables S5 and S6).

All individuals attributed to the Early Chasséen culture fall within the variability of Western European MN populations (Figure 1B) and are indistinguishable from MN individuals from other French regions and the Iberian Peninsula on the PCA. These results are in line with a global genetic homogenization of contemporary Western European groups.

As the Neolithic period progressed, the Chasséen culture split into many smaller cultural entities in Southern France (Gutherz, 1894; Jedikian and Vaquer, 2001; Tarrête and Le Roux, 2008). In our study, the transition to LN (3,600–2,500 BCE) is represented by ten individuals from the Aven de la Boucle and three individuals from the Dolmen des Fades (Tables S1 and S2). These individuals also carried mtDNA and Y chromosomal haplogroups common to the Western European Neolithic (Tables S5 and S6; Figure S4 STAR Methods).

These individuals are genetically homogeneous and cluster with MN1 and Early Chasséen individuals from Southern France, suggesting a general continuity in the region throughout clear cultural transitions (Figure 1B). We then used qpWave (ADMIXTOOLS) to formally test shared genetic drift throughout the Neolithic period, including one outlier individual BOU6 from the LN Aven de la Boucle group (Table S17). This individual is further shifted on the PCA plot toward the HG cluster. This HG affinity was supported by qpWave through the clustering of BOU6 with ICC samples from Pendimoun and Les Bréguières (LBR5), known for their excess of HG ancestry, as well as qpAdm analyses (see below). The remaining early farmers from Southern France form a cluster in qpWave analysis comprising groups attributed to

CellPress
OPEN ACCESS

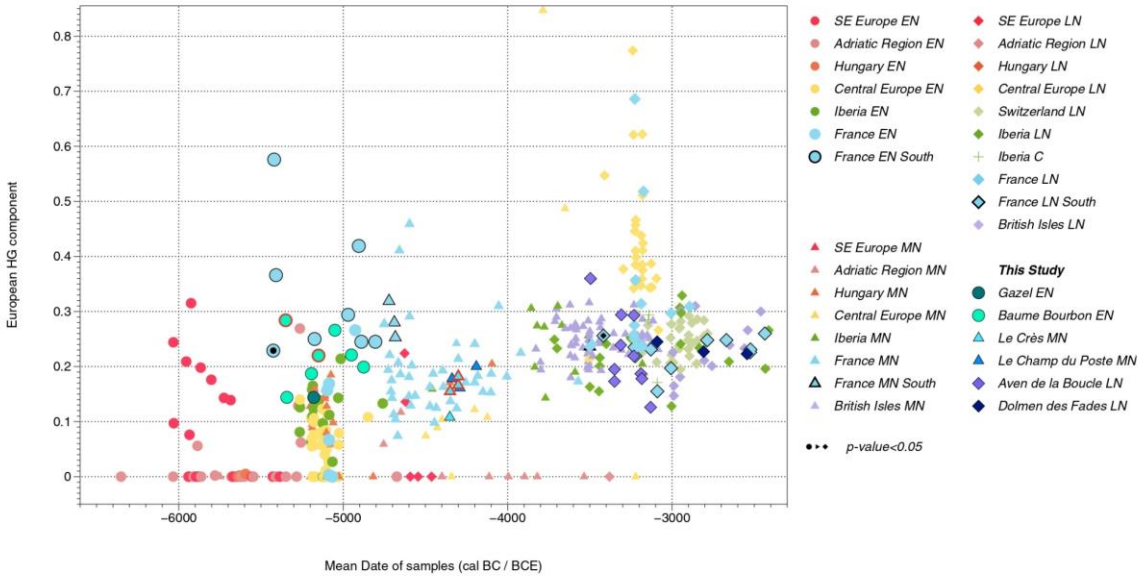


Figure 4. Changes in European HG ancestry over time in Western Europe Neolithic communities

Results of 416 Neolithic individuals (plotted on the *x*-axis according to mean radiocarbon date, the five individuals dated by archaeological context among our corpus are highlighted in red), who were modeled as a two-way mixture of Anatolia_N and European_HG ancestry (represented by Loschbour, La Brana, and KO1; the *y*-axis) using qpAdm (Table S10).

ICC (Baume Bourbon, Gazel, les Bréguières), NM1 and Early Chasséen (Le Pirou, Clos de Roque, Le Crès, and Champ du Poste), and LN cultures (Aven de la Boucle, Dolmen des Fades). This indicates a certain extent of genetic continuity throughout the Neolithic period in South of France, from the second phase of the Neolithization to the first half of the third millennium BCE, before the arrival of Steppe-related ancestry, despite substantial cultural transformations documented archaeologically. The situation is different in the North-East of France, where we observe a genetic discontinuity between the first stage of Neolithization and the post-LBK Neolithic in line with changes in the archaeological material culture (Table S17; Figure S8, S12, and S13).

We then quantified changes in European HG ancestry proportions in farming communities by running qpAdm on all individuals from this study and European Neolithic farmers dated between 6,300 and 2,400 cal BCE (qpAdm model 1, Table S10). Figure 4 highlights the special status of ICC farmers from Southern France, presenting the highest proportions of HG ancestry compared to any contemporaneous European farming groups. Moving through time, subsequent Neolithic groups (~4,800 and ~4,000 BCE) display a steady increase in European HG ancestry as already demonstrated for other Western European regions (Rivollat et al., 2020). The highest proportions of HG ancestry are observed in individuals from Clos de Roque in Southern France (Olalde et al., 2018; ~4,800–4,550 BCE; 29–32%), one individual from Escalles site in North of France (Brunel et al., 2020; 31%) and the Obernai group in Northeast France (Rivollat et al., 2020; OBN B, ~4,800–4,500 cal BCE, 46–41%), whereas most individuals from fifth millennium France range between ~10 and 30%. This general trend is sustained in the subsequent period between ~4,000 and ~3,500 cal BCE (14–32%). All individuals from 5th to 3rd millennia BCE Neolithic contexts could be modeled as a two-way mixture of Villabruna HG and Western Anatolian Neolithic ancestries (qpAdm model 3, Table S12), and we found no further evidence of GoyetQ2-related ancestry. As with EN individuals, *f4*-statistics in the form *f4*(Mbuti, X; Y, Anatolia_N) where X and Y correspond respectively to previously reported HG individuals and Neolithic individuals discussed in this study, indicated that Southern France LN farmers are closest to HG originating from Italy, France, Luxembourg, Germany, and the British Isles compared with other HG individuals (Table S18; STAR Methods; Figure S9). This could indicate the preservation of this type of HG ancestry in the region throughout the Neolithic period.

The specific affinity of the la Boucle individual BOU6 to HG was also tested using qpAdm analysis (Model 1, Table S10). The HG component of BOU6 was estimated to be 36%, which exceeds the proportions found in other individuals from the same site (~13–29%; Table S10 and Figure 4). This result mirrors recent findings of unexpectedly high HG proportions in late farmers from France and Germany: two individuals from the Mont-Aimé collective burial in the Paris Basin (~3,300–3,100 BCE) carried 50.6 and 63.3% of Loschbour-related HG ancestry (Seguin-Orlando et al., 2021), MLN individuals from the Blätterhöhle cave (Lipson et al., 2017) carried ~49 to 85%, the Wartberg-associated collective burial Niedertiefenbach (Immel et al., 2021) 34–58%, and one individual from the site of Tangermünde attributed to an Elb-Havel context carried ~63.6% (Rivollat et al., 2020). We calculated admixture dates for Blätterhöhle MN individuals, Mont-Aimé individuals, the Niedertiefenbach community, and TGM009 (Table S15). Mont-Aimé individuals ranged between ~4,600 and ~3,600 cal BCE and the Niedertiefenbach community between ~4,100 and ~3,900 cal BCE. Blätterhöhle and TGM009 yielded similar results, ranging between ~4,550 and ~4,155 cal BCE and ~4,300 and ~3,400 cal BCE, respectively. Using the same methodology, the estimated admixture date for BOU6 falls between ~5,000 and ~4,200 cal BCE, whereas the rest of the la Boucle group was estimated between ~5,800 and 5,100 cal BCE (Table S15).

The detection of high amounts of HG ancestry in LN farmers from different regions of France and Germany supports multi-phased gene flow between farmer groups (presenting less than 30% of HG component) and groups who had retained predominant HG ancestry. Indeed, the very recent admixture dates observed in some LN individuals would reinforce the hypothesis of continuous gene flow or multiple pulses of gene flow, implying recurrent genetic exchanges, over a long period of time (up until 3,600 BCE) and in different regions in Western Europe, as recently proposed by Chintalapati et al. (2022). This hypothesis evidently poses the challenge of identifying the groups contributing with substantial European HG ancestry during late periods. The French archaeological record clearly points out the absence of HG groups after 4,900 BCE, predating the admixture date estimated for BOU6 and the Paris Basin. The genomic data available from groups from the 5th to 3rd millennium BCE in Western Europe have not yet revealed communities carrying predominantly HG genomic legacy and therefore their geographical distribution remains elusive. The cultural attribution of these groups is also challenging as biological characteristics alone cannot be used to speculate on their cultural background. The invisibility of such groups from the archaeological and genomic record could either be linked to (i) conservation bias specific to their lifestyle and/or spatial distribution of the groups' settlements in marginal areas, escaping current archaeological surveys (i.e., mountainous regions or coastal fringes) or (ii) the adoption of mortuary practices preventing the conservation of skeletal remains.

The restricted geographical area and wide time frame of this study allowed us to illustrate that individual variation in ancestries within a defined chronological and geographical frame can produce a more nuanced picture of contacts and mobility.

EN individuals from the 6th millennium BCE provide data showing that Neolithic groups attributed to the different waves of expansion experienced contrasting histories regarding both biological interactions with Mesolithic groups and dispersal modalities. The observed patterns therefore raise the question of the extent to which small population size and lower diversity of Early Mediterranean farmers may have been a contributing factor in biological exchanges between expanding EN farmers and autochthonous HG. The comparison of available data for EN farmers from Italy, Southern France, and the Iberian Peninsula however highlights slight differences in the intensity of admixture events between these regions. The observed differences could be connected to behavioral/cultural aspects or be tied to different densities of HG groups.

A remaining aspect also concerns the precise dynamics of admixture events between expanding farmers and local HGs, which seem to have been multiple, both in time and space. Additional genomic and radiocarbon data from Italy, the Aegean, and Central to Eastern Mediterranean Neolithic will be necessary to discuss the chronology and diversity of contacts along the expansion route, primordial for a holistic view of the Neolithization process in the Mediterranean. As we move into the Neolithic period, the new data also contributed valuable insights into modes of interaction throughout the Neolithic, illustrating both a genetic continuity despite cultural transformation and the presence of late and large HG ancestry in Southern France Neolithic groups.

CellPress
OPEN ACCESS

Limitations of the study

The Mediterranean is a key geographical location to gain access to a more refined understanding of Neolithization processes. However, its genomic documentation faces two major challenges. First, the scarcity of human remains originating from Late Mesolithic and earliest Neolithic contexts introduces bias in studying the pioneer establishment of farmers and exchanges with local groups in the region. Second, in this region, palaeogenomic studies have to tackle the highly variable DNA preservation among sites. As exemplified in this study by the results from Baume Bourbon, the mediocre conservation of aDNA can drastically reduce the number of accessible data.

STAR★METHODS

Detailed methods are provided in the online version of this paper and include the following:

- KEY RESOURCES TABLE
- RESOURCE AVAILABILITY
  - Lead contact
  - Materials availability
  - Data and code availability
- EXPERIMENTAL MODEL AND SUBJECT DETAILS
  - Archaeological and Anthropological information
  - Baume Bourbon, Cabrières, Gard – (Contact: H. Duday)
  - Gazel, Sallèles-Cabardès, Aude – (Contact: J. Guilaine)
  - Champ du Poste, Carcassonne, Aude – (Contact: F. Convertini)
  - Le Crès, Béziers, Hérault – (Contact: M. Gandelin)
  - Dolmen des Fades, Pépieux, Aude – (Contact: J. Guilaine)
  - Aven de la Boucle, Corconne, Gard – (Contact: H. Duday)
- METHOD DETAILS
  - Sample selection and preparation
  - Radiocarbon dating
  - DNA extraction and sequencing
  - Read processing, alignment and postmortem damage
  - Genotyping
- QUANTIFICATION AND STATISTICAL ANALYSIS
  - Genetic sex determination
  - Contamination estimations
  - Uniparental markers analysis
  - Biological relatedness analysis
  - Population size and inbreeding estimates
  - Merging datasets
  - Principal Component Analysis
  - F-statistics
  - Population modeling and clustering
  - Admixture dating

SUPPLEMENTAL INFORMATION

Supplemental information can be found online at https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105387.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Lab technicians at MPI SHH for processing captures on Baume Bourbon samples in the aDNA lab facility of Jena, as well as Olivier Gorgé and the Molecular Biology team of the Département des Plateformes et Recherche Technologique at Institut de Recherche Biomédicale des Armées for processing samples for Next-generation sequencing. We are grateful to the genotoul bioinformatics platform Toulouse Occitanie (Bioinfo Genotoul, https://doi.org/10.15454/1.5572369328961167E12) for providing help, computing, and storage resources.

We thank Detelf Gronenborn for discussions regarding archaeological data and cultural background. We thank Etienne Patin at the Institut Pasteur for discussion and insights into computational analysis. The

authors are grateful to Dominique Castex, Fanny Mendisco, Diego Lopez-Onaindia, Frédéric Santos, as well as other members from PACEA lab for discussions.

The authors thank the Service Régional de l'Archéologie Occitanie as well as the Institut National de Recherches Archéologiques Préventives through the PAS ANCESTRA (Coord. MP. Pruvost and F. Maziere) for granting access to archaeological material, as well as the CEDAD for processing samples for radiocarbon dating.

This project is a part of a PhD Research project carried out at the University of Bordeaux, supervised by Marie-France Deguilloux and Mélanie Pruvost and funded by the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. Research was conducted in the PACEA lab (UMR 5199 CNRS). This project has received funding from the French National Research Agency (ANR) and Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) under both the ANR project ANCESTRA, Grant ANR15-CE27-0001 coordinated by Mélanie Pruvost and the Franco-German Call in Humanities and Social Sciences project ANR-DFG INTERACT, grant *ANR-17-FRAL-0010, DFG-HA-5407/4-1, 2018-2023,* coordinated by Marie-France Deguilloux and Wolfgang Haak. This study received financial support from the French government in the framework of the University of Bordeaux's IdEx "Investments for the Future" program/GPR "Human Past."

AUTHOR CONTRIBUTIONS

A.A., M.F.D., and M.P. conceived the project and carried out research. D.B., F.C., H.D., M.G., and J.G. provided samples and/or information about archaeological contexts and cultural aspects. M.H.P, H.D.B., and M.P. carried out aDNA laboratory work with input from A.A. D.B. and M.P. supervised radiocarbon dating. A.A. carried out computational analysis with input from M.F.D., M.P., and M.R. A.A. wrote the paper and STAR Methods with input from D.B., W.H., M.F.D., M.P., and M.R as well as insights notably regarding archaeological background from all co-authors.

DECLARATION OF INTERESTS

The authors declare no competing interests.

Received: February 18, 2022
Revised: July 6, 2022
Accepted: October 14, 2022
Published: November 18, 2022

REFERENCES

Ambert, P., Genna, A., and Taffanel, O. (1989). Contribution à l'étude du Chasséen du Minervois. Le Chasséen en Languedoc oriental, Préhistoire, Université Paul Valéry, n° *1*, 25–36.

Antonio, M.L., Gao, Z., Moots, H.M., Lucci, M., Candilio, F., Sawyer, S., and Pritchard, J.K. (2019). Ancient Rome: a genetic crossroads of Europe and the Mediterranean. Science *366*, 708–714. PMID: 31699931; PMCID: PMC7093155. https://doi.org/10.1126/science.aay6826.

Beyneix, A. (1997). Les sépultures cardiales et épicardiales de France méridionale. Bulletin de la Société préhistorique française *94-2*, 191–197. https://doi.org/10.3406/bspf.1997.10877.

Binder, D. (2000). Mesolithic and Neolithic interaction in southern France and northern Italy: new data and current hypotheses. In Europe's first farmers, pp. 117–143. https://doi.org/10.1017/CBO9780511607851.006.

Binder, D., Lanos, P., Angeli, L., Gomart, L., Guilaine, J., Manen, C., Maggi, R., Muntoni, I.M., Panelli, C., Radi, G., et al. (2018). Modelling the earliest north-western dispersal of Mediterranean Impressed Wares: new dates and Bayesian chronological model. Doc. praeh. *44*, 54–77. https://doi.org/10.4312/dp.44.4.

Bonnery, B. (1991). L'allée couverte mégalithique de Pépieux. Bulletin de la Société Scientifique, Historique et Archéologique de la Corrèze *113*, 31–46.

Brace, S., Diekmann, Y., Booth, T.J., van Dorp, L., Faltyskova, Z., Rohland, N., Mallick, S., Olalde, I., Ferry, M., Michel, M., and Barnes, I. (2019). Ancient genomes indicate population replacement in Early Neolithic Britain. Nat. Ecol. Evol. *3*, 765–771. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0871-9.

Bramanti, B., Thomas, M.G., Haak, W., Unterlaender, M., Jores, P., Tambets, K., Antanaitis-Jacobs, I., Haidle, M.N., Jankauskas, R., Kind, C.J., and Burger, J. (2009). Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. Science *326*, 137–140. https://doi.org/10.1126/science.1176869.

Brunel, S., Bennett, E.A., Cardin, L., Garraud, D., Barrand Emam, H., Beylier, A., Boulestin, B., Chenal, F., Ciesielski, E., Convertini, F., and Pruvost, M. (2020). Ancient genomes from present-day France unveil 7, 000 years of its demographic history. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *117*, 12791–12798. https://doi.org/10.1073/pnas.1918034117.

Cassidy, L.M., Maoldúin, R.Ó., Kador, T., Lynch, A., Jones, C., Woodman, P.C., Murphy, E., Ramsey, G., Dowd, M., Noonan, A., and Bradley, D.G. (2020). A dynastic elite in monumental Neolithic society. Nature *582*, 384–388. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2378-6.

Chintalapati, M., Patterson, N., and Moorjani, P. (2022). The spatiotemporal patterns of major human admixture events during the European Holocene. Elife *11*, e77625. https://doi.org/10.7554/eLife.77625.

Convertini, F., and Georjon, C. (2018). Le Champ du Poste (Carcassonne, Aude). Une succession d'occupations du début du Néolithique moyen à l'âge du Bronze ancien. Catalogue des structures (Archives d'Ecologie Préhistorique), p. 133.

Coste, A., Duday, H., Gutherz, X., and Roudil, J.L. (1987). Les sépultures de la baume Bourbon à Cabrières (Gard). In Premières communautés

paysannes en Méditerranée occidentale, pp. 531–535.

Dabney, J., Knapp, M., Glocke, I., Gansauge, M.T., Weihmann, A., Nickel, B., Valdiosera, C., García, N., Pääbo, S., Arsuaga, J.L., and Meyer, M. (2013). Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *110*, 15758–15763. https://doi.org/10.1073/pnas.1314445110.

Damgaard, P.B., Margaryan, A., Schroeder, H., Orlando, L., Willerslev, E., and Allentoft, M.E. (2015). Improving access to endogenous DNA in ancient bones and teeth. Sci. Rep. *5*, 11184. https://doi.org/10.1038/srep11184.

Duday, H., and Guilaine, J. (1980). Deux sépultures à la grotte Gazel. (Les) Dossiers de l'Archéologie Dijon *44*, 88–89.

Duday, H. (1987). Organisation et fonctionnement d'une sépulture collective néolithique. L'aven de la Boucle à Corconne (Gard). In Anthropologie physique et archéologie: méthodes d'étude des sépultures: actes du colloque de Toulouse, 4, 5 et 6 novembre 1982, pp. 89–104.

Fenner, J.N. (2005). Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. Am. J. Phys. Anthropol. *128*, 415–423. https://doi.org/10.1002/ajpa.20188.

Fernandes, D.M., Cheronet, O., Gelabert, P., and Pinhasi, R. (2021). TKGWV2: an ancient DNA relatedness pipeline for ultra-low coverage whole genome shotgun data. Sci. Rep. *11*, 21262–21269. https://doi.org/10.1038/s41598-021-00581-3.

Fernandes, D.M., Mittnik, A., Olalde, I., Lazaridis, I., Cheronet, O., Rohland, N., Mallick, S., Bernardos, R., Broomandkhoshbacht, N., Carlsson, J., et al. (2020). The spread of steppe and Iranian-related ancestry in the islands of the western Mediterranean. Nat. Ecol. Evol. *4*, 334–345. https://doi.org/10.1038/s41559-020-1102-0.

Fregel, R., Méndez, F.L., Bokbot, Y., Martín-Socas, D., Camalich-Massieu, M.D., Santana, J., Morales, J., Ávila-Arcos, M.C., Underhill, P.A., Shapiro, B., et al. (2018). Ancient genomes from North Africa evidence prehistoric migrations to the Maghreb from both the Levant and Europe. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. *115*, 6774–6779. https://doi.org/10.1073/pnas.1800851115.

Fu, Q., Mittnik, A., Johnson, P.L.F., Bos, K., Lari, M., Bollongino, R., Sun, C., Giemsch, L., Schmitz, R., Burger, J., and Krause, J. (2013). A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes. Curr. Biol. *23*, 553–559. https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.02.044.

Furtwängler, A., Rohrlach, A.B., Lamnidis, T.C., Papac, L., Neumann, G.U., Siebke, I., Reiter, E., Steuri, N., Hald, J., Denaire, A., and Krause, J. (2020). Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland. Nat. Commun. *11*, 1915. https://doi.org/10.1038/s41467-020-15560-x.

Gamba, C., Jones, E.R., Teasdale, M.D., McLaughlin, R.L., Gonzalez-Fortes, G., Mattiangeli, V., Domboróczki, L., Kővári, I., Pap, I., Anders, A., and Pinhasi, R. (2014). Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nat. Commun. *5*, 5257–5259. https://doi.org/10.1038/ncomms6257.

Ginolhac, A., Rasmussen, M., Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., and Orlando, L. (2011). mapDamage: testing for damage patterns in ancient DNA sequences. Bioinformatics *27*, 2153–2155. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr347.

Gorgé, O., Bennett, E.A., Massilani, D., Daligault, J., Pruvost, M., Geigl, E.M., and Grange, T. (2016). Analysis of ancient DNA in microbial ecology. In Microbial Environmental Genomics (MEG) (Humana Press), pp. 289–315. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3369-3_17.

Guilaine, J. (1998). Au temps des dolmens: mégalithes et vie quotidienne en France méditerranéenne il y a 5000 ans (Privat, FeniXX), p. 315.

Guilaine, J. (2001). La diffusion de l'agriculture en Europe: une hypothèse arythmique. La difusión de L'agricultura en Europa: una hipótesis aritmética. Zephyrus *53*, 54.

Guilaine, J. (2003). Aspects de la Néolithisation en Méditerranée et en France. In The widening harvest. The Neolithic transition in Europe: Looking back, looking forward, pp. 189–206.

Guilaine, J., and Manen, C. (2007). Du Mésolithique au Néolithique en Méditerranée de l'Ouest: aspects culturels. In Pont de Roque-Haute. Nouveaux regards sur la Néolithisation de la France méditerranéenne, Toulouse, J. Guilaine, C. Manen et, and J.-D. Vigne, eds. (Archives d'écologie préhistorique), pp. 303–322.

Guilaine, J. (2018a). A personal view of the neolithisation of the Western Mediterranean. Quat. Int. *470*, 211–225. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.06.019.

Guilaine, J. (2018b). A new hypothesis on the emergence of the early neolithic cardial culture. In Multas per Gentes et Multa per Secula, Mélanges J.K. Kozlowski, P. ValdeNowak, K. Sobczyk, M. Nowak, and J. Zralka, eds. (Krakow), pp. 295–300.

Günther, T., and Jakobsson, M. (2019). Population genomic analyses of DNA from ancient remains. In Handbook of Statistical Genomics: Two Volume Set, pp. 295–340. https://doi.org/10.1002/9781119487845.ch10.

Gutherz, X. (1984). Les cultures du Néolithique récent et final en Languedoc oriental (Doctoral dissertation) (Unknown).

Haak, W., Lazaridis, I., Patterson, N., Rohland, N., Mallick, S., Llamas, B., Brandt, G., Nordenfelt, S., Harney, E., Stewardson, K., and Reich, D. (2015). Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. Nature *522*, 207–211. https://doi.org/10.1038/nature14317.

Harney, É., Patterson, N., Reich, D., and Wakeley, J. (2021). Assessing the performance of qpAdm: a statistical tool for studying population admixture. Genetics *217*, iyaa045. https://doi.org/10.1093/genetics/iyaa045.

Hofmanová, Z., Kreutzer, S., Hellenthal, G., Sell, C., Diekmann, Y., Díez-Del-Molino, D., van Dorp, L., López, S., Kousathanas, A., Link, V., and Burger, J. (2016). Early farmers from across Europe directly descended from neolithic aegeans. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *113*, 6886–6891. https://doi.org/10.1073/pnas.152395111.

Immel, A., Pierini, F., Rinne, C., Meadows, J., Barquera, R., Szolek, A., Susat, J., Böhme, L., Dose, J., Bonczarowska, J., and Krause-Kyora, B. (2021). Genome-wide study of a Neolithic Wartberg grave community reveals distinct HLA variation and hunter-gatherer ancestry. Commun. Biol. *4*, 113. https://doi.org/10.1038/s42003-020-01627-4.

Jallet, F., Duday, H., and Cours, S. (2010). Néolithique récent et Néolithique final de l'aven de la Bouche (Corconne, Gard), regards d'archéologues. In Transitions, Ruptures et Continuité en Préhistoire: XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010, *1*Transitions, Ruptures et Continuité en Préhistoire: XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010 (Société Préhistorique Française), pp. 243–256.

Jedikian, G., and Vaquer, J. (2001). Repères pour les changements culturels et sociaux dans le Néolithique du Midi de la France au IVème millénaire avant J.-C. In Il declino del mondo neolitico: ricerche in Italia centro-settentrionale fra aspetti peninsulari, occidentali e nord-alpini: atti del Convegno, pp. 5–7.

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K.I., and Miyata, T. (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. Nucleic Acids Res. *30*, 3059–3066. https://doi.org/10.1093/nar/gkf436.

Kircher, M. (2012). Analysis of high-throughput ancient DNA sequencing data. In Ancient DNA (Humana Press), pp. 197–228. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-516-9_23.

Korneliussen, T.S., Albrechtsen, A., and Nielsen, R. (2014). ANGSD: analysis of next generation sequencing data. BMC Bioinf. *15*, 356. https://doi.org/10.1186/s12859-014-0356-4.

Lazaridis, I., Nadel, D., Rollefson, G., Merrett, D.C., Rohland, N., Mallick, S., Fernandes, D., Novak, M., Gamarra, B., Sirak, K., and Reich, D. (2016). Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. Nature *536*, 419–424. https://doi.org/10.1038/nature19310.

Lazaridis, I., Mittnik, A., Patterson, N., Mallick, S., Rohland, N., Pfrengle, S., Furtwängler, A., Peltzer, A., Posth, C., Vasilakis, A., and Stamatoyannopoulos, G. (2017). Genetic origins of the minoans and mycenaeans. Nature *548*, 214–218. https://doi.org/10.1038/nature23310.

Le Bras-Goude, G. (2007). Étude des modes de subsistance de populations néolithiques (VIe-IVe millénaires av. J.-C.) dans le nord-ouest de la Méditerranée. Approche par l'utilisation des isotopes stables (d13C et d15N) du collagène (Doctoral dissertation, Université Sciences et Technologies-Bordeaux I; Universität Leipzig)), p. 416.

Leppard, T.P. (2021). Process and dynamics of Mediterranean neolithization (7000–5500 bc). J. Archaeol. Res. *30*, 231–283. https://doi.org/10.1007/s10814-021-09161-5.

Li, H., and Durbin, R. (2009). Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform. Bioinformatics *25*, 1754–1760. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp324.

Lipson, M., Szécsényi-Nagy, A., Mallick, S., Pósa, A., Stégmár, B., Keerl, V., Rohland, N., Stewardson, K., Ferry, M., Michel, M., and Reich, D. (2017). Parallel palaeogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers. Nature *551*, 368–372. https://doi.org/10.1038/nature24476.

Loison, G., and Schmitt, A. (2009). Diversité des pratiques funéraires et espaces sépulcraux sectorisés au Chasséen ancien sur le site du Crès à Béziers (Hérault): croisements de données archéologiques et anthropologiques. Gall. Prehist. *51*, 245–272. https://doi.org/10.3406/galip.2009.2480.

Lösch, S., Siebke, I.K.E., Furtwängler, A., Steuri, N., Hafner, A., Ramstein, M., and Krause, J. (2020). Bioarchaeological analysis of Late Neolithic inhumations from a dolmen in Switzerland. In 89th Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists.

Manen, C., Perrin, T., Guilaine, J., Bouby, L., Bréhard, S., Briois, F., Durand, F., Marinval, P., and Vigne, J.D. (2019). The Neolithic transition in the western Mediterranean: a complex and non-linear diffusion process—the radiocarbon record revisited. Radiocarbon *61*, 531–571. https://doi.org/10.1017/RDC.2018.98.

Marcus, J.H., Posth, C., Ringbauer, H., Lai, L., Skeates, R., Sidore, C., Beckett, J., Furtwängler, A., Olivieri, A., Chiang, C.W.K., and Novembre, J. (2020). Genetic history from the Middle neolithic to present on the Mediterranean island of Sardinia. Nat. Commun. *11*, 939. https://doi.org/10.1038/s41467-020-14523-6.

Maricic, T., Whitten, M., and Pääbo, S. (2010). Multiplexed DNA sequence capture of mitochondrial genomes using PCR products. PLoS One *5*, e14004. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014004.

Mathieson, I., Lazaridis, I., Rohland, N., Mallick, S., Patterson, N., Roodenberg, S.A., Harney, E., Stewardson, K., Fernandes, D., Novak, M., and Reich, D. (2015). Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. Nature *528*, 499–503. https://doi.org/10.1038/nature16152.

Mathieson, I., Alpaslan-Roodenberg, S., Posth, C., Szécsényi-Nagy, A., Rohland, N., Mallick, S., Olalde, I., Broomandkhoshbacht, N., Candilio, F., Cheronet, O., and Reich, D. (2018). The genomic history of southeastern Europe. Nature *555*, 197–203. https://doi.org/10.1038/nature25778.

Meyer, M., and Kircher, M. (2010). Illumina sequencing library preparation for highly multiplexed target capture and sequencing. Cold Spring Harb. Protoc. *2010*. pdb.prot5448. https://doi.org/10.1101/pdb.prot5448.

Mittnik, A., Wang, C.C., Pfrengle, S., Daubaras, M., Zariņa, G., Hallgren, F., Allmäe, R., Khartanovich, V., Moiseyev, V., Tõrv, M., and Krause, J. (2018). The genetic prehistory of the Baltic Sea region. Nat. Commun. *9*, 442. https://doi.org/10.1038/s41467-018-02825-9.

Monroy Kuhn, J.M., Jakobsson, M., and Günther, T. (2018). Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations. PLoS One *13*, e0195491. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195491.

Narasimhan, V.M., Patterson, N., Moorjani, P., Rohland, N., Bernardos, R., Mallick, S., Lazaridis, I., Nakatsuka, N., Olalde, I., Lipson, M., and Reich, D. (2019). The formation of human populations in South and Central Asia. Science *365*, eaat7487. https://doi.org/10.1126/science.aat7487.

Nordqvist, K., and Kriiska, A. (2015). Towards Neolithisation: the Mesolithic-Neolithic transition in the central area of the eastern part of the Baltic Sea. In The Dąbki Site in Pomerania and the Neolithisation of the North European Lowlands (c. 5000–3000 calBC), *8*, pp. 537–556.

Olalde, I., Brace, S., Allentoft, M.E., Armit, I., Kristiansen, K., Booth, T., Rohland, N., Mallick, S., Szécsényi-Nagy, A., Mittnik, A., and Reich, D. (2018). The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. Nature *555*, 190–196. https://doi.org/10.1038/nature25738.

Olalde, I., Mallick, S., Patterson, N., Rohland, N., Villalba-Mouco, V., Silva, M., Dulias, K., Edwards, C.J., Gandini, F., Pala, M., and Reich, D. (2019). The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years. Science *363*, 1230–1234. https://doi.org/10.1126/science.aav4040.

Olalde, I., Schroeder, H., Sandoval-Velasco, M., Vinner, L., Lobón, I., Ramirez, O., Civit, S., García Borja, P., Salazar-García, D.C., Talamo, S., et al. (2015). A Common Genetic Origin for Early Farmers from Mediterranean Cardial and Central European LBK Cultures. Mol. Biol. Evol. *32*, 3132–3142. https://doi.org/10.1093/molbev/msv181.

Papac, L., Ernée, M., Dobeš, M., Langová, M., Rohrlach, A.B., Aron, F., Neumann, G.U., Spyrou, M.A., Rohland, N., Velemínský, P., and Haak, W. (2021). Dynamic changes in genomic and social structures in third millennium BCE central Europe. Sci. Adv. *7*, eabi6941. https://doi.org/10.1126/sciadv.abi6941.

Patterson, N., Price, A.L., and Reich, D. (2006). Population structure and eigenanalysis. PLoS Genet. *2*, e190. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020190.

Patterson, N., Moorjani, P., Luo, Y., Mallick, S., Rohland, N., Zhan, Y., Genschoreck, T., Webster, T., and Reich, D. (2012). Ancient admixture in human history. Genetics *192*, 1065–1093. https://doi.org/10.1534/genetics.112.145037.

Perrin, T. (2010). Potentialités de contacts entre mésolithiques et néolithiques dans le sud de la France. In Transitions, ruptures et continuité durant la Préhistoire, actes du XXVIIe Congrès préhistorique de France (Bordeaux - Les Eyzies, 2010), T. Perrin, C. Manen, G. Marchand, P. Allard, D. Binder, and M. Ilett, eds. (Société préhistorique française), pp. 357–372.

Perrin, T., and Manen, C. (2021). Potential interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers in the Western Mediterranean: the geochronological data revisited. PLoS One *16*, e0246964. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246964.

Peltzer, A., Jäger, G., Herbig, A., Seitz, A., Kniep, C., Krause, J., and Nieselt, K. (2016). EAGER: efficient ancient genome reconstruction. Genome Biol. *17*, 60. https://doi.org/10.1186/s13059-016-0918-z.

Pinhasi, R., Fernandes, D., Sirak, K., Novak, M., Connell, S., Alpaslan-Roodenberg, S., Gerritsen, F., Moiseyev, V., Gromov, A., Raczky, P., and Hofreiter, M. (2015). Optimal ancient DNA yields from the inner ear part of the human petrous bone. PLoS One *10*, e0129102. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129102.

Ralf, A., Montiel González, D., Zhong, K., and Kayser, M. (2018). Yleaf: software for human Y-chromosomal haplogroup inference from next-generation sequencing data. Mol. Biol. Evol. *35*, 1291–1294. https://doi.org/10.1093/molbev/msy032.

Rigaud, S., Manen, C., and García-Martínez de Lagrán, I. (2018). Symbols in motion: flexible cultural boundaries and the fast spread of the Neolithic in the western Mediterranean. PLoS One *13*, e0196488. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196488.

Ringbauer, H., Novembre, J., and Steinrücken, M. (2021). Parental relatedness through time revealed by runs of homozygosity in ancient DNA. Nat. Commun. *12*, 5425. https://doi.org/10.1038/s41467-021-25289-w.

Rivollat, M., Jeong, C., Schiffels, S., Küçükkalıpçı, İ., Pemonge, M.H., Rohrlach, A.B., Alt, K.W., Binder, D., Friederich, S., Ghesquière, E., and Haak, W. (2020). Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers. Sci. Adv. *6*, eaaz5344. https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz5344.

Robb, J. (2013). Material culture, landscapes of action, and emergent causation: a new model for the origins of the European Neolithic. Curr. Anthropol. *54*, 657–683. https://doi.org/10.1086/673859.

Roberts, C.N., Woodbridge, J., Palmisano, A., Bevan, A., Fyfe, R., and Shennan, S. (2019). Mediterranean landscape change during the Holocene: synthesis, comparison and regional trends in population, land cover and climate. Holocene *29*, 923–937. https://doi.org/10.1177/0959683619826697.

Rohland, N., Harney, E., Mallick, S., Nordenfelt, S., and Reich, D. (2015). Partial uracil–DNA–glycosylase treatment for screening of ancient DNA. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. *370*, 20130624. https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0624.

Rohrlach, A.B., Papac, L., Childebayeva, A., Rivollat, M., Villalba-Mouco, V., Neumann, G.U., Penske, S., Skourtanioti, E., van de Loosdrecht, M., Akar, M., and Haak, W. (2021). Using Y-chromosome capture enrichment to resolve haplogroup H2 shows new evidence for a two-Path Neolithic expansion to Western Europe. Sci. Rep. *11*, 15005. https://doi.org/10.1038/s41598-021-94491-z.

Rowley-Conwy, P. (2011). Westward Ho! The spread of agriculture from central Europe to the atlantic. Curr. Anthropol. *52*, S431–S451. https://doi.org/10.1086/658368.

Schubert, M., Lindgreen, S., and Orlando, L. (2016). AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging. BMC

Res. Notes *9*, 88. https://doi.org/10.1186/s13104-016-1900-2.

Seguin-Orlando, A., Donat, R., Der Sarkissian, C., Southon, J., Thèves, C., Manen, C., Tchérémissinoff, Y., Crubézy, E., Shapiro, B., Deleuze, J.F., and Orlando, L. (2021). Heterogeneous hunter-gatherer and steppe-related ancestries in late neolithic and Bell beaker genomes from present-day France. Curr. Biol. *31*, 1072–1083.e10. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.12.015.

Skoglund, P., Malmström, H., Omrak, A., Raghavan, M., Valdiosera, C., Günther, T., Hall, P., Tambets, K., Parik, J., Sjögren, K.G., and Jakobsson, M. (2014). Genomic diversity and admixture differs for Stone-Age Scandinavian foragers and farmers. Science *344*, 747–750. https://doi.org/10.1126/science.1253448.

Skoglund, P., Storå, J., Götherström, A., and Jakobsson, M. (2013). Accurate sex identification of ancient human remains using DNA shotgun sequencing. J. Archaeol. Sci. *40*, 4477–4482. https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.07.004.

Szécsényi-Nagy, A., Roth, C., Brandt, G., Rihuete-Herrada, C., Tejedor-Rodríguez, C., Held, P., García-Martínez-de-Lagrán, Í., Arcusa Magallón, H., Zesch, S., Knipper, C., et al. (2017). The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age. Sci Rep. *7*, 15644. https://doi.org/10.1038/s41598-017-15480-9.

Tarrête, J., and Le Roux, C.T. (2008). J. Tarrête et C.-T. Le Roux (dir.), 2008–Archéologie de la France. Le Néolithique (Revue archéologique de l'Ouest), p. 393.

Valdiosera, C., Günther, T., Vera-Rodríguez, J.C., Ureña, I., Iriarte, E., Rodríguez-Varela, R., Simões, L.G., Martínez-Sánchez, R.M., Svensson, E.M., Malmström, H., and Jakobsson, M. (2018). Four millennia of Iberian biomolecular prehistory illustrate the impact of prehistoric migrations at the far end of Eurasia. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *115*, 3428–3433. https://doi.org/10.1073/pnas.1717762115.

Vaquer, J. (1990). - L'évolution du Chasséen méridional: essai dans le bassin de l'Aude. In Autour de Jean Arnal, Montpellier, Recherches sur les premières communautés paysannes en Méditerranée occidentale, J. Guilaine and X. Gutherz, eds. (Laboratoire de Paleobotanique. Université des Sciences et techniques du Languedoc), pp. 177–190.

Vaquer, J. (1991). Aspects du Chasséen en Languedoc oriental. Habitat et culture matérielle. In Identité du chasséen, Nemours, APRAIF (Mémoires du Musée de Préhistoire d'Ile de France, *4*, A. Beeching, D. Binder, and J.-C. Blanchet, et al., eds., pp. 27–37.

Vaquer, J. (1998). Les sépultures du Néolithique moyen en France méditerranéenne. In Sépultures d'occident et genèse des mégalithismes (9500–3500), J. Guilaine, ed. (Errance), pp. 167–186.

Villalba-Mouco, V., van de Loosdrecht, M.S., Posth, C., Mora, R., Martínez-Moreno, J., Rojo-Guerra, M., Salazar-García, D.C., Royo-Guillén, J.I., Kunst, M., Rougier, H., and Haak, W. (2019). Survival of late pleistocene hunter-gatherer ancestry in the Iberian peninsula. Curr. Biol. *29*, 1169–1177.e7. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.006.

Weissensteiner, H., Pacher, D., Kloss-Brandstätter, A., Forer, L., Specht, G., Bandelt, H.-J., Kronenberg, F., Salas, A., and Schönherr, S. (2016). HaploGrep 2: mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing. Nucleic Acids Res. *44*, W58–W63. https://doi.org/10.1093/nar/gkw233.

Warnes, G.R., Bolker, B., Gorjanc, G., Grothendieck, G., Korosec, A., Lumley, T., and Rogers, J. (2014). gdata: various R programming tools for data manipulation. R package version *2*, 35.

Zemour, A. (2013). Gestes, espaces et temps funéraires au début du Néolithique (6e millénaire et 1ère moitié du 5e millénaire cal-BC) en Italie et en France méridionale. Reconnaissance des témoins archéologiques de l'après-mort (Université Nice Sophia Antipolis & Università di Roma - La Sapienza), p. 1115.

Zhao, S., Guo, Y., Sheng, Q., and Shyr, Y. (2014). Heatmap3: an improved heatmap package with more powerful and convenient features. BMC Bioinf. *15*, 166. https://doi.org/10.1186/1471-2105-15-S10-P16.

Zilhão, J. (1993). The spread of agro-pastoral economies across Mediterranean Europe: a view from the far west. J. Mediterr. Archaeol. *6*, 5–63. https://doi.org/10.1558/jmea.v6i1.5.

Zilhão, J. (2000). From the mesolithic to the neolithic in the Iberian Peninsula. In Europe's First Farmers, T.D. Price, ed. (Cambridge University Press), pp. 144–182. https://doi.org/10.1017/CBO9780511607851.007.

STAR★METHODS

KEY RESOURCES TABLE

REAGENT or RESOURCE	SOURCE	IDENTIFIER
Biological samples		
Osteological remain	This study	Gazel4
Osteological remain	This study	BBB001
Osteological remain	This study	BBB002
Osteological remain	This study	BBB003_6
Osteological remain	This study	BBB004
Osteological remain	This study	BBB008
Osteological remain	This study	BBB009
Osteological remain	This study	BBB014
Osteological remain	This study	SP193
Osteological remain	This study	SP237
Osteological remain	This study	SP249
Osteological remain	This study	CRE11C
Osteological remain	This study	CRE14
Osteological remain	This study	CRE20B
Osteological remain	This study	CRE20D
Osteological remain	This study	BOU1
Osteological remain	This study	BOU3
Osteological remain	This study	BOU4
Osteological remain	This study	BOU5
Osteological remain	This study	BOU6
Osteological remain	This study	BOU7
Osteological remain	This study	BOU9
Osteological remain	This study	BOU10
Osteological remain	This study	BOU11
Osteological remain	This study	BOU14
Osteological remain	This study	FAD1
Osteological remain	This study	FAD3
Osteological remain	This study	FAD10
Chemicals, peptides, and recombinant proteins		
Proteinase K 100MG	Sigma Aldrich	P2308-100MG
EDTA	Invitrogen	10135423
Guanidinium chloride	Sigma Aldrich	G3272-500g
Sodium Acetate	Invitrogen	AM9740
H2O	Dutscher	33311
Ethanol Absolute	Vwr	8187602500
Tween 20	Sigma Aldrich	11332465001
dNTP Set	Dutscher	755086
BSA, Molecular Biology Grade	New England Biolabs Cat# B9000S	B9000 S
Adenosine 5′-Triphosphate (ATP)	New England Biolabs	P0756 S
Buffer PE	Qiagen	19065
Buffer EBT	Qiagen	19086

(Continued on next page)

CellPress
OPEN ACCESS

Continued

REAGENT or RESOURCE	SOURCE	IDENTIFIER
Buffer QG	Qiagen	19063
iso-propanol	Vwr	1009952500
5M Sodium Chloride	Sigma Aldrich	S7899-500ML
NEBNext® End Repair Module	New England Biolabs	E6050L
NEBNext® Quick Ligation Module	New England Biolabs	E6056L
OneTaq 2X Master Mix with Standard Buffer	New England Biolabs	M0484L
Silica magnetic beads	Invitrogen	10099482
Phusion High-Fidelity DNA Polymerase	New England Biolabs	M0530L
USER Enzyme	New England Biolabs	M5505L
Critical commercial assays		
MinElute PCR Purification kit	Qiagen	28004
Qubit dsDNA HS Assay Kit	Thermo Fisher Scientific	Q32851
NextSeq 500/550 High Output Kit v2.5 (150 Cycles)	Illumina	20024907
Agilent High Sensitivity DNA Kit	Agilent	5067-4626
Deposited data		
Raw and analyzed data	This Study	ENA project : PRJEB50995
Software and algorithms		
READ	Monroy Kuhn et al. (2018)	https://bitbucket.org/tguenther/read/src/master/
TKGWV2	Fernandes et al. (2021)	https://github.com/danimfernandes/tkgwv2
Admixtools	Patterson et al. (2012)	https://github.com/DReichLab/AdmixTools
DATES	Narasimhan et al. (2019); Chintalapati et al. (2022)	https://github.com/priyamoorjani/DATES
EAGER	Peltzer et al., 2016	https://github.com/nf-core/eager
ANGSD	Korneliussen et al. (2014)	https://github.com/ANGSD/angsd
ContamMix	Fu et al. (2013)	
Haplogrep	Weissensteiner et al. (2016)	https://github.com/seppinho/haplogrep-cmd
Yleaf	Ralf et al. (2018)	https://github.com/genid/Yleaf
smartPCA	Patterson et al. (2006)	https://github.com/chrchang/eigensoft
HapROH	Ringbauer et al. (2021)	https://github.com/hringbauer/hapROH

RESOURCE AVAILABILITY

Lead contact

Further information and requests for resources should be directed to and will be fulfilled by the lead contact, Ana Arzelier (ana.arzelier@u-bordeaux.fr).

Materials availability

Raw sequence data and alignments are available at the European Nucleotide Archive (ENA project) under accession number ENA PRJEB50995. All other previously published genomic data discussed in this study is reported in Table S8.

Data and code availability

Raw sequence data and alignments have been deposited at the European Nucleotide Archive (ENA project) and are publicly available as of the date of publication. Accession numbers are listed in the key resources table.

This paper does not report original code.

Any additional information required to reanalyze the data reported in this paper is available from the lead contact upon request.

EXPERIMENTAL MODEL AND SUBJECT DETAILS

Archaeological and Anthropological information

Authorisation to perform destructive sampling protocols for genetic analysis and radiocarbon dating was granted by the Service Régional de l'Archéologie Occitanie as well as the Institut National de Recherches Archéologiques Préventives through the PAS ANCESTRA (Coord. MP. Pruvost and F. Maziere), the project ANR ANCESTRA (coord M. Pruvost, ANR15-CE27-0001) and the project ANR-DFG INTERACT (coord M.-F. Deguilloux and W. Haak, Grant ANR 17-FRAL-0010, DFG-HA-5407/4-1). Human remains were provided to the laboratory PACEA by F. Convertini (Champ du Poste), H. Duday (Baume Bourbon, Aven de la Boucle), J. Guilaine (Gazel, Dolmen des Fades) and M. Gandelin (Le Crès).

Both samples denominations used in this study and corresponding excavation inventory labels are reported in Table S1 for the 28 samples sequenced on the genomic scale. For the 48 samples that were not sequenced further at this stage we also report archaeological inventory IDs and initial screening results in Table S2.

The 28 samples discussed here include four petrous bones, two teeth and two long bones (Femur and metatarsal bone) from Baume Bourbon, one tooth from Gazel, three petrous bones from Champ du Poste, four petrous bones from Le Crès, ten petrous bones from the Aven de la Boucle, three petrous bones from the Dolmen des Fades.

General information on archaeological context, funerary context and osteological observations are provided in Table S1 and are discussed hereafter.

Baume Bourbon, Cabrières, Gard – (Contact: H. Duday)

The Baume Bourbon cave is located on the side of a small combe carved into the urganian limestone of the Nîmes garrigue, 3km north-east of Cabrières (Gard). The occupation spans from Early Neolithic to modern era. The cave is divided into three areas, an entry area, known as the porch, as well as two other areas further down (S2 and S3). These later areas, located deeper inside the cavity revealed human remains belonging to a minimum number of 15 individuals.

This archaeological layer containing human remains also contained Cardial pottery, faunal remains, quartz and flint flakes and burnt cereals. Human remains mainly belong to the superior part of this layer, without anatomical connections. The stratigraphic position of these remains places the funerary deposits at the end of the Early Neolithic occupation of the cave. Shortly after, a colluvium closed the access between the porch and the further down areas S2 and S3, therefore making the Early Neolithic occupation the last one in this sector of the cavity. Moreover, the layer containing Early Neolithic human remains was fossilized by deposits of calcite and the formation of a flowstone. An isotopic analysis of charcoal pieces dated the Early Neolithic funerary layer around 6080 $\pm$ 100 BP (MC-794) (Coste et al., 1987; Le Bras-Goude, 2007; Zemour, 2013).

Of this layer, genome-wide data was recovered from seven individuals attributed to Cardial and Epicardial occupations of the Baume Bourbon cave (Coste et al., 1987; Zemour, 2013) dated between ~5,400 and 4,800 BCE (N = 7; BBB samples; Table S1).

Gazel, Sallèles-Cabardès, Aude – (Contact: J. Guilaine)

The Gazel cave (Duday and Guilaine, 1980; Beyneix, 1997) in Sallèles-Cabardès (Aude) was frequented from the Upper Palaeolithic until the Middle Ages and includes a series of stratified occupations of the late Mesolithic and the early Neolithic. Over 1.80 m of stratigraphy, the deposits of the ancient Neolithic correspond to four stages (Gazel I to Gazel IV), the first correspond to Cardial, the other three to an original Languedoc Epicardial. Human remains corresponding to four Epicardial burials have been identified, two complete and two partial individuals. The genome recovered from Gazel Cave corresponds to an individual associated with the Cardial stage deposits, identified in the C2 sector and dated to 5,296-5,062 BCE (N = 1, Gazel4 sample; Table S1).

CellPress
OPEN ACCESS

Champ du Poste, Carcassonne, Aude – (Contact: F. Convertini)

The site of the Champ du Poste (Carcassonne, France) was excavated in 2005 and 2006 (Convertini and Georjon, 2018). It is an important site for several archaeological periods that span from Neolithic to Antiquity. The Middle Neolithic is the period best represented. The duration of the occupations is known by a series of radiocarbon dates. During the first half of the 5th millennium BCE, the first settlers' installations leave few traces (heated stone hearths) and some burial pits. Then, during the Early Chasséen (second half of the 5th millennium BCE), occupations become more numerous and the site yields abundant artifacts (ceramics, flints, bones). Domestic structures (pits, silos, hearths) as well as burial pits are present. At the end of the Middle Neolithic, few structures and remains are present on the site. It was reoccupied at the end of the Neolithic (domestic structures and remains), then at the beginning and the end of the Bronze Age and finally again during Antiquity. The three individuals from Champ du Poste necropolis characterized on the genomic level are attributed to the second half of the 5th millennium BCE, ranging between ~4,400 and 4,050 BCE (N = 3; SP individuals; Table S1).

Le Crès, Béziers, Hérault – (Contact: M. Gandelin)

The site of Le Crès in Béziers was excavated in 2001 by the Inrap (Loison and Schmitt, 2009). This deposit was explored on an area of 5,000 m^2 that does not correspond to the entire archaeological site. Only 190 structures remain preserved and of these 30 yielded single or multiple primary burials. A total of 49 individuals has been discovered, which makes it one of the most important burial complexes known for the southern Chasséen. Some of the deceased, men or women, are installed in clear funerary graves, oblong plan and often arranged with large blocks of stones, whereas others are deposited, sometimes without particular care and most often without grave goods, in domestic pits, including silos. The latter type of pits can contain several individuals, including children. The grouping of burials testifies to a true spatial organization of the tombs with a separate burial area located close to the settlement. This grave group is dated to the Early Chasséen, between 4,350 and 4,100 BCE. Indeed, the site of Le Crès offers very homogeneous archaeological material attributed to the Early Chasséen and distinctive practices, which, combine to several radiocarbon dates, allow a reliable chrono-cultural attribution (Loison and Schmitt, 2009). For instance the disposition of corpses inside plural burials such as structures 20 and 11 is characteristic of Early Chasséen traditions from the Western Hérault region. This is also exemplified by grave goods associated with the individuals buried inside these pit graves (cups and ceramics with "funicular" handles, strip handles and bedoulian flint). The four low-coverage genomes recovered from Le Crès belong to one single adult burial (CRE14) and two distinct plural burials, Burial 11 (CRE11C) and burial 20 (CRE20B and CRE20D). Burial 11 is a relatively shallow and small pit, which comprised three individuals, one adult and two immature individuals deposited simultaneously. Burial 20 is a larger silo-type pit, which comprised five immature individuals. Given the clear association of these individuals with specific archaeological material and direct or indirect radiocarbon dates, all four individuals from Le Crès discussed in this study fit within the time frame of Early Chasséen, with dates ranging between ~4,500 and 4,050 BCE (Loison and Schmitt, 2009; Brunel et al., 2020), (N = 4, CRE samples; Table S1).

Dolmen des Fades, Pépieux, Aude – (Contact: J. Guilaine)

The Dolmen des Fades in Pépieux (Aude), also called "Palet de Roland", is the longest dolmenic tomb in the South of France (Bonnery, 1991; Guilaine, 1998). It is a megalithic gallery of 24 m, excluding the tumulus. It is split into a corridor of 12 m, an antechamber and a room, both 6 m in length. The passage between these three parts was done through "oven doors". After early disorganized excavations, a survey was carried out in 1946 by O. and J. Taffanel and J. Arnal in its terminal room, a sector that had in fact been disturbed in the Middle Ages. From 1962, J. Guilaine has excavated the corridor and the antechamber. The artifacts revealed a long use beginning in the late Neolithic and continuing until the Bronze Age. Several radiocarbon dates confirm this long occupation during the third millennium BCE. The three individuals providing genomic data and originating from this dolmen are attributed to Late Neolithic, ranging dates between ~3,200 and 2,400 cal BCE (N = 3, FAD samples; Table S1).

Aven de la Boucle, Corconne, Gard – (Contact: H. Duday)

The aven de la Boucle at Corconne (Gard) is a natural cavity that served as a collective burial from the recent Neolithic, in the second half of the fourth millennium BCE (Duday, 1987; Jallet et al., 2010). It continued into the late Neolithic (Ferrières culture), at the beginning of the third millennium. The group of deceased consists of roughly 75 individuals, with a marked selection according to the age of individuals (massive

exclusion of children). Complex layouts were highlighted, particularly at the level of access: a natural diaclase had been covered in the manner of a megalithic corridor, with a large removable horizontal slab equivalent to the "entrance cap" of covered walkways or dolmens; steps were intended to facilitate the descent of the bodies to the deep part of the cavity, located more than 10 m below the surface. This passage was condemned after its use for funerary purposes: a wall of slabs closed the inner part of the diaclase, the roof of the passage was tilted and the outer part of the diaclase was completely filled with stones.

The ten individuals analyzed on the genomic scale from this collective burial are all attributed to the second half of the fourth and beginning of the third millennium BCE, with dates ranging between ~3,600 and 2,800 BCE (N = 10, BOU samples; Table S1).

METHOD DETAILS

Sample selection and preparation

A total of 76 samples was processed and analyzed from the 6 different sites located in Modern-day France Occitanie region illustrated by Figure S1.

Human remains were sampled, DNA extracted and prepared for next-generation sequencing in a clean room at a dedicated ancient DNA (aDNA) facility in the Laboratory of PACEA, University of Bordeaux, France.

We privileged sampling of cranial remains (petrous bones and tooth). For Baume Bourbon (BBB) sampling included 13 cranial and 13 non-cranial remains (long bones and coxal bones).

First, skeletal remains were irradiated with UV light during 30 min on each side. A layer of bone surface was then abraded around the sampled area before low-speed drilling into the remains to retrieve between 20 and 100mg of bone powder. For petrous bones, the powder was drilled from the cochlea (Pinhasi et al., 2015). Teeth were cleaned with bleach solution to remove surface contaminants before being sawn in half along the cementum-enamel junction, then powder was drilled from the pulp cavity.

Radiocarbon dating

Direct radiocarbon dating was conducted for 25 samples. Dating was performed using standard protocole at the C14 laboratory of CEDAD in Lecce or through ARTEMIS program (MMC) in the C14 dedicated laboratory of Lyon.

Bone fragments between 0.9 and 2g were prepared in a dedicated clean room at the PACEA lab. To ensure the exact correspondence of genomic and radiocarbon data, sampling was conducted on the same remains sampled for ancient DNA or on contiguous bones, i.e. cranial vault for sub-complete skulls and in the case of individuals BBB003-6 and BBB004, radiocarbon sampling was conducted on the mandibles holding the teeth sampled for DNA.

Radiocarbon dates were obtained for 23 samples and failed for samples BBB002 and BBB014 due to lack of collagen. The "conventional radiocarbon age" was calculated with a 13C correction based on the 13C/12C ratio measured directly with the accelerator. For the estimation of the measurement uncertainty (standard deviation) both the radioisotope counting statistics and the scattering of the data have been taken into account. Calibration was carried out using OxCal online (OxCal 4.494) and the IntCal20 calibration curve (Table S9).

Dates are reported in Tables S1, S8, and S9 according to two formats: dates provided by direct radiocarbon dating on the 23 analyzed samples that provided positive results, given in calibrated 2-sigmas interval, and associated date in BP of the form "5,309-5,077 BCE (6248 $\pm$ 30 BP)". In the absence of direct dating for the BBB002 and BBB014 samples from Baume Bourbon cave (that failed to provide radiocarbon dating due to the lack of collagen) the interval provided relies on archaeological context and is given in the form "4,500-4,100 BCE".

Of the 23 directly dated samples, seven individuals originate from two collective sepulchral caves attributed to Early Neolithic period: the Baume Bourbon cave (Cabrières, Gard) dated between ~5,400 and 4,800 BCE (N = 6; BBB samples) and the contemporary Gazel cave (Sallèles-Cabardès, Aude), with one

individual dated to 5,296-5,062 BCE. Direct dates obtained for these sites confirm their cultural attribution to Cardial-Epicardial cultures and the Impresso-cardial complex (ICC), following by a few centuries the pioneer Neolithic settlements reported in Mediterranean Languedoc ~5,850 BCE (Binder et al., 2018).

We were able to date four individuals originating from two necropolises dated to Middle Neolithic: Champ du Poste (Convertini and Georjon, 2018; Carcassonne, Aude; N = 3; SP individuals) and Le Crès (Loison and Schmitt, 2009; Béziers, Hérault; N = 1, CRE samples). The individual from Le Crès necropolis directly dated ranged between 4,442 and 4,261 BCE (CRE14), perfectly fitting with the dates obtained for other individuals from the site between ~4,500 and 4,050 BCE (Loison and Schmitt, 2009; Brunel et al., 2020). The three other individuals were not directly dated; however, several arguments allow their reliable chrono-cultural attribution. Both burial 11 (CRE11C) and 20 (CRE20B and CRE20D) reflect a distinctive funerary expression, that can be attributed to Early Chasséen and fit the homogeneity of the archaeological material displayed on the site. Inside burial 11, individual CRE11C was associated with several objects such as bedoulian flint or ceramic with a strip handle, which are typically encountered in Early Chasséen contexts. Inside grave 20, individuals CRE20B and CRE20D were buried simultaneously alongside three other individuals, among which one is directly dated to 4,335-4,058 cal BCE (5380 $\pm$ 35 BP) (Loison and Schmitt, 2009). These individuals were also associated with ceramics typical of Early Chasséen contexts.

Therefore, radiocarbon dating conducted on human remains can be put in perspective with the typology of archaeological material as well as the chronology of the pits to place the occupation of the site and utilization of the necropolis within a restricted time range (Loison and Schmitt, 2009; Brunel et al., 2020).

The three individuals from Champ du Poste necropolis yielded similar dates ranging between ~4,400 and 4,050 BCE. All dates in hand confirm that both necropolises were used over a few centuries and included individuals who can be attributed to Early Southern Chasséen culture (Loison and Schmitt, 2009; Ambert et al., 1989; Vaquer, 1990, 1991, 1998).

Finally, direct dates were obtained for 13 individuals recovered from two collective burials used during Late Neolithic and Bronze Age: the Aven de la Boucle cave (Duday, 1987; Jallet et al., 2010; Corconne, Gard; N = 10, BOU samples) and the Dolmen des Fades (Bonnery, 1991; Guilaine, 1998; Pépieux, Aude; N = 3, FAD samples). Radiocarbon dates obtained on the 10 individuals sequenced for the Aven de la Boucle confirmed that this collective burial cave was mainly active during the second half of the 4th and beginning of the 3rd millennium BCE (Ferrières culture), with dates ranging between ~3,600 and 2,800 BCE. Finally, as initially demonstrated by the artifacts, radiocarbon dates confirmed a long occupation history for the Dolmen des Fades collective burial, beginning during Late Neolithic and continuing into the Bronze Age. Three individuals providing genomic data and originating from this dolmen were dated between ~3,200 and 2,400 BCE (FAD1, FAD3 and FAD10).

DNA extraction and sequencing

All samples were processed for DNA extraction at the Laboratory of PACEA, University of Bordeaux.

Samples from Baume Bourbon were processed following the procedure described in Dabney et al. (2013), (dx.doi.org/10.17504/protocols.io.baksicwe) whereas other samples were processed according to a two-step extraction procedure described in Brunel et al. (Damgaard et al., 2015; Brunel et al., 2020).

Purification of samples was conducted according to a modified version of the method described in Dabney et al. published in Brunel et al. (Dabney et al., 2013; Brunel et al., 2020).

For Baume Bourbon samples, double-stranded libraries were built from 20µL of DNA template, following the protocol proposed by Meyer and Kircher (2010) and using unique index pairs (Kircher, 2012). A partial uracil-DNA-glycosylase (UDG half) treatment was applied to remove deaminated cytosines except for the final nucleotides at the 5′ and-3′ reads ends to preserve part of the damage pattern characteristic for ancient DNA (Rohland et al., 2015) (dx.doi.org/10.17504/protocols.io.bmh6k39e).

For other samples, double stranded libraries were constructed according to a protocol adapted from Gorgé et al. (2016; Brunel et al., 2020).

We first screened all indexed libraries via shotgun sequencing targeting 1 million reads. Libraries were pooled and sequenced on an Illumina NextSeq 500 at Institut de Recherches Biomédicales des Armées, using a NextSeq 500/550 High Output Kit v2.5 (150 Cycles).

For Baume Bourbon samples, we enriched next-generation ancient DNA libraries for ~1.2 million single-nucleotide polymorphisms (SNPs) using targeted in-solution capture (Mathieson et al., 2015), as well as an independent capture array for the complete mitogenome (Maricic et al., 2010), and sequenced these on Illumina platforms to an average depth per site of 0.14896 for 1240K and 1.42010 for mitochondrial capture.

Read processing, alignment and postmortem damage

After demultiplexing, we processed raw sequence data using EAGER (Peltzer et al., 2016). Steps included trimming for adaptors sequences and processing into single reads with Clip&Merge, trimmed sequences were then mapped to Human Reference Genome Hs37d5 using BWA v.0.7.12 (Li and Durbin, 2009; Schubert et al., 2016). Duplicates were removed with De-Dup and mapDamage v.2.06 (Ginolhac et al., 2011) was used to assess DNA damage patterns consistent with ancient origin and remove reads with a mapping quality<30. Sequencing results are presented in Table S2.

Genotyping

All our bam files were trimmed for 2 bases on each side using trimBam function from BamUtil package and were genotyped by using PileupCaller. Considering the human genome as pseudo-haploïd, alleles were randomly called for each position of the 1,233,013 SNPs and ~600,000 SNPs HO panels (Mathieson et al., 2015; Patterson et al., 2012; Lazaridis et al., 2016). Individuals having at least 19,000 SNPs on the 1240k panel were considered for further analysis.

QUANTIFICATION AND STATISTICAL ANALYSIS

Genetic sex determination

We determined genetic sex using the methods described in Skoglund et al. (2013), based on the estimations of reads mapping to X and Y chromosomes compared to reads mapping to the autosomes. Females are expected to have a ratio of 1 on the X and 0 on the Y, as opposed to males, who are expected to have a ratio of 0.5 on X and Y chromosomes. We determined a threshold of Y ratio based on the method published by Skoglund et al. (2013). We used an upper threshold of 0.016 of the ratio of sequence mapping to the Y chromosome for females and a lower bound of 0.077 for males (Table S4, Figures S2 and S3). Using this threshold, among the 26 newly reported individuals, twelve individuals could be identified as females and 14 as males. Two individuals are undetermined, one (BBB002) is most likely to be female and one (BOU3) is most likely to be male (Table S4, Figures S2 and S3). The results are highlighted in Table S4.

Contamination estimations

We used ANGSD (Analysis of Next Generation Sequencing Data) package to test the degree of heterozygosity on the X chromosome and estimate contamination levels in all male individuals (Korneliussen et al., 2014). Considering a contamination threshold of ~5%, we excluded one individual from Baume Bourbon (BBB7) of downstream analyses. We used the likelihood-based method ContamMix (Fu et al., 2013) to estimate contaminations in sequences aligning to the human mitochondrial genome. To build consensus sequences we used Geneious v.11.1.5, mitochondrial captured samples from Baume Bourbon were aligned to the mitochondrial genome NC_012920.1 (HG19) and other samples were aligned to the mitochondrial genome MT (hs35d7). Alignment of the samples to 311 reference genomes was performed using mafft v.7.453. (Katoh et al., 2002). Each fastQ was aligned to its consensus sequence using BWA v.0.5.10. (Li and Durbin, 2009). Results for contamination estimations are reported in Table S3, displaying Number of Reads on mitochondrial consensus sequence, estimated error rate, estimated maximum posterior proportion authentic, 2.5% credible quantile for proportion authentic, 97.5% credible quantile for proportion authentic, Gelman and Rubin diagnostic point estimate, Gelman and Rubin diagnostic upper confidence limit. The relative contamination rate was calculated by subtracting the proportion authentic to 1. We have to acknowledge that four samples displayed high contamination signals with this method (BBB002, BBB004, BBB009, BBB014). Of note, these samples as well as 8 other samples provided less than 2,000 reads on mitochondrial consensus sequences. This low coverage can affect the reliability of contamination estimations with ContamMix, therefore, BAM files were also inspected manually for possible contamination

CellPress
OPEN ACCESS

on mitochondrial reads using the Integrative Genomic Viewer. This inspection permitted to detect very limited contamination patterns, allowing us to proceed with downstream analyses for these samples.

Therefore, samples BBB002, BBB004, BBB009 and BBB014 displaying the highest contaminations signals, were cautiously integrated to this study. The results obtained on the population genetic level for these samples is very consistent with authentic data, as it is very coherent with samples displaying low contamination signals from the same contexts. In order to process these results with caution, we did not include these individuals with lowest quality data in more sensitive analysis (DATES, ROH). As a result, the low number of reads and the difficulty of providing reliable contamination estimation for these individuals does not affect our discussion and interpretations.

Uniparental markers analysis

Reads mapped on the revised Cambridge reference mitogenome were converted into VCF files and mitochondrial haplotypes were inferred using HaploGrep (Weissensteiner et al., 2016). Detailed haplogroup attribution results are provided in Table S5.

The most represented mtDNA haplogroups in our samples are haplogroups H and K1 (35,5 and 29%), what is consistent with previous reports regarding the genetic makeup of Southwestern Neolithic communities (Olalde et al., 2015; Hofmanová et al., 2016; Lipson et al., 2017; Lazaridis et al., 2017; Szécsényi-Nagy et al., 2017; Fregel et al., 2018; Valdiosera et al., 2018; Mathieson et al., 2018; Olalde et al., 2019; Villalba-Mouco et al., 2019; Antonio et al., 2019; Rivollat et al., 2020; Brunel et al., 2020). The 8 newly typed Early Neolithic individuals from Southern France are assigned to mitochondrial haplogroups J, H, K1 and U5. These haplogroups are typically found among Early farmers and are consistent with mtDNA data reported for Mediterranean Early farming communities (Bramanti et al., 2009; Mathieson et al., 2015, 2018; Olalde et al., 2015; Hofmanová et al., 2016; Lipson et al., 2017; Lazaridis et al., 2017; Szécsényi-Nagy et al., 2017; Fregel et al., 2018; Valdiosera et al., 2018; Olalde et al., 2019; Villalba-Mouco et al., 2019; Antonio et al., 2019; Rivollat et al., 2020). Haplogroup U5, carried by individual BB009 from La Baume Bourbon sepulchral cave is however predominantly found in WHG individuals and was previously identified in individual LBR002 from ICC Southern France site Les Bréguières (Rivollat et al., 2020). The presence of this haplogroup is consistent with admixture with WHG.

Individuals dated the second half of the 5th millennium cal BCE from Le Crès and Le Champ du Poste carry mtDNA haplogroups H2, K1, J2, V and X2, which fall into the variability of Western Europe Neolithic groups. Few ancient farmers carry haplogroup V, it was identified at Le Pirou (Pir4; Brunel et al., 2020), among western Europe Neolithic and Bronze Age individuals, and also in Poland and Hungary for Bell Beaker groups (Olalde et al., 2015; Hofmanová et al., 2016; Lipson et al., 2017; Lazaridis et al., 2017; Szécsényi-Nagy et al., 2017; Fregel et al., 2018; Valdiosera et al., 2018; Mathieson et al., 2018; Olalde et al., 2019; Villalba-Mouco et al., 2019; Antonio et al., 2019; Rivollat et al., 2020).

Characteristic mtDNA haplogroups associated with Neolithic farmers were also identified for the Aven de la Boucle and the Dolmen des Fades. The 4th and 3rd millennium cal BCE individuals from these collective burials carry haplogroups H, K1, J1, T2 and X2, U5 and U2. These lineages are commonly found among Neolithic European farmers groups, with the exception of haplogroup U5 (BOU3 and BOU6) and U2 (BOU1), found in high frequency in HG populations and manifesting a potential HG related ancestry at the Aven de la Boucle.

Y chromosome haplotypes were called using Yleaf statistical software (Ralf et al., 2018), with standard settings. Output results are described in Table S6 and Figure S4.

Among the four Early Neolithic male individuals dated to the 6th millennium cal BCE, we were able to identify Y chromosome haplogroup I2a1a2 for two individuals, whereas too low coverage data prevented to assign Y chromosome haplogroup for remaining individuals. The two male individuals dated from the 5th millennium cal BCE and originating from Champ du Poste site (SP249 and SP193) carry paternal haplogroups G2a2a1a2a1 and H2m (Rohrlach et al., 2021; Figure S4; Table S6). The male individuals dated to the 4th and 3rd millennium cal BCE and originating from Aven de la Boucle and Dolmen des Fades were assigned to haplogroups I2 and G2a. Haplogroup I2 has been reported in several Mesolithic male

individuals from Western Europe before the arrival of the Neolithic lifestyle as well as among various Western Europe Farmers groups (Mathieson et al., 2015, 2018).

Biological relatedness analysis

Degrees of genetic relatedness between all individuals included in this study were estimated by applying Relationship Estimation from Ancient DNA (READ) to infer pairwise relationships up to the second degree (Monroy Kuhn et al., 2018). We used standard parameters, ie the median of all average P0s, for normalization. We were able to identify two samples from Baume Bourbon corresponding to one same individual (BBB003 and BBB006), and consequently merged the corresponding bam files in a unique file for downstream analysis (BBB003_6). We identified one first-degree related pair of individuals among the Aven de la Boucle samples (BOU9 and BOU10).

To complement biological relatedness analysis, we used the TKGWV2 pipeline that can be used to infer pairwise relatedness for individuals presenting very low coverage (Fernandes et al., 2021). We used default parameters, *i.e.* 30 for minimum mapping and base quality, default 1 for setting the threshold for the minimum number of SNPs allowed to estimate relatedness. Combining the two methods, we kept positive results when based on a minimum of 5000 SNPs shared between individuals or when positive results from TKGWV2 based on lower number of shared SNPs were backed up by READ results. This allowed us to identify three second-degree kinship pairs at Baume Bourbon (BBB004-BBB014, BBB001-BBB002, BBB001-BBB009), some kinship being reinforced by shared maternal lineages (Tables S5 and S7). This could be consistent with the collective use of this natural cavity for funerary purposes by a small community during the second part of the 6th millennium cal BCE. At the Aven de la Boucle, we confirmed the first-degree kinship between BOU9 and BOU10. No other biological relatedness could be inferred for other sites. Biological relatedness results for Baume Bourbon are provided in Table S7. From each relative pair, we removed the individual presenting the lowest coverage, keeping only "unrelated" individuals for population genetic analyses.

Population size and inbreeding estimates

We assessed levels of inbreeding in our samples using the 1000 Genome as a reference panel, calling SNPs for each individual chromosome by chromosome, through hapROH (Ringbauer et al., 2021). We were able to retrieve ROH data for all our samples except 3 (BBB004, BBB009, BBB014) and confronted ROH data for our 25 new samples to a subset of 322 ancient individuals from the Near-East, Central Europe, and Western Europe (results are presented in Table S15 and illustrated by Figure S15).

Merging datasets

Genomic data of all 28 individuals included in this study were merged with previously published genotypes of modern and ancient individuals on two different datasets used for genome-wide analysis. New data were merged to the HO dataset panel for PCA construction, whereas they were merged to the 1240k SNPs dataset panel provided on David Reich's website v42.5. We also included individuals reported in Rivollat et al. (2020), Brunel et al. (2020), Seguin-Orlando et al. (2021) and Immel et al. (2021) for all other population genetic analyses. For these recent studies, data were subjected through the same procedure as the individuals reported in this study from the fastq files, which we downloaded from the ENA project site. For individuals reported in Immel et al. (2021), the procedure started from the individual BAM files, also downloaded from the ENA project site. The reprocessing of raw previously published data for population genetic analysis produced highly similar results to the original studies. Therefore, we chose to proceed with population genetic analysis for both the HO and 1240k datasets without reprocessing all raw data through the same pipeline. The newly obtained genomic data were specifically co-analyzed with ancient human groups from the periods considered, such as Neolithic individuals from Anatolia (Anatolia_N); Bulgaria, Romania, Serbia (SE Europe) Hungary; Greece, Italy (Adriatic Region); Germany, Austria, Poland, Czech Republic (Central Europe); Switzerland; France; Spain, Portugal (Iberia); Ireland and Great Britain (Britain).

Principal Component Analysis

PCA was constructed after merging our new data to the HO dataset panel for 592,998 autosomal genotypes in 796 modern individuals from western Eurasia, using the smartpca program (Patterson et al., 2006; See Figures 1, 2, and S5).

CellPress
OPEN ACCESS

Genotypes were downloaded from David Reich's website (v42.5 https://reichdata.hms.harvard.edu/pub/datasets/amh_repo/curated_releases/index_v42.4.html). We projected only individuals genotyped for more than 10,000 SNPs, using option modes lsqproject: YES, shrinkmode: YES.

The distribution of European Neolithic individuals follows genetic variation between European HGs and Anatolian farmers and can be split in two regionally distinct clusters, i.e. (i) a first cluster, closer to Anatolian farmers, comprising samples from Central and South-eastern Europe and (ii) a second cluster slightly shifting toward WHGs and comprising individuals from Western and South-western Europe (Figure S5). All newly reported Neolithic samples from Occitanie cluster with previously published Western Europe Neolithic individuals from the Iberian Peninsula, France, and the British Isles, and share all the same cluster from Early to Late Neolithic.

Early Neolithic farmers from Baume Bourbon and Gazel cluster with individuals reported for Southern France sites Pendimoun and Les Bréguières, but not with individuals from the Adriatic region and attributed to Impresso-Cardial. However, three individuals from Baume Bourbon appear to be slightly shifted toward the centroid, which could be explained partly by low coverage on the HO reference panel (<20,000 SNPs; Table S1). Middle Neolithic individuals from Champ du Poste group closely together on the PCA as more variation is observed for the three individuals from Le Crès necropolis. Late Neolithic individuals from the Aven de la Boucle and the Dolmen des Fades collective burials form a homogeneous cluster with the exception of the individual BOU6 from the Aven de la Boucle that is shifted further toward the HG cluster, suggesting higher affinities with this group.

F-statistics

We used ADMIXTOOLS to perform *f*-statistics analyses, applying qp3Pop to calculate outgroup *f3*-statistics to measure shared genetic drift in ancient individuals relative to Mbuti population used as outgroup (Patterson et al., 2012).

We performed *f3*-statistics of the form *f3*(test1, test2; outgroup) to investigate population level similarities within Early Neolithic groups from the Mediterranean and Continental currents, combining all the possible pairs of Early Neolithic Western Europe individuals as test. We then attempted to convert *f3*-statistics into a pairwise distance matrix by subtracting all f3 values from 1 (detailed results are provided in Table S13).

To measure shared genetic drift between Western Europe Neolithic individuals and European hunter-gatherers we performed *f3*-outgroup statistics of the form *f3*(test, European_HG; Mbuti). The *f3*-value estimates the shared genetic drift between European HG (Loschbour, La Braña, KO1) and each of the 680 Western Europe individuals tested, dated between ~6,300 and 2,000 BCE. Detailed results are available in Table S14 and described by Figure S6.

We also performed outgroup-*f3* statistics of the form *f3*(Mbuti; GoyetQ2, Test) with Test representing samples from Baume Bourbon, to test whether these individuals displayed specific affinities to GoyetQ2-like ancestry. Detailed results are available in Table S14 and described by Figure S7.

To test the affinities between Early Farmers and subsequent Neolithic groups from France we conducted outgroup statistics of the form *f3*(Mbuti; France_EN_LBK, Test) and *f3*(Mbuti; France_EN_Occitanie, Test), where test representing Neolithic groups from different regions and periods. The results for both tests are provided in Table S14 and illustrated by Figure S8.

We performed *f4*-Statistics using qpDstat with f4mode: YES, printSE: YES, in the form of *f4*(Mbuti, X; Y, Anatolia Neolithic) where X and Y correspond respectively to previously reported HG and Neolithic individuals. This analysis aimed to trace genetic proximity and gene flow between X and Y, reflected by negative *f4* values significantly supported by Z-scores inferior or equal to |3|. Figure S9 and Table S18 describe the results of this analysis.

Population modeling and clustering

We used qpWave from ADMIXTOOLS (Patterson et al., 2012; Haak et al., 2015) in order to cluster individuals belonging to coherent archaeological contexts and investigate the evolution of the genetic structure of Southern France communities throughout the Neolithic. We used parameter allsnps: YES and a set of

"right" populations comprising Mbuti.DG, Han.DG, Karitiana.DG, Papuan.DG, Ethiopia_4500BP_published.SG, CHG, Russia_Ust_Ishim_HG_published.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Natufian, Italy_North_Villabruna_HG, Jordan_PPNB_published, Russia_EBA_Yamnaya_Samara, Anatolia_N, European_HG. We based pairwise clustering on a p value>0.01 threshold as described in Fernandes et al. (2020). Below 0.01, clustering of individuals/groups was rejected. Results provided in Table S17 were used to create a heatmap using the heatmap3 R-package (Zhao et al., 2014; Warnes et al., 2014; Figures S12 and S13; R package version 2.4.1).

We used the 1240k SNPs panel to proceed to qpAdm modeling in order to estimate ancestry proportions in our samples and previously published ancient individuals with ADMIXTOOLS (Patterson et al., 2012; Haak et al., 2015; Harney et al., 2021; setting details: YES, allSNPs: YES). The following populations were used as outgroup "right" populations: Mbuti, Papuan, Han, Karitiana, Ust-Ishim, Malta, Ethiopia_4500BP, Vestonice, Israel_Raqefet_M_Natufian, Italy_North_Villabruna_HG. We included different outgroup populations depending on the model and populations tested as ancestral sources. Models results and details of individuals considered for each left and right populations are available in Tables 10, S11, and S12.

In a first model (Model 1) we tried to characterize the HG component detected in the EN farmers by testing different models with qpAdm using different HG sources that could have been encountered in Southern France as well as in the eastern part of the expansion route (KO1, La Brana, Loschbour). We tested Anatolia_N and European_HG as left populations, providing Anatolia farmers and European hunter-gatherers ancestry proportions estimates in each ancient individual considered, and testing whether individuals were best explained by both or either one of the two ancestries (Table S10, Figures 2B and 4).

In a second three-way model (Model 2) we tried to differentiate between different central and western HG contributions, respectively represented by KO1 and Loschbour-related ancestries in Neolithic individuals from France. We used "right" populations Mbuti.DG Papuan.DG Han.DG Karitiana.DG CHG Italy_North_Villabruna_HG Ethiopia_4500BP.SG Russia_Ust_Ishim.DG Czech_Vestonice Russia_MA1_HG.SG Israel_Raqefet_M_Natufian Jordan_PPNB_published Russia_EHG and "left" populations KO1, Anatolia_N and Loschbour. In several cases both Loschbour and KO1 were supported by the analysis, the results are detailed in Table S11.

In a third three-way model (Model 3), we aimed to test whether an excess of GoyetQ2-like ancestry could be detected in newly reported Neolithic individuals. We considered a model identical to the one described in Rivollat et al. (2020) (Model D). We used "right" populations Mbuti.DG, Papuan.DG, Han.DG, Karitiana.DG, CHG, Belgium_UP_GoyetQ116_1_published_all, Ethiopia_4500BP.SG, Hungary_KO1, Russia_Ust_Ishim.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Raqefet_M_Natufian, and "left" populations Anatolia_N, GoyetQ2, Villabruna (Table S12 and Figure S11).

Admixture dating

To estimate the dates of admixture events between Anatolia_N and European_HG components we used linkage disequilibrium (LD)-decay method DATES described in Narasimhan et al. (2019). We used the same ancestral populations defined as Anatolia_N and European_HG in our first qpAdm model.

The analysis models ancestry of admixed individual as a combined likelihood of ancestries from two sources. First, it calculates the global admixture proportions with the genotype vector of each target individual, described as a linear combination of the allele frequency vectors of the two ancestral source populations.

The second step is the estimation of local ancestry, to estimate whether a genomic block descends from one source or the other, by multiplying the genotype residual to the allele frequency difference between the two ancestral sources. The correlation between markers across an individual's genome is expected to exponentially decay in accordance to genetic distance between markers and recombination processes and thus the number of generations since admixture. For each individual DATES (Narasimhan et al., 2019; Chintalapati et al., 2022) will estimate an admixture date, given in generations, by welding genetic distance and exponential decay.

CellPress
OPEN ACCESS

To convert the estimated times of admixture given by DATES we assumed a number of 25, 28 and 30 years per generation (Fenner, 2005). Dates were estimated for both individuals and coherent groups to evaluate inter-individuals and inter-groups variability in admixture histories (See Table S15 and Figure S14).

Parameters binsize: 0.001; maxdis: 1; seed: 77; jackknife: YES; qbin: 10; runfit: YES; afffit: YES; lovalfit: 0.45 and minparentcount: 1 were used.

Admixture dates estimations are provided in Table S15 for individuals exhibiting clear admixture signal with qpAdm Model 1.

DATES were treated as irrelevant considering several arguments:

(1) When the individual considered lacked indices of admixture (<5% European HG in qpAdm Model 1 or infeasible Model).

(2) When aberrant estimation was provided by the software, that is for instance when a negative number of generations was estimated or when the estimated admixture date predated 10th millennium BCE.

(3) When estimated std. Err was superior to the estimated number of generations.

III. Résultats complémentaires : Une sépulture épicardiale de la Grotte Gazel (Sallèles-Cabardès, Aude)

Nous avons récemment pu obtenir des données génomiques pour un individu supplémentaire de la grotte Gazel associé à l'occupation épicardiale (4 692-4 462 cal BCE, 5 733 ± 50 BP), complétant ainsi les données obtenues pour l'individu Gazel4, associé à une occupation au Cardial (5 299-5 052 cal BCE, 6 215 ± 30 BP).

Dans la salle centrale de la cavité, les fouilles ont révélé une sépulture en fosse au sein de la couche 2c, correspondant à une occupation épicardiale datée de la première moitié du Ve millénaire avant notre ère (Sépulture 1, Guilaine, 1966 ; Beyneix, 1997). Le sujet correspond à un adulte de sexe masculin, déposé sur le côté gauche en position contractée (Duday, 2009). Le crâne de cet individu a été prélevé pour analyses génomiques, et correspond à l'échantillon GAZ1C (Figure 42). Les informations relatives au séquençage de cet individu sont disponibles en annexe (Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1). Nous présentons ici quelques résultats préliminaires concernant cet individu.

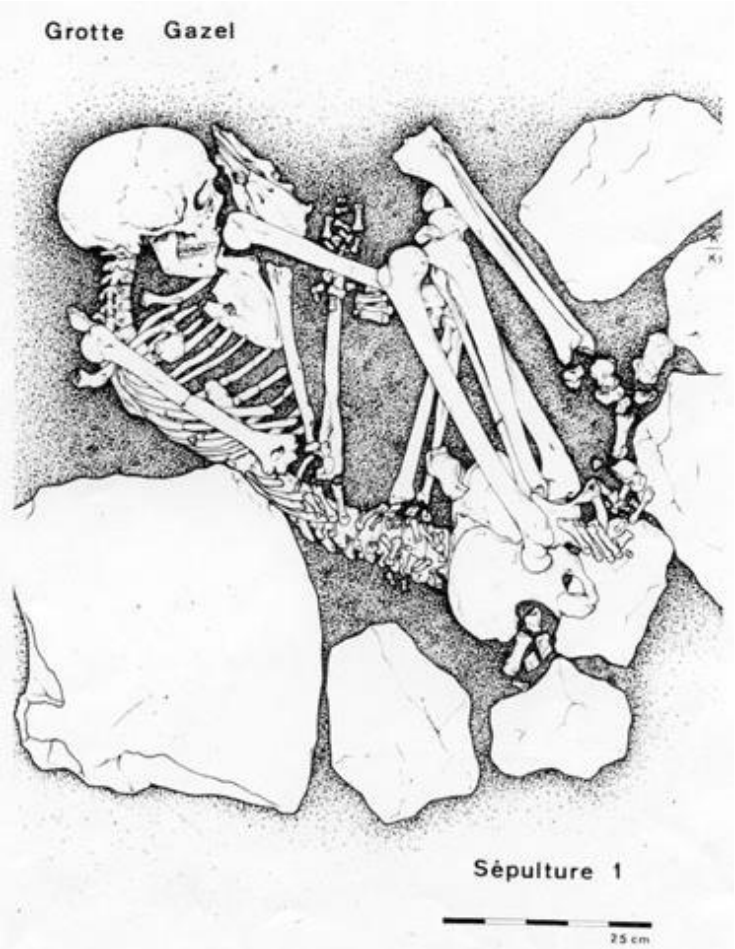


Figure 42 : Relevé de la sépulture 1 de la Grotte Gazel à Sallèles-Cabardès correspondant à l'échantillon GAZ1C (Aude, couche 2c, épicardial, fouille J. Guilaine, 1963) H. Duday.

L'ensemble des analyses a été conduit selon les différentes étapes du protocole décrit dans l'article (prélèvements, séquençage, authentification, et analyses bio-informatiques, voir Partie « STAR Methods » de l'article). Après un premier séquençage à faible profondeur, la bonne conservation de l'ADN endogène de l'échantillon GAZ1C (13 %) nous a conduit à réaliser un séquençage shotgun (Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1 – II).
Les analyses génomiques ont ainsi confirmé le sexe masculin attribué sur la base des observations anthropologiques à ce sujet, qui porte par ailleurs l'haplogroupe mitochondrial K1a2b et l'haplogroupe du chromosome Y I2a (Tableau 4, Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1 – II).

Individu	prélèvement	Sexe génétique	Âge	%ADN endogène	couverture	Nb SNPs (1240k)	mtDNA (Haplogrep)	Y chr (Y-leaf)
GAZ1C	Pétreux	XY	Adulte	13.1	0.0762	99045	K1a2b	I2a

Tableau 4 : Bilan des résultats des analyses préliminaires sur l'individu GAZ1C.

De par sa position sur l'ACP, le sujet ne se distingue pas des autres individus du sud de la France datés des VIe et V^{e} millénaires avant notre ère. En effet, il tombe dans la variabilité génétique des groupes néolithiques d'Europe du sud-ouest, et plus particulièrement dans celles des groupes contemporains de la péninsule Ibérique et du sud de la France (Figure 43).

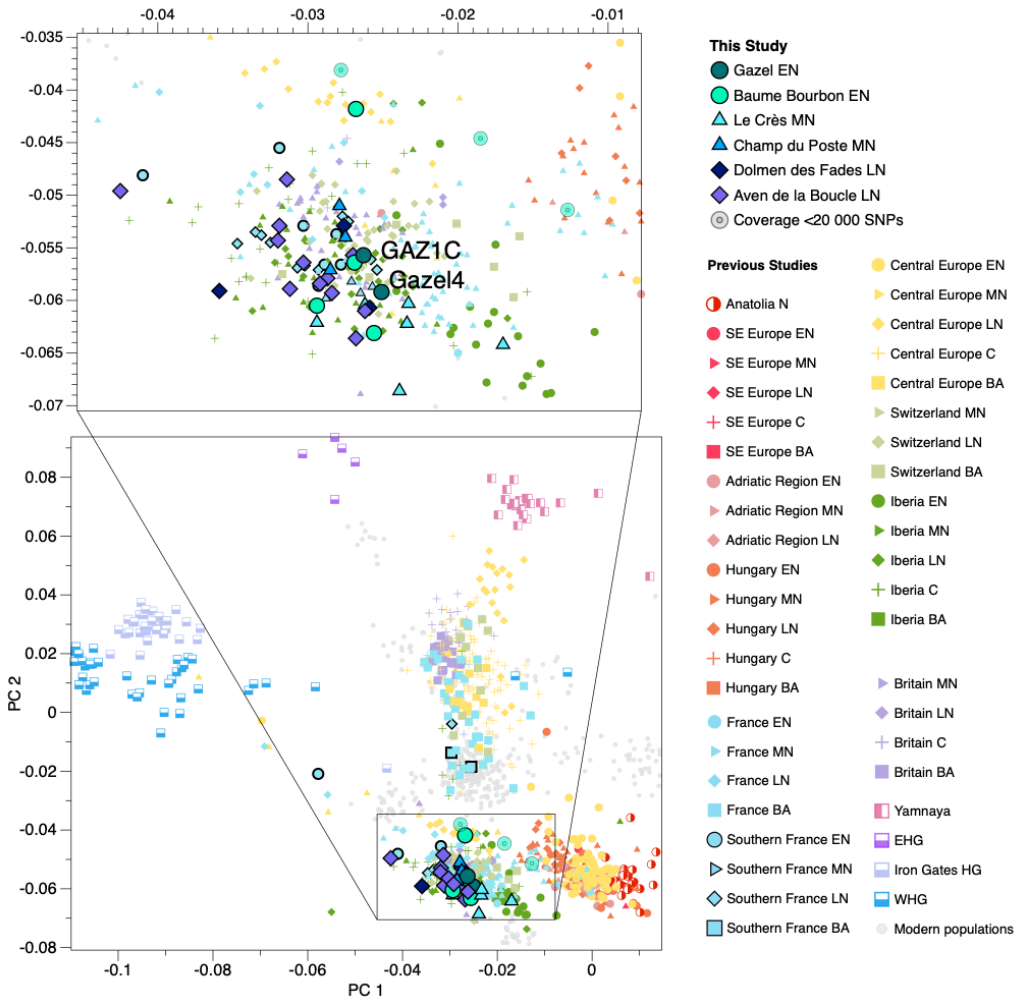


Figure 43 : ACP présentant la position des individus analysés pour la grotte Gazel (GAZ1C et Gazel4) dans la variabilité génétique des populations modernes et anciennes.

Considérant les résultats obtenus précédemment, nous avons conduit plusieurs analyses préliminaires.

En premier lieu, nous avons cherché à savoir si cet individu se distinguait au niveau de son héritage mésolithique. Pour ce faire nous avons utilisé la méthodologie déjà employée et ainsi testé deux modèles évoqués dans l'article (voir Partie « STAR Methods » de l'article).

Nous avons ainsi utilisé le logiciel qpAdm (ADMIXTOOLS) afin de modéliser l'individu GAZ1C comme un mélange potentiel de deux sources « European HG » et « Anatolia N » et quantifier les proportions respectives de ces ascendances mésolithiques et néolithiques. (Modèle 1, voir Partie « STAR Methods » de l'article). Selon le modèle 1, la seule modélisation aboutissant à une p-value satisfaisante explique le profil génétique de cet individu comme un mélange entre ancestralité génétique mésolithique (European HG, 17.3%) et néolithique d'Anatolie (82.7% ; p-value : 0.43 ; Tableau 5). Dans un autre modèle, nous avons également cherché à examiner la présence potentielle d'ascendance génétique magdalénienne de type

GoyetQ2, en modélisant l'individu GAZ1C par un mélange potentiel de trois sources d'ancestralité « GoyetQ2 », « Villabruna » et « Anatolia N » (Modèle 3, voir Partie « STAR Methods » de l'article). Selon le Modèle 3, la seule représentation aboutissant à une p-value satisfaisante pour expliquer le profil génétique de cet individu considère le mélange des trois sources ancestrales (p-value : 0.38 ; Tableau 5).

	Sources	chisq	"P-value nested"	coef European HG	coef Anatolia N	
Modèle 1	**2 sources : European HG + Anatolia N**	**9,073**	**0,430542**	**0,173**	**0,827**	
	1 source : European HG	478,034	0	1	0	
	1 source Anatolia N	37,18	1,15E-07	0	1	
Modèle 3	Sources	chisq	"P—value nested"	coef GoyetQ2	Coef Villabruna	Coef Anatolia N
	3 sources : GoyetQ2 + Villabruna + Anatolia N	**9,597**	**0,384096**	**0,169**	**0,127**	**0,705**
	2 sources : GoyetQ2 + Villabruna	180,639	0	0,956	0,044	0
	2 Sources : GoyetQ2 + Anatolia N	18,949	0,002227423	0,241	0	0,759
	2 sources : Villabruna + Anatolia N	16,547	0,00838349	0	0,184	0,816
	1 source : GoyetQ2	181,033	0	1	0	0
	1 source : Villabruna	244,825	0	0	1	0
	1 source : Anatolia N	35,731	1,19E-05	0	0	1

Tableau 5 : Tableau résumant les résultats des analyses qpAdm réalisées sur l'individu GAZ1C pour les deux modèles testés.

Ainsi, selon les résultats du modèle 3, l'individu GAZ1C peut être modélisé avec environ 16.9 % d'ancestralité génétique de type GoyetQ2, faisant écho aux résultats obtenus pour l'individu BB003-6 de la Baume Bourbon.

Ces résultats sont également appuyés par un test *f3*-outgroup de la forme *f3*(Mbuti ; GoyetQ2, *Test*), dans lequel le groupe *Test* inclut différents individus de France et de la péninsule Ibérique datés entre le VIe et le Ve millénaire avant notre ère (Figure 44).

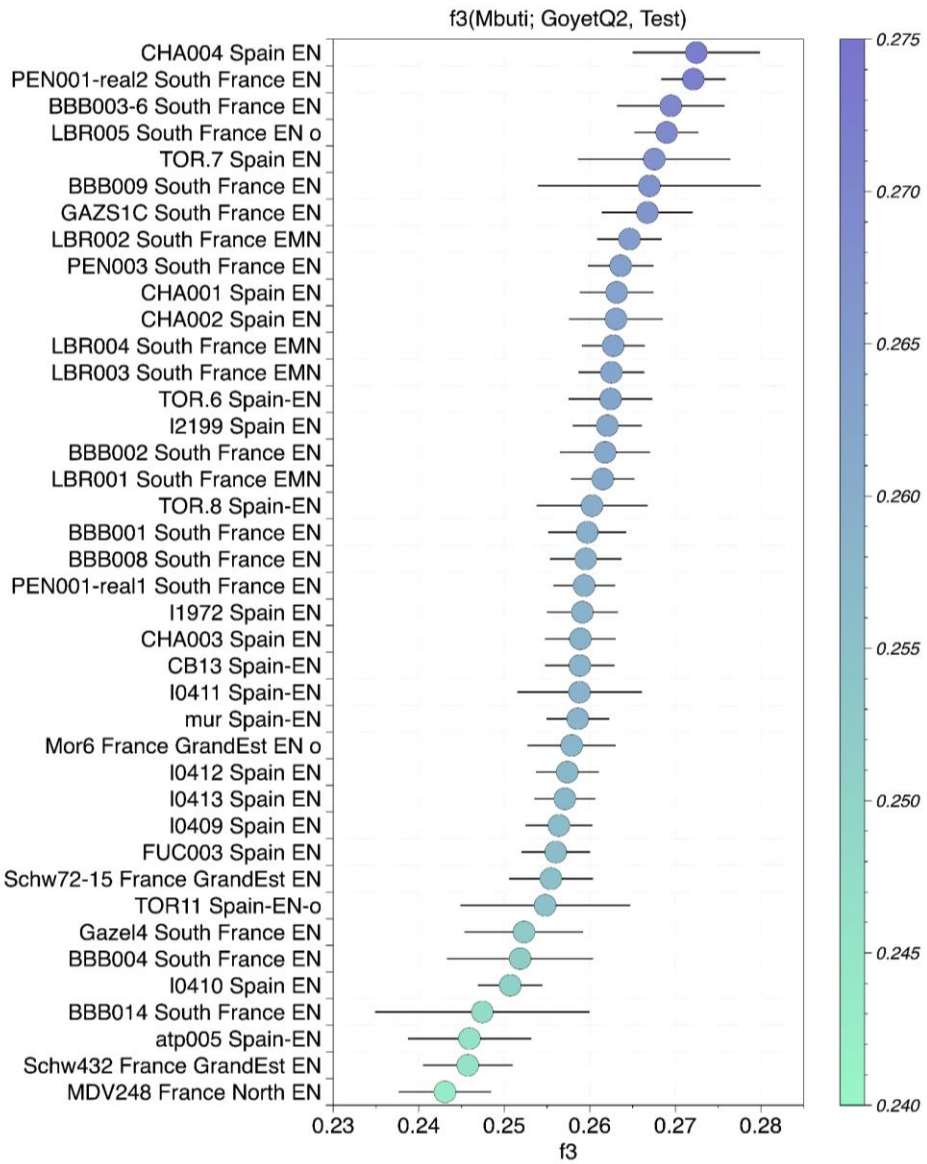


Figure 44 : Résultats des analyses f3-outgroup de la forme f3(Mbuti ; GoyetQ2, Test) avec pour Test différents individus Néolithique Ancien de France et de la péninsule Ibérique.

Les valeurs de f3 les plus importantes, signalant de plus fortes affinités génétiques vis-à-vis de la composante GoyetQ2, sont observées chez les individus provenant de la péninsule Ibérique et du sud de la France. On peut noter qu'un individu de Pendimoun (PEN001-real2) et des Bréguières (LBR005) se distinguent également par de fortes valeurs de f3, toutefois la modélisation de ces individus par un mélange de trois sources incluant la composante GoyetQ2 n'a pas permis d'aboutir à des *p-values* statisfaisantes (Rivollat *et al*., 2020 ; voir Table S12 de l'article et Figure S11 des Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1).

Concernant les communautés néolithiques, la persistance d'ancestralité de type GoyetQ2 a été signalée au sein de la péninsule Ibérique, les proportions les plus élevées étant identifiées en Andalousie (Cueva del Toro), et dans une moindre mesure en Catalogne (Cueva de Chaves) (Villaba-Mouco *et al*., 2019).

Ces premières analyses concernant l'individu GAZ1C rejoignent ainsi nos précédentes observations concernant la persistance potentielle d'ancestralité génétique de type GoyetQ2 à la Baume Bourbon. L'ensemble de ces résultats semble cohérent avec la présence de flux de gènes et donc d'échanges reliant les communautés néolithiques du Languedoc et les communautés de la péninsule Ibérique. Ceci pourrait ainsi rejoindre l'hypothèse avancée pour expliquer la formation du "cardial franco-ibérique", incluant un effet de rétroaction ou « feedback » depuis la péninsule Ibérique vers l'est dans un contexte de coalescence culturelle des populations de méditerranée occidentale, unies par un réseau maritime (Guilaine, 2018a, 2018b ; Guilaine & Manen, 2007). Toutefois, pour argumenter la présence d'ancestralité de type GoyetQ2, nous devons noter l'importance des lacunes concernant la variabilité génétique des groupes locaux du second Mésolithique, ayant pu contribuer à l'ascendance observée dans les groupes néolithiques du sud de la France.

Par ailleurs, étant donné les signaux d'importante consanguinité illustrés par l'individu Gazel4, nous avons également cherché à examiner la taille des portions du génome se démarquant par un manque d'hétérozygotie et signalisant potentiellement une faible taille effective de la population ou des traces de consanguinité chez l'individu GAZ1C (ROH, dont la longueur est donnée en centimorgan ; cM). Pour cela nous avons suivi la même méthodologie que celle décrite dans l'article, en appelant les SNPs chromosome par chromosome à partir du *1000 Genome panel* (Ringbauer *et al*., 2021 ; voir Partie STAR Methods).

Contrairement à l'individu Gazel4, GAZ1C présente peu de longs ROH (Tableau 6). De plus, la quantité de ROH courts observés chez cet individu est relativement faible, la somme des ROH compris entre 4 et 8 cM (sROH[4–8]), s'élevant à 5.66 (Tableau 6).

Max roh	Echantillon	Site	Groupe	sum_roh >4	n_roh >4	sum_roh>8	n_roh >8	sum_roh> 12	n_roh> 12	sum_roh> 20	n_roh> 20
8.469692	GAZS1C	Grotte Gazel	Southern France EN	14.134639	2	8.469692	1	0	0	0	0
48.936933	Gazel4	Grotte Gazel	Southern France EN	274.744372	21	210.499752	10	168.964114	6	138.545495	4
18.87095	BB001	Baume Bourbon	Southern France EN	54.825345	6	33.264086	2	33.264086	2	0	0
9.390306	BB008	Baume Bourbon	Southern France EN	31.932719	4	17.468726	2	0	0	0	0
5.842304	BB003_6	Baume Bourbon	Southern France EN	20.3319	4	0	0	0	0	0	0
5.884659	BB002	Baume Bourbon	Southern France EN	5.884659	1	0	0	0	0	0	0
8.457101	LBR001	Bréguières	Southern France EN	15.541602	2	8.457101	1	0	0	0	0
9.9981069	LBR002	Bréguières	Southern France EN	32.169812	5	9.99810699999999	1	0	0	0	0
14.105999	LBR003	Bréguières	Southern France EN	30.116998	3	22.210299	2	14.105999	1	0	0
7.8281	LBR004	Bréguières	Southern France EN	21.132197	3	0	0	0	0	0	0
7.1979	LBR005	Bréguières	Southern France EN	24.0671	4	0	0	0	0	0	0
22.061701	PEN001_real1	Pendimoun	Southern France EN	47.567696	5	31.862499	2	22.061701	1	22.061701	1
12.395301	PEN001_real2	Pendimoun	Southern France EN	21.008888	3	12.395301	1	12.395301	1	0	0
0	PEN003	Pendimoun	Southern France EN	0	0	0	0	0	0	0	0

Tableau 6 : Tableau compilant les résultats des analyses hapROH sur l'individu GAZ1C et les résultats précédemment obtenus pour 13 individus Néolithique ancien du sud de la France, provenant de Gazel, de la Baume Bourbon, de l'Aven des Bréguières et de Pendimoun.

Au sein de la grotte Gazel, une sépulture double épicardiale a également été identifiée, associant un individu adulte féminin et un immature déposés simultanément (Duday, 2009). Ces deux individus sont en cours d'analyse génomique au sein du *Lundbeck Foundation GeoGenetics Centre* à l'Université de Copenhague (4 686-4 503 cal BCE, 5 740 +/- 30 BP ; Allentoft *et al*., 2022, *preprint*). Aussi ces deux individus n'ont pas été prélevés dans le cadre de cette étude et les données n'étant pour l'instant pas accessibles, il nous est impossible d'intégrer les données génomiques acquises pour ces sujets à la discussion de ces résultats. Toutefois, les premiers résultats de l'étude menée actuellement par l'équipe de M. Allentoft indiquent que ces deux individus sont tous les deux de sexe féminin, appartiennent à la lignée mitochondriale H1 et sont apparentés au premier degré (Allentoft *et al*., 2022, *preprint*). Lorsque les informations génomiques de ces individus seront accessibles, nous envisageons d'approfondir l'étude menée sur les individus de la grotte Gazel, en compilant l'ensemble des informations génétiques recueillies pour le site, afin d'examiner la variabilité génétique locale et les liens entre les individus analysés.

Les résultats présentés dans cette partie constituent ainsi une première exploration des données et seront complétés courant 2023 par d'autres analyses, dont les résultats pourront faire l'objet d'une publication dans le cadre d'une monographie autour des recherches menées sur la grotte Gazel.

IV. Bilan des résultats

Dans cette étude, nous avons présenté des données génomiques inédites pour 29 individus provenant de six sites du sud de la France, couvrant un transect chronologique large s'étendant de ~5 500 à 2 500 BCE. Nous avons développé une approche régionale diachronique pour mieux évaluer la variabilité des interactions biologiques entre communautés, retracer l'évolution des héritages génétiques à travers le temps et ainsi acquérir une compréhension plus fine des phénomènes démographiques et d'échanges entre les groupes humains. Nous soulignons plusieurs résultats principaux :

1. Les échantillons datés du VIe millénaire avant notre ère (Baume Bourbon, Gard et Gazel, Aude) renforcent l'image d'un récit particulier de contacts biologiques prononcés entre les agriculteurs néolithiques et les groupes de chasseurs-cueilleurs autochtones dans le sud de la France. Par ailleurs, certains de ces individus illustrent la persistance d'ancestralité génétique magdalénienne, ce qui pourrait indiquer l'existence d'échanges entre les populations du Languedoc et de la péninsule Ibérique ou des interactions avec des groupes mésolithiques locaux porteurs de cette composante génétique.

2. Ces échantillons apportent également de nouvelles informations sur les processus démographiques et la structure génétique des groupes impliqués dans la néolithisation méditerranéenne. Les résultats soulignent la dichotomie entre les deux vagues d'expansion Néolithique et complètent les arguments archéologiques pour démontrer que des groupes néolithiques plus petits ont été impliqués dans l'expansion néolithique méditerranéenne. La petite taille des populations concernées et les taux d'endogamie qui en résultent pourraient expliquer l'identification parmi notre corpus de l'individu Gazel4 (Grotte Gazel, Cardial, 5 296-5 062 cal BCE), issu d'une union entre parents au premier degré. À notre connaissance, cet individu représente le plus ancien exemple de forte consanguinité en Europe occidentale.

3. Des études récentes portant sur des groupes du Néolithique Récent et Final d'Europe occidentale ont fourni des résultats inattendus concernant la persistance de fortes proportions d'ancestralité mésolithique dans certaines communautés d'agriculteurs. Ainsi, ces résultats soulignent la présence de communautés génétiquement hétérogènes, portant un héritage

mésolithique très variable d'un individu à l'autre dans le Bassin Parisien et en Allemagne au cours de la deuxième moitié du IVe millénaire avant notre ère. Des proportions importantes d'héritage mésolithique ont pu être mises en évidence au sein de deux sépultures collectives : les hypogées de Mont-Aimé (France ; Seguin-Orlando *et al*., 2021) et dans une tombe à couloir associée à la culture Wartberg à Niedertiefenbach dans la Hesse (Allemagne ; Immel *et al*., 2021). Les analyses génomiques conduites dans cette étude sur dix individus de l'Aven de la Boucle (Corconne, Gard) du Néolithique récent d'Occitanie permettent, dans une moindre mesure, d'étendre ce type d'observation au sud de la France. À l'échelle de l'Europe occidentale, ces résultats pourraient refléter des événements de métissage récurrents impliquant des groupes ayant conservé de très fortes proportions d'ancestralité mésolithique jusqu'au IVe millénaire. L'identité culturelle et la distribution géographique de tels groupes restent cependant à élucider.

4. Enfin, l'ensemble des données recueillies, comprenant des échantillons datés du VIe au IIIe millénaire avant notre ère, a permis d'illustrer qu'en dépit de transformations culturelles substantielles tout au long de la période, les groupes du sud de la France présentent une relative continuité génétique au cours du Néolithique. En effet, depuis la seconde phase de néolithisation et le développement du complexe Cardial jusqu'à la première moitié du IIIe millénaire avant notre ère, avant l'arrivée d'ancestralité génétique liée aux groupes nomades des steppes pontiques, aucune discontinuité majeure n'est perceptible.

En associant ces données génétiques à un solide contexte chronologique et archéologique, cette étude contribue ainsi à pallier une documentation lacunaire des populations néolithiques méditerranéennes et souligne les dynamiques spécifiques des communautés du sud de la France et de Méditerranée occidentale dans les processus de néolithisation.

Résumé du chapitre

- Article : 28 individus analysés au niveau génomique – six sites de la région Occitanie (~5 500 à 2 500 BCE)
- Données supplémentaires et analyses préliminaires pour un individu épicardial (grotte Gazel, GAZ1C, 5733 ± 50 BP, 4 692-4 462 BCE)
- Métissages anciens détectés entre groupes néolithiques et mésolithiques chez les individus d'Occitanie du VIe millénaire BCE (Baume Bourbon et Gazel)
- Persistance d'ancestralité génétique magdalénienne : échanges entre groupes du Languedoc et péninsule Ibérique ?
- Analyses des ROH : des groupes néolithiques plus restreints ont été impliqués dans l'expansion néolithique méditerranéenne
- Importante consanguinité chez l'individu Gazel4, issu d'une union entre parents au premier degré
- Indices de multiples évènements d'introgression d'ancestralité mésolithique dans les groupes néolithiques au cours de la période en Europe occidentale
- Echantillons datés du VIe au IIIe millénaire avant notre ère : absence de rupture majeure dans les pools génétiques au cours du Néolithique au niveau régional.

Chapter highlights

- Article: Genome-wide data from 28 individuals originating from six sites in Southern France (~5,500–~2,500 BCE)
- Additional data and preliminary analysis for one individual belonging to the epicardial (Gazel Cave, GAZ1C, 5733 ± 50 BP, 4 692-4 462 BCE)
- Early admixture between Mesolithic groups and Neolithic groups detected in farmers from the VIth millennium BCE in Occitanie (Baume Bourbon et Gazel)
- Persistance of magdalenian ancestry: contacts between the Languedoc and the Iberian Peninsula?
- ROH analysis - Small groups associated with the Neolithic expansion along the Mediterranean
- High level of inbreeding in individual Gazel4, resulting from a first-degree incestuous union
- Multiple pulses of mesolithic legacy introgression detected in multiple regions in Western Europe throughout Neolithic
- Samples dated between the VIth and first half of the IIIrd millennium BCE: absence of genetic turnover throughout the Neolithic period in Southern France.

Chapitre 2 - Entre continuité et rupture, nouveaux apports de la génomique à la documentation d'une sépulture collective du Néolithique récent et final dans le sud de la France : l'Aven de la Boucle (Corconne, Gard)

Les sépultures collectives se développent en Europe occidentale et plus particulièrement autour du bassin méditerranéen dès la transition entre les VIe et V^{e} millénaires BCE (Provost *et al.*, 2017). En France, ce type de structures connait un essor particulier à partir de la seconde moitié du IVe millénaire avant notre ère. Elles se caractérisent par le rassemblement successif, au cours d'une période plus ou moins longue, de plusieurs défunts dans un même espace funéraire, dont les formes peuvent considérablement varier (Boulestin, 2019). Une grande diversité de solutions architecturales est en effet associée aux contextes funéraires collectifs néolithiques, qui prennent aussi bien la forme de monuments mégalithiques comme les dolmens, de structures mégalithiques excavées comme les hypogées ou encore de cavités ou abris naturels (Chambon, 2003). Du fait du caractère successif des dépôts, des gestes funéraires pratiqués et de l'utilisation prolongée des structures, parfois étalée sur plusieurs siècles, ces ensembles sépulcraux se caractérisent par une complexité importante des assemblages osseux (Schmitt *et al.*, 2018 ; Schmitt & Dederix 2019). Les sépultures collectives néolithiques constituent des ensembles dynamiques dont l'étude s'est développée en lien étroit avec les méthodes de l'archéo-anthropologie, contribuant grandement à la lecture de l'utilisation de ces espaces funéraires, depuis leur investissement jusqu'à leur abandon (Duday, 1981). Considérant leur utilisation parfois prolongée sur le temps long, l'identification des critères de recrutement qui président à l'inclusion ou non des défunts dans les ensembles funéraires collectifs constitue un enjeu important. Plusieurs études ont déjà pu démontrer une tendance récurrente entourant l'exclusion des plus jeunes sujets des sépultures collectives néolithiques (Duday *et al.*, 2011 ; Le Roy & Recchia-Quiniou, 2021). Concernant le sexe des individus, l'identification de biais de représentation potentiels des sujets peut être entravée par la conservation des restes, et en ce sens la multiplication des analyses paléogénomiques présente un fort potentiel (Duday, 2021). Par ailleurs, l'identification de quelconques biais de sélection doit considérer la chronologie d'utilisation des espaces sépulcraux et leurs fluctuations potentielles au cours du temps. Au sein de ces structures, la constitution des assemblages osseux a pu en effet s'étaler sur une longue période, période au cours de laquelle les critères de sélection des défunts, de même que les gestes funéraires dont ils ont fait l'objet ont été susceptibles de varier (Guilaine, 2021).

Ce chapitre s'articule autour d'une analyse approfondie du site Néolithique récent et final de l'Aven de la Boucle (resp : Henri Duday) en combinant une datation fine des individus analysés au niveau génomique couplée à une approche bayésienne (en collaboration avec Didier Binder et Pauline Garberi, CEPAM UMR 7264, Université Côte d'Azur, CNRS, Cultures, Environnements. Préhistoire, Antiquité, Moyen-Âge).

I. L'Aven de la Boucle, une brève historiographie

L'Aven de la Boucle est une cavité naturelle s'ouvrant à une altitude de 260 mètres NGF-IGN68 au sein d'un massif calcaire localisé près de Corconne dans le Gard et ayant servi de sépulture collective principalement entre la seconde moitié du IVe millénaire et la première moitié du IIIe millénaire avant notre ère (Figure 45).

Le site fut découvert en 1954 par des spéléologues, descendant dans l'aven par un puits vertical d'une hauteur de 10 mètres, constituant alors le seul accès à l'espace interne de la cavité (Figure 45 C). À l'aplomb du puits, sur la surface d'un cône d'éboulis important, les spéléologues ont ainsi découvert en association avec des restes humains une plaque-boucle datant des VI ^{e}-VII ^{e} siècles de notre ère donnant son nom à la cavité, ainsi que plus bas, une chambre d'environ 40 m^{2}. Plusieurs sondages ont alors été entrepris, mettant en évidence des restes humains et du matériel céramique mais c'est seulement à partir de 1973 qu'une prospection plus importante du gisement archéologique fut conduite par Serge Cours. Les fouilles ensuite menées par Henri Duday et Serge Cours ont d'abord commencé au sein de l'espace de la chambre avant de gagner le cône d'éboulis, conduisant à une étude exhaustive de la cavité étalée sur de nombreuses campagnes de fouille entre 1974 et 2002 et identifiant ainsi un dépôt funéraire totalisant un minimum de 75 individus (Duday, 2009).

C'est notamment sur le site de l'Aven de la Boucle qu'ont pour la première fois été définies les procédures spécifiques de l'anthropologie de terrain (enregistrement, analyse et interprétation) appliquées aux sépultures collectives néolithiques. La documentation à disposition, à la fois exceptionnelle et patrimoniale pour la discipline, permet une analyse stratigraphique fine de cette structure utilisée sur un temps long et voyant notamment des évolutions du fond culturel documentées par la représentation sur le site de deux faciès céramiques successifs (Figure 46 B et C). De nombreux travaux se sont attachés à caractériser les dépôts et les spécificités des occupations néolithiques de l'Aven de la Boucle, aussi bien au niveau des particularismes observés dans les ensembles de mobilier qu'au niveau des caractéristiques biologiques du groupe néolithique (Duday, 1987a & 1987b ; Brochier, 1987 ; Le Mort & Duday, 1987 ; Cours *et al.*, 1999 ; Duday, 2009 ; Jallet *et al.*, 2010 ; Arnautou *et al.*, 2011). Nous dresserons un bref récapitulatif des recherches menées autour de l'Aven de la Boucle dans les parties suivantes.

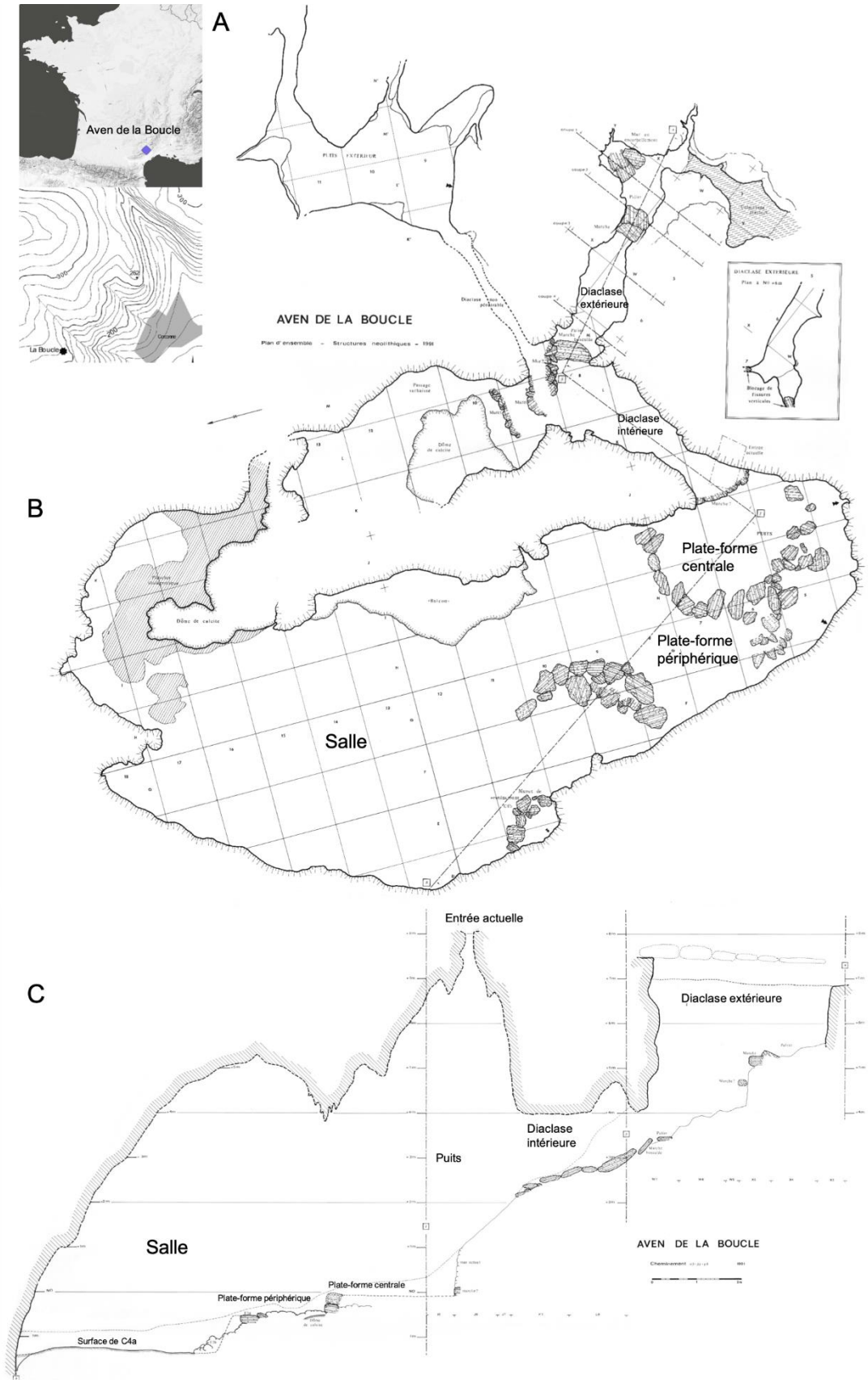


Figure 45: La cavité sépulcrale de l'Aven de la Boucle. A) Localisation de la cavité dans le contexte régional. B) Plan général de la cavité (H. Duday). C) Plan en coupe de la cavité (H. Duday).

II. Les niveaux archéologiques et les restes humains

La surface des niveaux archéologiques est composée d'une couche argileuse dont le niveau supérieur n'est pas horizontal et suit la pente du remplissage géologique créant une dépression entre la partie centrale de la salle et la paroi ouest. Les niveaux archéologiques qui se sont constitués au cours de la fréquentation et l'utilisation de la cavité présentent ainsi différentes épaisseurs, en fonction de la pente notamment (Duday, 2009 ; Jallet *et al.*, 2010). La première occupation de la cavité, correspondant à la fin du Néolithique moyen et au Néolithique récent se déploie dans une couche située environ à 10 mètres au-dessous de l'ouverture du puits vertical. Cette couche se place directement au-dessus du remplissage géologique de la cavité, d'une épaisseur d'au moins 50 mètres formée par un sédiment rouge argileux issu de la décomposition du calcaire.

Les opérations archéologiques successives à l'Aven de la Boucle ont permis d'identifier de nombreux aménagements architecturaux mis en place par les groupes néolithiques dans le réseau de diaclases et à l'intérieur de la cavité sépulcrale (Figure 45, Figure 46). Ainsi, l'entrée de la grotte au niveau de la diaclase extérieure était agrémentée de plusieurs dalles calcaires ainsi que d'un bouchon d'entrée amovible, formant une sorte de corridor mégalithique. Dans les diaclases intérieures et extérieures des marches ont été installées et permettaient d'accéder à une plateforme semi-circulaire composée de blocs de calcaire de taille importante (Figure 46 C). Les dépôts funéraires ont été effectués à la fois sur cette plateforme et dans le secteur "salle" attenant, d'une surface d'environ 55 m².

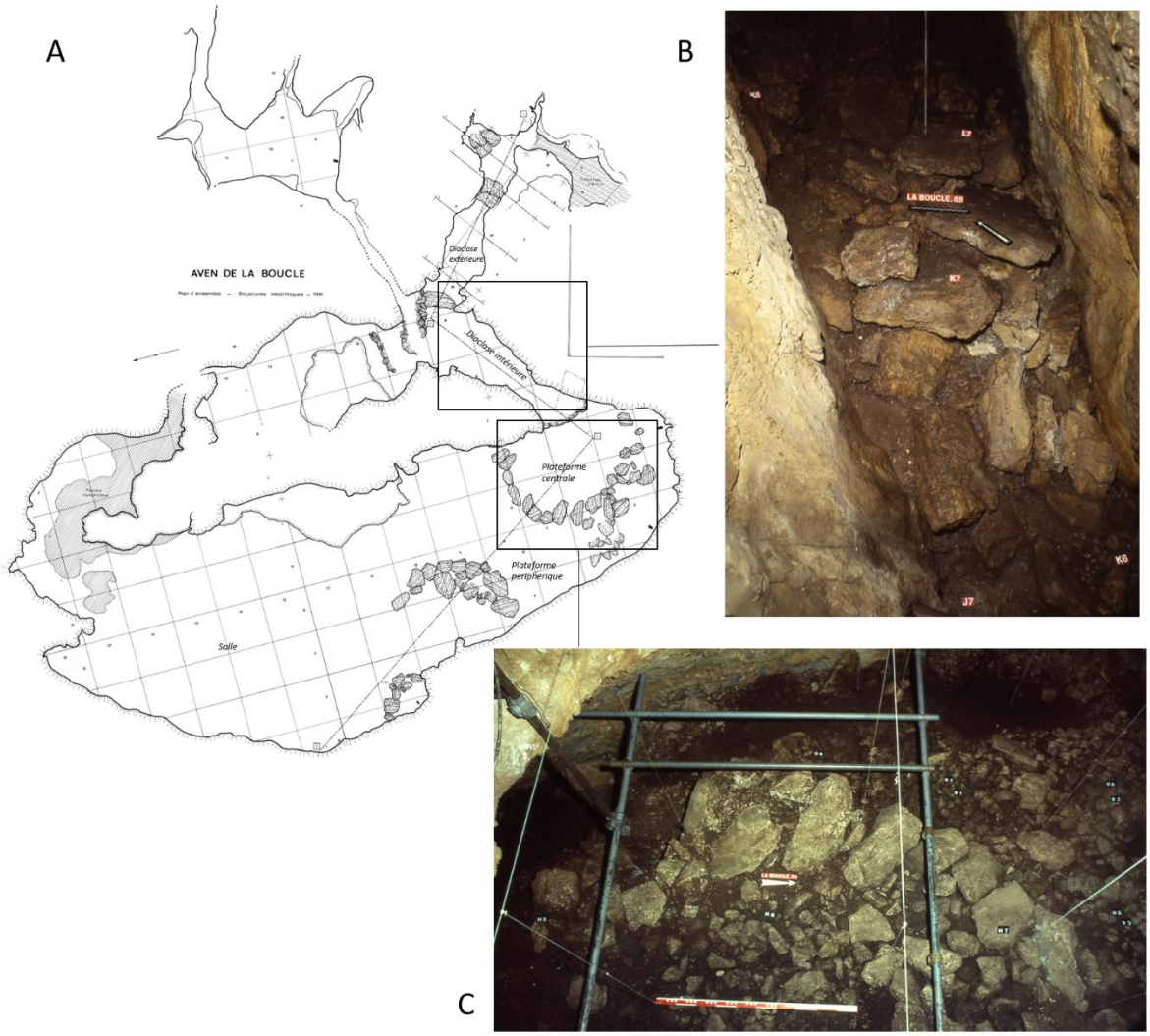


Figure 46 : Localisation de plusieurs aménagements réalisés par les groupes néolithiques au sein de l'Aven de la Boucle. A) Plan de la cavité et localisation des structures. B) Structure de condamnation éboulée de la diaclase intérieure réalisée par l'accumulation de pierres plates. C) Plateforme aménagée au débouché de la diaclase intérieure. Photographies et plan : H. Duday.

Les plus anciens dépôts archéologiques, attribués aux premières étapes du Néolithique final (également désigné "Néolithique récent"), correspondent à l'unité stratigraphique C4b. Un deuxième groupe de dépôts, correspondant à l'unité C4a, représente une étape ultérieure de cet horizon du Néolithique final et peut être attribué à la culture de Ferrières (Figure 47 A, B et C ; Duday, 2009 ; Jallet *et al.*, 2010). L'analyse archéo-anthropologique a dénombré les restes d'environ 75 individus. Les dépôts primaires sont démontrés par la présence de connexions anatomiques comprenant parfois des articulations labiles, mais ne concernent que quelques individus, et ont ensuite été recouverts par l'accumulation de nombreux os. Cette accumulation témoigne d'activités régulières de déplacement et de réorganisation des ossements, semblables aux réductions squelettiques. En effet, après la décomposition des corps, les néolithiques ont

rangé les pièces osseuses les plus volumineuses au voisinage de la paroi ouest de la salle (Figure 47 D). Cette organisation de l'espace funéraire s'est aussi accompagnée au Néolithique récent de l'apport de volumineux blocs calcaires depuis l'extérieur de la cavité, dont certains ont été concassés en « gravier » dispersé au cours des rangements de l'espace sépulcral. Un matériel archéologique abondant, notamment céramique, accompagnait les dépôts.

L'entité funéraire C4b est initialement distinguée par la présence d'un sédiment jaune, s'étendant depuis l'espace central de la salle jusqu'à son extrémité nord. Ce sédiment attribuable à l'Hauterivien correspond à un apport exogène par les néolithiques à l'intérieur de la cavité sépulcrale (Brochier, 1987) qui a notamment pour propriété d'absorber les graisses (« terre de Sommières »). Son enrichissement en phosphates et la découverte d'un œuf de parasite intestinal (*trichuris trichiura*) montrent que ce sédiment s'est trouvé au contact immédiat de corps en décomposition et participe ainsi à démontrer la présence de dépôts primaires (Duday, 2009 ; Duday *et al.*, 2011). Les récipients associés au complexe C4b, comptant 37 unités céramiques, présentent des caractéristiques situées à l'interface entre le Néolithique moyen et le Néolithique final, associant des éléments relevant des faciès chasséens et des innovations dans les formes et choix ornementaux relevant du Néolithique final (Figure 47 A). S'il est impossible de réaliser des associations spécifiques entre vases et individus, la répartition des éléments céramiques de l'ensemble C4b s'inscrit dans l'organisation et la gestion de l'espace sépulcral collectif, et fait écho aux déplacements et aux gestes de réduction des restes humains (Jallet *et al.*, 2010).

L'ensemble C4a est un horizon associé au groupe de Ferrières dont le sédiment est constitué d'une argile brun-rouge à brun-gris, comprenant notamment de nombreux charbons. Le sédiment jaune exogène ainsi que les blocs calcaires concassés sont absents de cet ensemble. Cet horizon se place régulièrement au contact direct de l'ensemble C4b et des dépôts précédents (Duday, 2009 ; Jallet *et al.*, 2010). Les céramiques attribuables à l'ensemble C4a présentent des formes variables (Figure 47 B et C). Les récipients associés au groupe de Ferrières totalisent 218 unités céramiques, se répartissant dans tout l'espace de la cavité, aussi bien dans le secteur salle que dans la diaclase intérieure. L'examen des unités céramiques et les liaisons par collages ont montré une absence de répartition préférentielle en fonction des types de récipients, et une concentration de manière générale plus importante des dépôts céramiques dans la partie nord de la salle (Jallet *et al.*, 2010).

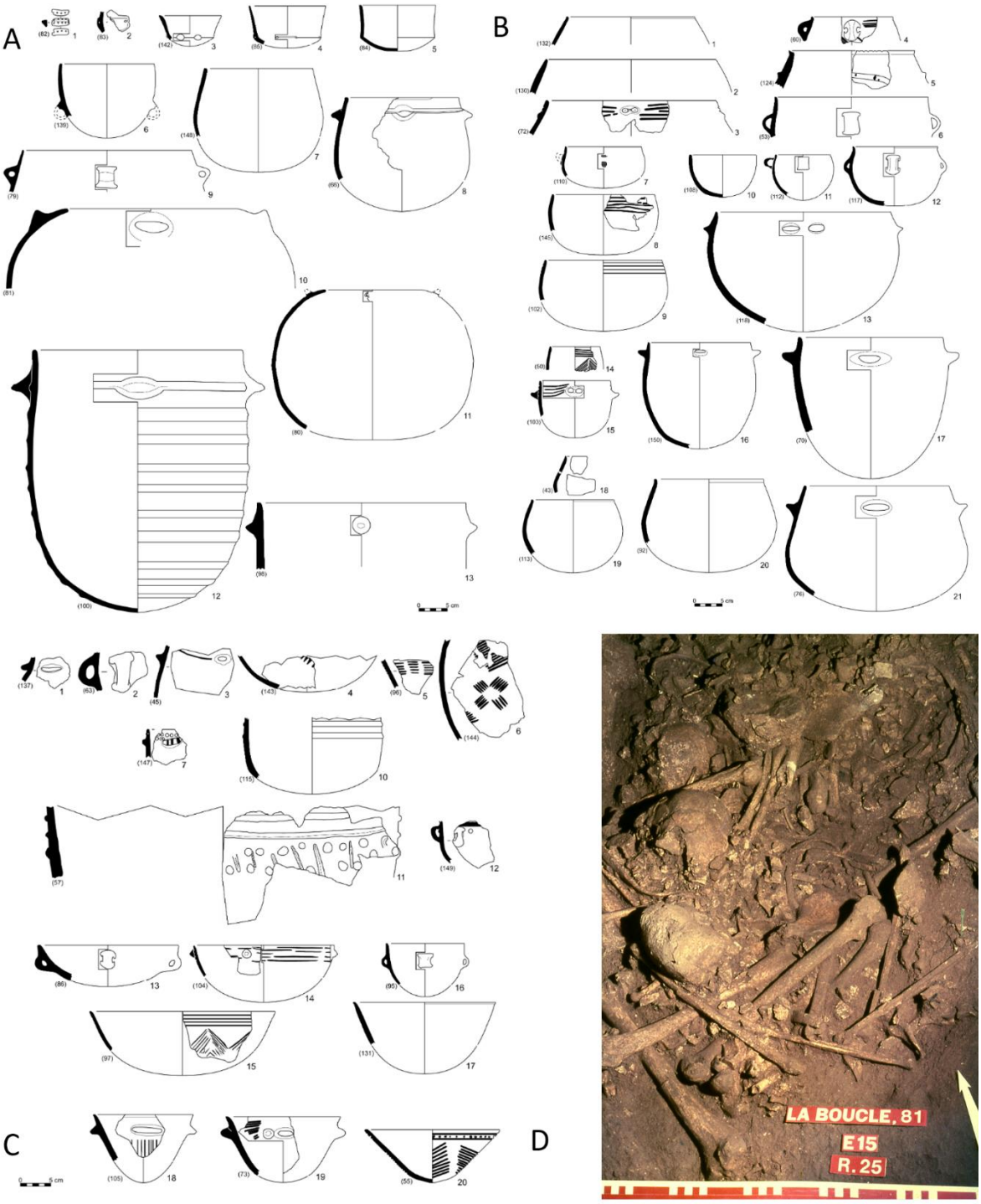


Figure 47 *: A) Récipients de l'unité stratigraphique C4b, Néolithique final 1a « Néolithique Récent ». Les numéros d'unité céramique apparaissent entre parenthèses (*Jallet *et al.*, 2010*). B) Récipients de l'unité stratigraphique C4a, Néolithique final 1b (groupe de Ferrières) (*Jallet *et al.*, 2010*). C) Récipients de l'unité stratigraphique C4a, Néolithique final 1b (groupe de Ferrières) (*Jallet *et al.*, 2010*). D) Alignements de crânes et os longs rassemblés en faisceaux près de la paroi ouest de la cavité, carré E15, relevé 25, photo : H. Duday).*

Les horizons funéraires de l'Aven de la Boucle se distinguent par la présence de deux styles céramiques distincts. Cependant, ces horizons sont liés par plusieurs caractéristiques

communes, notamment la pratique de la réduction des ossements, l'emplacement des dépôts et l'utilisation des espaces funéraires.

La conservation macroscopique des ossements de l'Aven de la Boucle est globalement très bonne, 12 000 ossements humains ont ainsi été inventoriés, les os sont parfois brisés sous la pression du sédiment et par l'accumulation de blocs calcaires au-dessus des assemblages osseux. Au cours de l'étude anthropologique, les liaisons de second ordre ont également permis d'attribuer aux différentes unités stratigraphiques des éléments du secteur central de la salle, au sein duquel les niveaux archéologiques sont d'aspect discontinu et d'une faible épaisseur (Duday, 2009 ; Duday *et al.*, 2011).

L'étude anthropologique a également démontré que la série de l'Aven de la Boucle, se distingue par des caractéristiques très particulières du recrutement funéraire, semblant prendre en compte divers critères. Ainsi un déficit particulièrement accentué des individus immatures a été remarqué. Effectivement, seulement une dizaine d'individus immatures ont été identifiés, comprenant notamment deux sujets d'environ 12 ans, un individu d'une dizaine d'année, deux individus d'environ 5 ans, deux individus de moins de 5 ans et un individu mort en période périnatale. Le fonctionnement sépulcral de la cavité semble ainsi comprendre un recrutement funéraire en fonction de l'âge au décès, excluant très largement les individus immatures (Duday, 2009 ; Duday *et al.*, 2011).

Par ailleurs, une fréquence très importante des formes prononcées d'une variation anatomique de la patella dite « *patella emarginata* », correspondant à une encoche de l'angle supéro-lattéral de l'os dont la longueur dépasse 10 mm, a été notée (Duday, 1987 ; Duday, 2009 ; Duday *et al.*, 2011).

L'examen de la distribution des patellas de l'Aven de la Boucle a été repris par H. Duday en mars 2023 et visait notamment à tester la distribution des patellas par ensemble stratigraphique en exploitant les liaisons par symétrie. Cet examen a notamment permis de confirmer la superposition de deux horizons stratigraphiques, l'ensemble C4a, attribué au Ferrières, surmontant l'ensemble C4b, attribué au Néolithique récent (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 – II).

Parallèlement, l'examen de la fréquence des *patella emarginata* a également été repris au regard de la distribution stratigraphique et des liaisons par symétrie. Ainsi, sur les 58 sujets de taille adulte pour lesquels au moins une des patellas est mesurable, 44 présentent au moins une longueur d'encoche supérieure ou égale à 10 mm (soit 75 % de l'échantillon). Ceci pourrait plaider en faveur d'une proximité génétique importante des défunts (Duday, 2009).

L'analyse anthropologique a également permis d'identifier la représentation différentielle des ossements. La comparaison des NMI (Nombre Minimum d'Individus) de combinaison entre les différentes régions anatomiques montre une nette sous-représentation des os les plus volumineux. L'effectif maximal d'environ 75 individus est ainsi donné par les calcanéus tandis que le bloc cranio-facial donne les deux-tiers de cet effectif (NMI par exclusion). Le même constat peut être établi avec les os longs, les os coxaux ou encore le sacrum (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 – II, Figure C2). Ce déficit a ainsi été interprété comme relevant de la gestion de la sépulture collective, incluant la reprise d'une partie des ossements les plus volumineux après décomposition, évacués hors de la cavité. Ce déficit affecte par ailleurs de la même manière les assemblages osseux attribués au Néolithique récent et au Néolithique final.

Entre la deuxième moitié du IVe millénaire et le début du IIIe millénaire, la grotte aménagée en tombe « semi-mégalithique » sert de sépulture collective uniquement (Figure 46). Au cours de cette période, l'Aven de la Boucle fait l'objet d'une gestion funéraire complexe incluant des gestes de restructuration des dépôts ainsi qu'une récupération des ossements déplacés en dehors de cet espace sépulcral. Les premières datations obtenues (MC-1 499 : 4 600 ± 100 BP, GIF-6 285 : 4 590± 90 BP, GIF-6 286 : 4 580 ± 100 BP, MC-1 498 : 4 200± 100 BP ; Jallet *et al.*, 2010) ne permettaient pas d'établir si l'occupation de la cavité au Néolithique récent et Ferrières s'était déroulée de manière continue ni d'établir la présence d'un véritable hiatus entre deux phases d'occupations.

Après les derniers dépôts attribués aux Ferrières, la cavité est délibérément condamnée par le comblement de l'entrée naturelle (Figure 46 B).

La grotte est de nouveau rendue accessible seulement quelques siècles plus tard, par l'effondrement naturel d'une partie du plafond, ouvrant le puits vertical d'une dizaine de mètres de hauteur. La grotte est alors fréquentée de manière sporadique, du fait d'une accessibilité limitée de l'espace interne. Elle est notamment utilisée autour de 2 000 BCE, probablement comme abri de chasse, ce qui est attesté par des traces de combustion sur la surface de l'éboulis, ainsi que d'industrie lithique, de restes de faune et de céramique Fontbuisse. La grotte est également fréquentée au cours de l'Âge du Bronze final II, ce qui est notamment marqué par le dépôt d'un individu ainsi que divers éléments céramiques et des traces de feu au sommet de l'éboulis. Aucune fréquentation n'est attestée entre ces derniers dépôts Bronze final II et la découverte de la cavité par les spéléologues, mis à part la chute ou le dépôt d'un individu à l'intérieur de l'aven, porteur de plaques-boucles attribuables aux VIe et VIIe siècles de notre ère.

Outre ces occupations sporadiques à partir de la fin du IIIe millénaire, la dichotomie entre les horizons Néolithique récent et Néolithique final « Ferrières » pose la question de l'évolution des gestes funéraires dans le sud de la France à la fin du Néolithique et interroge également sur l'homogénéité des groupes utilisant cette cavité comme sépulture collective.

III. Problématiques et objectifs de l'étude archéo-génomique

La question de la discontinuité des occupations de l'Aven de la Boucle est un point clé des problématiques discutées dans cette étude. Du point de vue chronologique et culturel cette question doit être interrogée par les datations directes des restes humains étudiés. Du point de vue biologique, l'étude génomique des défunts de l'Aven de la Boucle permet de questionner l'homogénéité de l'assemblage osseux en s'appuyant sur les différents ensembles identifiés.

Une question majeure entoure également la composition de l'échantillon de restes humains mis au jour dans la cavité. Comme nous l'avons évoqué, à l'Aven de la Boucle, les restes humains se démarquent par un certain nombre d'éléments dénotant les biais introduits par les comportements funéraires des néolithiques.

L'étude anthropologique a notamment démontré un biais relevant de trois ordres, un premier biais relève de la sélection liée à l'âge au décès, se manifestant par un nombre extrêmement limité d'individus immatures. Par ailleurs, la fréquence très importante des formes prononcées de *patella emarginata* soulève également la question d'un recrutement basé sur des critères génétiques ou de limitations importantes de la taille effective de la population utilisant cette cavité sépulcrale.

Un troisième biais tient aux gestes secondaires entrepris et notamment au fait qu'un nombre important d'éléments osseux a été ressorti de la cavité au cours de l'utilisation de la sépulture collective. De ce fait et également en lien avec la fragmentation des restes, les observations morphologiques ne permettent pas d'établir un ratio clair entre individus masculins et féminins dans la cavité.

Par ailleurs, il est nécessaire de prendre en compte que les caractéristiques inhérentes au fonctionnement des sépultures collectives vont avoir un impact sur les informations disponibles. La gestion des dépôts funéraires après la décomposition des corps empêche le plus souvent d'individualiser chaque défunt et a fortiori d'identifier le lieu de déposition initial des individus. L'échantillon est ainsi tout à fait particulier, se caractérisant par des restes osseux en majorité isolés, ou du moins non impliqués dans des connexions anatomiques. Ainsi, la difficulté de discuter de la structuration de l'espace funéraire en fonction des critères biologiques doit être notée. Étant donné que 12 000 ossements ont été identifiés, un ré-

appariement des restes et une analyse spatiale complète au moyen des résultats génomiques est inenvisageable.

Un raisonnement autour de la corrélation entre caractéristiques biologiques et distribution spatiale peut être possible en termes d'unités stratigraphiques, même si l'appariement de certains ossements à l'un ou l'autre des ensembles est difficile. Cette discussion est éventuellement possible concernant les associations manifestes de restes humains, comme par exemple les alignements de crânes le long des parois (visibles notamment en E15, Figure 45 D).

Ainsi, le but de cette étude n'est pas d'entreprendre une revue exhaustive des caractéristiques de l'assemblage osseux au niveau spatial, biologique et chronologique mais d'explorer le potentiel d'une approche combinée entre informations archéo-anthropologiques, génétiques et caractérisation chronologique.

À ce jour, peu d'études se sont attachées à documenter les sépultures collectives néolithiques au moyen d'analyses génomiques à l'échelle du territoire de la France actuelle. Quelques travaux ont très récemment amorcé cette dynamique, cependant les données génomiques acquises concernent très peu d'individus par structure et ne permettent pas d'aborder les questions de recrutement et de fonctionnement funéraire des ensembles étudiés de manière extensive (Brunel *et al.*, 2020 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Patterson *et al.*, 2022). C'est par exemple le cas des hypogées 1 et 2 de Mont-Aimé (Val-des-Marais, Marne), utilisées entre 3 400 et 2 900 cal BCE et rassemblant chacune une soixantaine d'individus, pour lesquelles 11 sujets ont été analysés au niveau génomique (Seguin-Orlando *et al.*, 2021). Publiées récemment dans l'étude de Patterson et collaborateurs (2022), des données génomiques concernant six individus ont également été acquises pour le Dolmen de Villard (Lauzet-Ubaye, Provence-Alpes-Côte d'Azur ; ~2 500 – 2 000 BCE).

Exceptionnellement documenté du point de vue anthropologique, le site de l'Aven de la Boucle offre l'opportunité unique d'étudier pour la première fois de manière aussi fine une sépulture collective emblématique du sud de la France à la fin du Néolithique, à la lumière d'une documentation génomique et chronologique importante.

En plus de compléter la documentation des groupes néolithiques français à l'échelle populationnelle et pan-européenne, l'acquisition de données génomiques à l'Aven de la Boucle, en articulation avec les observations archéo-anthropologiques, vise à apporter un niveau de lecture supplémentaire à l'identité biologique d'une partie des défunts ainsi qu'aux modalités de recrutement au sein de la sépulture collective. L'analyse génomique d'un échantillon important d'individus permettra ainsi de discuter de la possibilité d'identifier un recrutement

effectivement basé sur des critères d'apparentement biologique, en examinant la proximité génétique entre les différents individus étudiés. Nous nous interrogerons également sur les relations entre les caractéristiques génétiques reflétées par l'échantillon analysé et les pratiques sociales des individus utilisant cette sépulture. Nous nous demanderons ainsi dans quelle mesure cet échantillon permet de discuter des systèmes matrimoniaux employés par la ou les communautés utilisant la cavité.

Un premier échantillonnage conduit sur 15 temporaux gauche en 2018, livrant des résultats très encourageants au niveau de la préservation de l'ADN endogène (0.2-69.9%, 28.8% en moyenne) nous a amené à poursuivre l'échantillonnage en privilégiant les restes pétreux. En plus d'optimiser la conservation de l'ADN, ceci garantissait également des attributions stratigraphiques plus fiables que les dents mandibulaires, donnant pourtant un meilleur score au niveau du NMI. Nous nous sommes également attachés à considérer des restes associés aux deux ensembles stratigraphiques identifiés C4b et C4a, ainsi que des restes humains dont la position stratigraphique identifiée était moins claire (zone d'éboulis, sondage, ou situés à l'interface entre C4a et C4b) afin de conserver la possibilité d'examiner les caractéristiques génétiques et la distribution chronologique des individus associés aux différents ensembles et d'aborder la question des dynamiques d'utilisation de la sépulture collective néolithique. Un contrôle systématique du marquage des restes sélectionnés et des relevés de terrain correspondants par H. Duday a permis de restituer les coordonnées et les attributions stratigraphiques de chaque vestige.

Par une approche combinant datations radiocarbone et données génomiques, ce chapitre vise également à discuter des dynamiques d'occupations de la cavité et à soulever plusieurs questions : Peut-on mettre en évidence une continuité ou une rupture dans l'utilisation de la sépulture collective ? Une homogénéité chronologique est-elle observable au niveau des restes humains crâniens associés aux différents ensembles stratigraphiques ? Une homogénéité ou bien une rupture est-elle identifiable au niveau de la distance génétique entre les individus analysés ?

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article, qui sera soumis à PlosOne au cours de l'été 2023.

Les informations de marquage de chaque vestige prélevé et dont les données génomiques sont étudiées sont présentées dans les tableaux 1 et 2 des Informations Supplémentaires correspondant à l'article. L'ensemble des tableaux appelés dans l'article, de même que les données des modélisations bayésiennes sont consultables avec le lien suivant : https://www.dropbox.com/sh/1wluauwzhrvtugb/AAAk3M6wZtwlfBRjgUxJzsU8a?dl=0

IV. Ancient DNA sheds light on the funerary practices of a Late Neolithic collective burial in Southern France

Ana Arzelier [1, †*], Harmony De Belvalet [1], Marie-Hélène Pemonge [1], Pauline Garberi [2], Didier Binder [2], Henri Duday [1], Marie-France Deguilloux [1*] and Mélanie Pruvost [1*]

[1] *Université de Bordeaux, CNRS, De la Préhistoire à l'Actuel : Culture, Environnement et Anthropologie (PACEA UMR 5199), 33615 Pessac Cedex, France*

[2] *Université Côte d'Azur, CNRS, Cultures, Environnements. Préhistoire, Antiquité, Moyen-Âge (CEPAM UMR 7264), 06300 Nice, France*

Abstract

The Aven de la Boucle (Corconne, Gard, Southern-France) is a karst shaft that was used as a collective burial between 3,600 and 2,800 cal BCE. The site encompasses the skeletal remains of approximately 75 individuals, represented by scattered and commingled remains, with only a few remains in anatomical context. The anthropological analysis demonstrated that the primary deposition of the dead followed a selection of a large majority of adult individuals. Further, ceramics differentiated a first horizon corresponding to the early stage of Late Neolithic and a second horizon belonging to a later phase of Late Neolithic attributed to the "Ferrières" culture (3,300-2,800 BCE). The assemblage characterizing this site thus represents a unique opportunity to address the cultural and biological (dis)continuities of human groups during the Late Neolithic by applying a multidisciplinary approach to the interpretation of social structure and funerary rites.

We combine evidence from archaeology, anthropology, bayesian modelling of radiocarbon dates and genomic data from 37 individuals to shed light on genetic profiles, relationships and funerary practices of this community. Genomic results identified 26 Neolithic males and eight females, suggesting a marked sex-biased selection. Additionally, although a full picture of biological kinship networks is difficult to assess, available data stressed the importance of biological relatedness and a male-mediated transmission of social status, as the affiliation to specific male-lineages appears to be a preponderant selection factor at the Aven de la Boucle.

This study enabled us to track the site use of this sepulchral cavity more precisely. The genomic results argue in favor of "continuous" deposits between 3,600 and 2,800 BCE, carried out by the same community, despite cultural changes reflected by the material culture. Thus, our study further illustrates the complex relationship between biological and cultural affinities of ancient communities.

Introduction

In Southern France, the use of collective burials, i.e. the successive gathering over time of several deceased within the same funerary structure, became widespread during the second

half of the IVth millennium BCE. This period corresponds to the transition from Middle Neolithic and the broad Chasséen culture to Late Neolithic.

This transitional period, often called “Recent Neolithic”, comprises multiple cultural aspects (Gutherz, 1984; Lemercier, 2007; Jallot & Gutherz, 2014). The Late Neolithic period gives rise to diverse human groups, successively associated in eastern Languedoc to the “Ferrières” culture (3,300-2,800 BCE) and the Fontbuisse culture (2,900-2,200 BCE). Although it is not trivial to establish the precise chronological and geographical dynamics of the first occurrences in the region, Bell Beaker occupations are also found by the end of the IIIrd millennium BCE, preceding Early Bronze Age groups (2,300-1,800 BCE) (Guilaine, 1976 & 2004; Lemercier, 2007, 2018 & 2020).

The practice of collective burials that these human communities share embodies a variety of expressions and in Southern France, two modes of collective tombs appear to co-exist. Indeed, collective burials were installed in natural environments such as cavities, or constructed as monumental structures like megalithic tombs. The dichotomy between megalithic monuments and cavities gave rise to debates surrounding the reasons for these distinct choices in funerary locations.

Within Southern France, the natural settings of certain regions permit both types of structures to coexist, therefore, this choice calls on other arguments than environmental opportunism and could be connected to cultural preferences and traditions (Duday, 1976; Guilaine, 2021; Le Roy & Recchia-Quiniou, 2021; Duday, 2021).

The Aven de la Boucle is a natural cavity used as a collective burial from the second half of the IVth millennium BCE, located near Corconne (Gard) in Southern France (Figure 1, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C1). It is formed by a pit associated to a dense tunnel network in a karstic environment. The initial level of access consisted of a natural diaclase leading to the southeastern side of the cavity. The Neolithic group laid out this access with a large removable horizontal slab covering the entryway and forming a megalithic corridor resembling the "entrance cap" of covered walkways or dolmens. Steps were also designed in order to facilitate the descent of the bodies inside the deepest part of the cavity. In a 55 m^2 space, the archaeological deposits sit approximately 10 m below the surface.

The group of the deceased is represented by scattered remains across the funerary space, with few anatomical connections (Duday, 1987a, 1987b & 2009; Jallet *et al.*, 2010).

The archaeo-anthropological study of the Aven de la Boucle assemblages demonstrated the primary deposition of the dead inside this cavity, with a marked selection according to the age at death of the individuals, displayed by the massive exclusion of children.

The quantitative analysis of skeletal parts identified a minimum number of individuals approximating 75, based on calcaneus bones (MNI by exclusions, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C2).

Considering this MNI and the quantification of skeletal part representation, some remains appear to be missing. Indeed, voluminous pieces (coxal and cranial remains, long bones) account for approximately 30 to 45 individuals (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C2). Based on this observation, the hypothesis of the retrieval of some skeletal parts was put forward (Duday, 1987a & 1987b; Duday, 2009; Jallet *et al.*, 2010 ; Duday *et al.*, 2011).

Two stratigraphic horizons are superposed and distinguished by archeological material and notably ceramic elements. At the base, the first one corresponds to the early stage of Late Neolithic also referred to as “Recent Neolithic”. The second belongs to a more advanced phase of Late Neolithic attributed to the “Ferrières” culture (Jallet *et al.*, 2010). The succession between these horizons is based on sedimentological and taphonomic observations (Materials and Methods).

These funerary occupations, whether continuous or not, took place as the cavity was accessible through the rearranged diaclase. This passage was condemned after its use for funerary purposes. The cavity remained closed until a vertical shaft opened, therefore the cavity was reoccupied sporadically during the Fontbuisse period and the final stage of the Bronze Age (Final Bronze Age II; ~1,200-900 BCE) (Cours *et al.*, 1999).

The coexistence of the main Late Neolithic horizons raises the questions of continuity versus discontinuity of communities using the cavity and the evolution of funerary rites at the end of the Neolithic in eastern Languedoc.

On the genomic scale, the end of the Neolithic period still lacks extensive documentation in France. Recent genome-wide studies provided 39 individuals for the whole French territory, spanning ~3,600 and 2,000 cal BCE (Olalde *et al.*, 2018 & 2019; Brunel *et al.*, 2020; Furtwängler *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021). Despite the heterogeneity of cultural contexts and the variability of population dynamics documented during this time transect on the modern-day France territory, no local or micro-regional focus was conducted so far.

The multidisciplinary study of the Aven de la Boucle offers the possibility of documenting for the first time the dynamics of a Neolithic collective burial in France combining archaeological, radiocarbon and genomic data.

We targeted a large number of petrous bones available (N=42) in order to maximize the achievement of usable results and to extensively document the group(s) represented in this sepulchral cavity on the genomic scale (Table 1 & 2; Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C1). Because of the secondary gestures undertaken by the living, i.e. retrieval of voluminous skeletal pieces including cranial remains, this genetic characterization therefore represents approximately half of the minimum number of individuals deposited inside the cavity, based on calcaneus bones (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C1 & C2).

Our study is articulated around several lines of research.

First, we aim to document the biological identity of the deceased and to discuss the entwinement of genomic results and archaeo-anthropological observations. In light of genomic results, we will examine the selection of the deceased and ponder the contribution of ancient DNA to the interpretation of social structure and funerary rites.

Second, we will be questioning the potential of combined aDNA study and radiocarbon dates. We will explore how this combined approach can help to decipher the occupation dynamics of the cavity, notably by addressing the question of continuity *vs* discontinuity regarding the use of the cavity.

In a third line of research, we will also address the genomic results obtained at the Aven de la Boucle on a population level. We will discuss the biological transformations reflected in the multi-phased history of the cavity, notably by examining how the individuals represented at the Aven de la Boucle fit into the regional and pan-European picture.

Results

Overview of the Aven de la Boucle dataset

In this study, we present genome-wide data for 27 individuals from the Aven de la Boucle. Complementing recently published data, this results in a total of 37 individuals originating from this sepulchral cavity, analyzed on the genomic scale including 34 Neolithic individuals (3,800-2,900 BCE) and 3 Bronze Age individuals (Materials and Methods, Table 1, 2 & 3).

Among the 37 individuals analyzed, 27 are directly dated, we report 17 new radiocarbon dates, complementing the ten dates (reported in Arzelier *et al.* 2022; Figure 1B, Table 3, Materials and Methods). For radiocarbon dating, we conducted a sampling strategy targeting remains belonging to distinct stratigraphic units, i.e. C4b unit attributed to “Recent Neolithic” and C4a unit attributed to a later stage of Late Neolithic. We also targeted cranial remains whose stratigraphic attribution was less clear, or potentially disturbed in the scree slope sector.

We sampled 42 left petrous bones to retrieve bone powder from which DNA was extracted. Libraries were then constructed and post-mortem deamination patterns consistent with aDNA origin were examined. A first screening via shallow shotgun sequencing allowed to examine and select the quality of libraries (mapped reads and more than 0.1% of endogeneous DNA). This resulted in 40 individuals passing this quality filtering, with the exclusion of only two samples BOU8 and BOU16 (Table 2). Of this, ten libraries presenting low proportions of endogenous DNA content (13.52-0.279%) were enriched for 1.2 million SNPs using targeted in-solution capture (“1,240k” SNP capture, Materials and Methods, Mathieson *et al.*, 2018), when 29 libraries presenting satisfying proportions of endogenous DNA content (71,325-10,282%) were selected for whole-genome shotgun sequencing. Excluding one individual (BOU26) with a coverage of 0.04X, we obtained genome-wide data for nine samples with a mean coverage between 0.08X and 2.7X as well as 29 partial genomes with a coverage between 0.05X and 0.68X (Materials and Methods, Table 1 & 2).

Genetic sex was determined calculating the ratio of reads aligning to the X and Y chromosomes compared to the autosomes (Table 4, Materials and Methods, Skoglund *et al.*, 2013). We confidently identified eight female individuals (XX) and 28 male individuals (XY) (Table 4, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C10). For two additional individuals, genetic sex determination provided ambiguous results (BOU29, Y reads ratio 0.0287-0.0299, most likely to be female; BOU21 Y reads ratio 0.0564-0.0585, most likely to be male).

We estimated potential contamination on the nuclear genome by examining the heterozygosity of polymorphic sites on the X chromosome in males. Assuming a contamination threshold of ~5%, we excluded one individual (BOU43) from downstream analyses (Table 5, Materials and Methods, Korneliussen *et al.*, 2014).

Additionally, individual BOU12 displayed a Y/autosomes ratio of 0.84 while X/autosomes ratio was within the expected range and X-contamination was low. Therefore, it is likely that this individual carried a XYY karyotype (Table 4, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 Figure C10). This type of chromosomic anomaly is known as 47, XYY Syndrome (Kim *et al*., 2013). With a prevalence of one in every 1000 birth, it is a relatively rare type of trisomy that can affect male individuals without phenotypic implications. It can also manifest by symptoms such as tall stature, learning disability and infertility.

Considering the human genome as pseudohaploïd, alleles were randomly called for each position of the 1,233,013 SNPs panel (1,240k) and Human Origins panel (~600,000 SNPs, HO).

Uniparentally inherited markers were identified using mitochondrial and Y-chromosome data and biological relatedness was explored (Table 6, 7, & 8, Materials and Methods,). The Aven de la Boucle individuals carry mitochondrial subhaplogroups H (N=13), K (N=8) U (N=9), T (N=4), X2b (N=2) and V (N=1). Such haplogroups were previously reported among Neolithic groups from Western Europe and illustrate both Anatolian farmers and Western European Hunter-Gatherers maternal ancestries. Indeed, six individuals carried haplogroups deriving from U5b and three individuals carried haplogroups U2e1c1, U4 and U8 respectively, which are likely a contribution of Western Europe Mesolithic ancestry (Bramanti *et al.*, 2009; Posth *et al.*, 2016; Kristjansson *et al.*, 2022).

Neolithic male individuals were found to carry Y chromosome haplogroups derived from I2a1 (N=4), H2a1 (N=2), G2 (N=19) and R1b1b (N=1). Except R1b1b, such haplogroups are relatively common in Western European Neolithic communities from both Continental and Mediterranean expansion routes i.e. France (Lacan *et al.*, 2011; Rivollat *et al.*, 2020; Brunel *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al*., 2021; Arzelier *et al*., 2022) Switzerland (Furtwängler *et al.*, 2020), Germany (Haak *et al*., 2015 ; Mathieson *et al*., 2015 ; Lipson *et al.*, 2017; Rivollat *et al.*,

2020) and the Iberian Peninsula (Gamba *et al.,* 2014 ; Mathieson *et al*., 2015 ; Valdiosera *et al.*, 2018 ; Olalde *et al.,* 2018 & 2019 ; Villalba-Mouco *et al*., 2019 & 2021).

If haplogroup R1b1 have predominantly been reported in Bell-Beaker-associated and Bronze Age individuals from Western Europe, the haplogroup R1b1b carried by BOU38 (3,626 – 3,369 cal BCE) was also identified in Western Mediterranean Early Neolithic communities from Els Trocs, Cueva de Chaves and Grotta Continenza (Mathieson *et al.*, 2015; Villalba-Mouco *et al.*, 2019; Antonio *et al.*, 2019). The high frequency of the G2a lineage (73%) is similar to what has been previously described for the contemporary cave of Les Treilles (Lacan *et al.*, 2011; Aveyron, France). It may reflect a general predominance of this haplogroup in south-western France during Late Neolithic. But it may also suggest a community organized in a patrilineal manner as previously observed in other Neolithic community (Villalba-Mouco *et al.*, 2021; Rivollat *et al.*, 2022). BOU44 and BOU17, dated to the second half of the IInd millennium BCE, both carry haplogroup R1b1a1b, fitting previous record regarding the genetic impact of Pontic steppe herders (Haak *et al.*, 2015).

A total of 27 individuals analyzed on the genomic scale were directly dated (Table 3). The majority of radiocarbon dates retrieved confirmed that the sepulchral cavity was mainly active as a collective burial during the second half of the IVth and beginning of the IIIrd millennium BCE, which broadly corresponds to the bounds of the Ferrières culture in the region and overlaps with the beginning of the first stage of the Late Neolithic 1 (Jallot & Gutherz, 2014). Direct dates obtained for 25 individuals ranged between ~3,800 and 2,900 BCE. Additionally, five undated individuals can be attributed to this chronological range as they are involved in first or second-degree biological kinship with directly dated individuals (Materials and Methods).

In the scree slope sector and within *Sondage* 1 (“S1”, Figure 1D), three remains can be attributed to sporadic utilizations of the cavity during the Bronze Age. Individual BOU44 ranged dates between ~1,600 and 1,500 cal BCE, corresponding to the Middle Bronze Age. Individual BOU17 was directly dated to Late Bronze Age, between ~1,200 and ~1,000 BCE and is related to BOU36 to the first degree (Table 8).

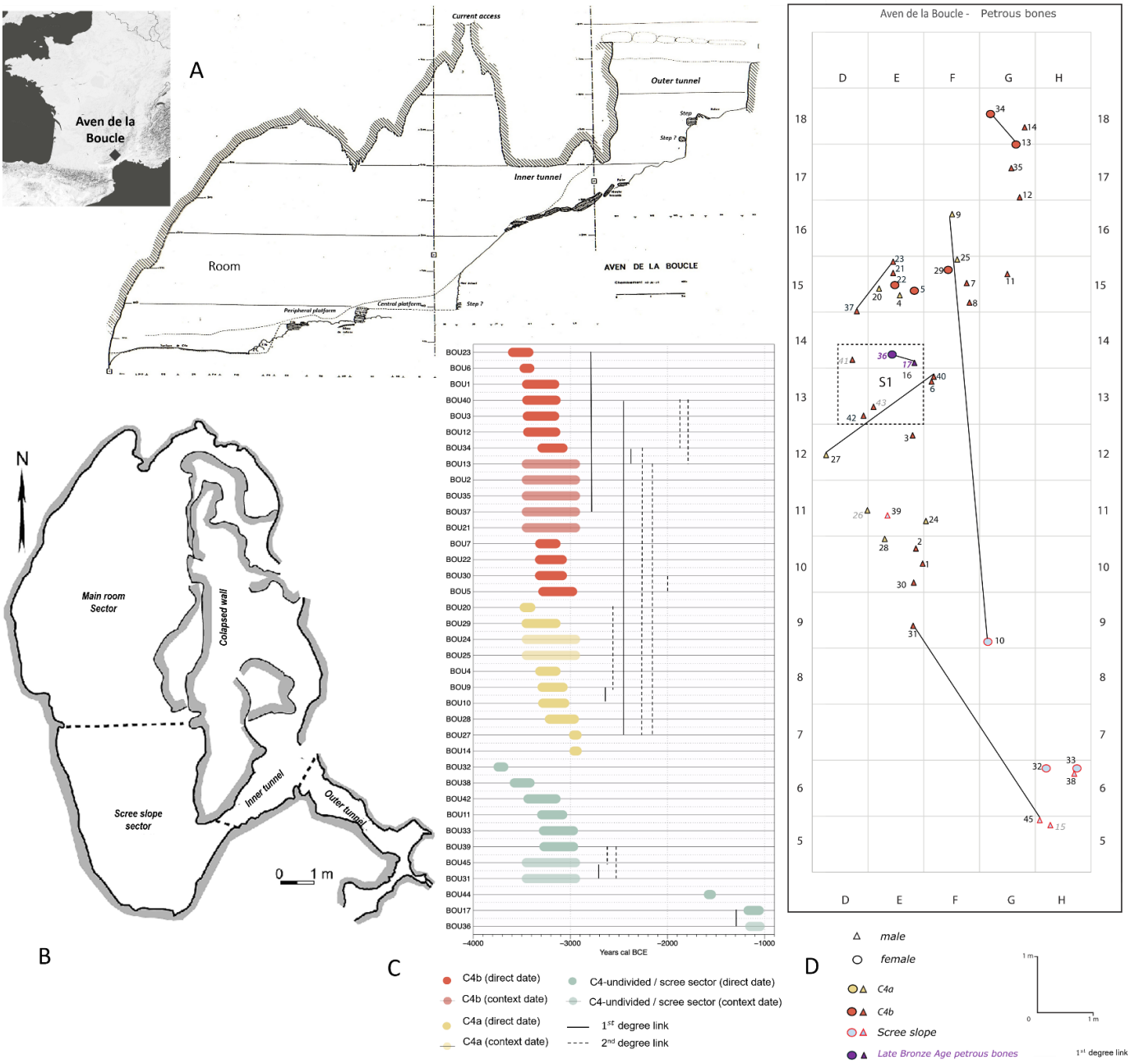


Figure 1: Geographical and chronological description of the Aven de la Boucle. A) Location of the site in modern-day France and longitudinal section plan of the cavity. B) Map of the Aven de la Boucle sepulchral cavity. C) Chronological distribution of samples displaying directly dated individuals and individuals dated through contextual date. Biological relations between individuals are indicated by the full lines (1st degree) and the dashed lines (2nd degree), colors indicate stratigraphic attributions (Table 1, 3 & 8). D) Plan and location of sampled petrous bones, samples without genomic results are marked in grey, grids indicate the denomination of excavated sectors within the cavity, colors indicate stratigraphic attributions, first-degree relations are signaled by full lines. See Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 for further details.

Genetic diversity, clustering and outliers

To explore genetic variation among our individuals, we carried out a Principal Component Analysis using a dataset of modern-day Eurasians to project our samples together with previously published ancient individuals (Figure 2, Materials and Methods). The Neolithic group of the Aven de la Boucle falls within the general variability of Western European Neolithic individuals, and more specifically with previously reported Middle and Late Neolithic individuals from France and the Iberian Peninsula. Nevertheless, the Neolithic group also includes two outliers BOU29 and BOU20, displaying a very distinct shift upwards on PC2 variation from the main cluster. These individuals cluster with previously reported Bell Beaker individuals from Central Europe and the Iberian Peninsula as well as Early to Middle Bronze Age samples from France. Indeed, on the PCA, BOU20 and BOU29 show stronger affinities with the three Bronze Age individuals reported from the Aven de la Boucle, despite being contemporaneous with the rest of the Neolithic group from this sepulchral cavity.

To formally test for cladality and shared genetic drift between the individuals originating from this sepulchral cavity, we ran qpWave (Table 9, Materials and Methods, ADMIXTOOLS). Results supported the outlier status of Neolithic individuals BOU20, BOU29 as well as individual BOU6, who carries additional WHG ancestry, as already demonstrated (Arzelier *et al.*, 2022). The remaining Neolithic individuals form a clade illustrating a common genetic background (Figure 2B, Table 9, Materials and Methods).

At the regional scale, qpWave results highlight the genetic clustering of the Aven de la Boucle Neolithic group, with Southern France Late Neolithic individuals pre-2,500 BCE, lacking steppe ancestry (Table 9, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 Figure C20). Conversely, outlier individuals BOU20 and BOU29, as well as the three Bronze Age individuals, cluster with Late Neolithic/Bell Beaker (Forcalquier, Grotte des Tortues, Grotte Basse de la Vigne Perdue, Olalde *et al.*, 2018; Patterson *et al.*, 2022; Seguin-Orlando *et al.*, 2021) and Bronze Age individuals from Southern France (Villard, Le Pirou, St Eugène, Quinquiris, Brunel *et al.*, 2020). This is also confirmed by the results of pairwise outgroup-f3 test of the form f3(Mbuti; Individual 1; Individual 2) (Table 10; Materials and Methods; Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C16). Both analyses confirm the distinction between the main cluster formed by the majority of Neolithic individuals from the second half of the IVth millennium BCE and outlier individuals already pointed out. Individuals BOU20 and BOU29, both display less affinity with the rest of the Aven de la Boucle Neolithic group (Materials and Methods; Table 10; Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C16).

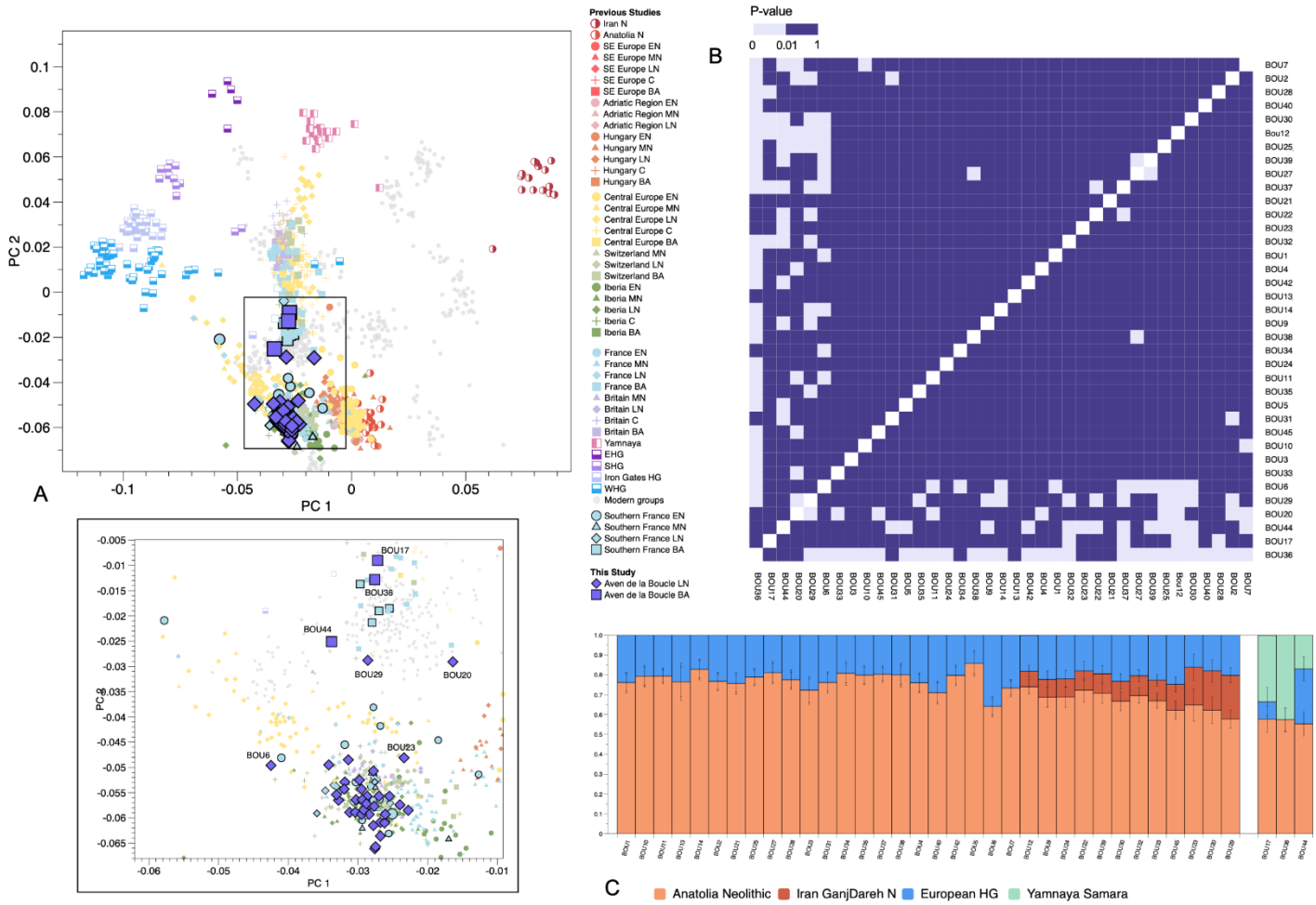


Figure 2: Population genetics analyses. A) PCA presenting the genetic variability of previously published ancient individuals from Eurasia and 37 individuals from the Aven de la Boucle collective burial (newly reported and published) projected onto modern populations from western Eurasia. B) Heatmap of pairwise qpWave clustering of the Aven de la Boucle individuals. Pairs represented by light purple squares correspond to p-values below 0.01 and were rejected based on Fernandes et al., 2020. Matrix details are provided in Table 9 and within Materials and Methods. C) qpAdm analysis of BOU individuals using Anatolian Neolithic, European_HG, Iranian Neolithic or Yamnaya Samara groups as ancestral sources (Table 12, 13 & 15).

Mirroring these findings, outgroup f3-statistics of the form f3(Mbuti; Test, BOU), using various west European Neolithic groups between ~5,600 and 2,500 BCE as *Test,* permitted to explore the geographical affinities of the Aven de la Boucle group and outlier individuals with contemporaneous Western European Neolithic individuals (Materials and Methods, Table 11, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C19). The results indicate that the Aven de la Boucle Neolithic group fits into the local variability as it shows the highest genetic affinities with neighboring groups originating from collective burials at Les Peirières (2,900-2,650; Brunel *et al.*, 2020) and Collet Redon (3,600-3,400 cal BCE; Olalde *et al.* 2018). The Neolithic outlier individuals BOU20 and BOU29 display lower f3 values and therefore less genetic affinities with local groups. Individual BOU20 shares more affinities with contemporaneous individuals from

Murcia, Spain (2,900-2,600 cal BCE) and BOU29 shares the highest genetic affinities with Late Neolithic individual TGM008 from Tangermünde, Germany (Olalde *et al.*, 2018, Rivollat *et al.*, 2020).

We used qpAdm in order to explore sources of genetic ancestries in the Aven de la Boucle community. First, we modelled the Neolithic individuals as a two-way mixture of Anatolia farmers and European HG ancestries (Table 12, Materials and Methods). As previously reported, the Neolithic individuals from the Aven de la Boucle carry various amounts of European HG genetic component (36.2-14.7%; Table 12). This is consistent with heterogeneous HG legacy and heterogeneous admixture processes between human groups throughout the Neolithic (Rivollat *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Arzelier *et al.*, 2022). Drawing from the observations reported in previous studies on the differential distribution of various types of HG and early farmers ancestries among Western Europe Neolithic groups, we explored alternative models. We aimed to trace the presence of Magdalenian-related ancestry, as previous studies highlighted the persistence of this type of genetic component among South-Western Europe Neolithic groups. Notably, we sought out to test whether additional GoyetQ2 component could be a candidate for explaining the outlier status of BOU29 and BOU20 (Villalba-Mouco *et al.*, 2019 & 2021; Brunel *et al.*, 2020; Arzelier *et al.*, 2022). We found no evidence of additional Goyet-Q2 like ancestry as all Neolithic individuals can be modelled with Villabruna ancestry only (Table 14, Model 3, Materials and Methods). In another test, we modelled the Aven de la Boucle Neolithic group by adding Iran_Ganj_Dareh_Neolithic as a third source of ancestral component to the first model (Table 15, Model 4, Materials and Methods). This additional genetic component was previously highlighted in several recent studies, appearing sporadically alongside the main Neolithic ancestry component in Anatolian and Levantine groups from the VIth millennium BCE as well as within European Neolithic communities mainly stemming from the Western Mediterranean (Fernandes *et al.*, 2020; Villalba-Mouco *et al.*, 2021; Rivollat *et al.*, 2022).

This additional source seems to slightly improve the fit of the model, notably for BOU29 (p = 0,984886). We can note that several individuals can be modelled as a three-way mixture of European HG, Anatolia and Iran Neolithic ancestries, (N=12, 7.7-19.9 % Iran_Ganj_Dareh_N ancestry). This could therefore highlight that an additional ancestral component maximized in Iranian Neolithic individuals from Ganj Dareh could have contributed to the genetic ancestry of the Aven de la Boucle individuals in various degrees (Table 15, Figure 2C, Materials and Methods). Individuals BOU20 and BOU29 carry the highest levels of this type of genetic ancestry, as they can be modelled with 19.9 and 21.9 % of Iran_Ganj_Dareh ancestry respectively. This point is also reflected in the results of outgroup-f3 statistics of the form f3(Mbuti; Ind, Iran_Ganj_Dareh), with BOU20 et BOU29 displaying the highest f3 values among the group (Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C18).

Alternatively, we cannot exclude that an extreme majority of Anatolian-Neolithic-derived ancestry could also explain the outlying genetic variation of BOU20 and BOU29, as they exhibit the highest proportions of this type of ancestry among the group.

It has been hypothesized that farmers spreading towards Europe along the Mediterranean were initially characterized by subtle variation in Near-Eastern ancestry with different proportions of Levantine/ Western Caucasus components as opposed to Western Anatolian ancestry. However, we cannot exclude that this genetic component was implemented to the Western Mediterranean gene pool through exchanges with later groups originating from The Near East (Villalba-Mouco *et al.*, 2021).

Bronze Age Individuals

The three Bronze Age samples originating from the Aven de la Boucle correspond to a single female individual (BOU36) and two male individuals (BOU17, BOU44) belonging to Y-chromosome haplogroup R1b1 (Tables 4 & 7) that has been linked to the dispersion of Pontic steppe herders westward during Late Neolithic/Early Bronze Age (Haak *et al.*, 2015; Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021). The projection of the three new BA samples from The Aven de la Boucle collective burials on the PCA overlapped with previously published Early to Late Bronze Age samples from France and South Western Europe, and clustered more specifically with Early to Late Bronze Age individuals from Southern France (Quinquiris, Le Pirou, Grotte des Tortues, Saint Eugène) (Figure 2A).

Using qpAdm, we were able to model these individuals as a three-way mixture of Anatolia Farmers (Anatolia_N), European HG and steppe-related (Russia_Yamnaya_Samara) ancestries (Table 13, qpAdm Model 2, Materials and Methods, Figure 2C). The three individuals exhibit medium to low amounts of steppe-related ancestral component, with estimations ranging between 17 and 43% of Yamnaya_Samara ancestry. These observations fit previous records of local impact of steppe migrations, as lower ancestry proportions were reported for South-Western Europe Late Neolithic and Bronze Age communities (Olalde *et al.*, 2018; Fischer *et al.*, 2022). The discussion surrounding these individuals in light of the genetic diversity of contemporaneous samples will be addressed in a separate study (Partie 4 - Chapitre 3).

Biological relatedness, funerary and social functioning of the Neolithic community

Because of the manipulation and commingling of the remains with successive additions to the cavity, the individuality of the deceased is partly lost and therefore, it is not possible to establish relations between coxal and cranial remains. As a result, the genomic analysis of the petrous bones allowed us to determine genetic sex for the 34 Neolithic individuals (Table 1 & 4, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C10). The genetic sex

analysis highlighted a strong underrepresentation of female individuals, as only eight were identified as opposed to 26 male individuals. This marked imbalance in sexual representation argues in favor of the presence of a male biased selection that could have been added to the privileged selection of adults previously identified (Duday, 2009; Jallet *et al.*, 2010).

In light of the secondary gestures, several questions can be raised regarding the underrepresentation of female individuals. First, this biased representation could illustrate that the primary deposition inside the cavity was preferentially granted to male individuals whereas only a limited number of female individuals where granted access to the collective burial.

A second hypothesis to explain the overrepresentation of males in this sample could be that cranial remains belonging to female individuals were preferentially removed from the cavity after decomposition occurred.

Within the ethnographic record, the practice of temporary access to a collective funerary structure is for instance attested in West Sumba, where individuals awaiting for their own funerary monument will temporarily be granted access to a collective burial without properly fitting the selective patterns (Adams, 2004). Occurrences of temporary burials are also found among the Merina of Antananarivo region in Madagascar, where remains can be temporarily placed within a collective tomb before the traditional exhumation of the bones is performed during the *famadihana* ceremonies (Bloch, 1971; Graeber, 1995; Pearson & Regnier, 2018).

At the Aven de la Boucle, the hypothesis of temporary female burials would presuppose that bones remained identifiable, even after skeletonisation. The morphoscopic examinations of coxal bones also highlight a preponderance of male subjects, although a proper quantification could not be performed. Considering these observations, the living would have had to recover both craniofacial blocks and coxal bones of a large number of women, which seems unlikely. A biased selection in favor of male subjects could therefore be more likely than selective recovery of many female remains after decomposition.

Among male individuals, the analysis of uniparentally inherited markers underlines the overrepresentation of the Y-chromosome haplogroup G2a2 (N= 19 / 26 males; 73%). Conversely, mitochondrial haplogroups exhibit a more diverse distribution, as frequently observed among Neolithic groups, which is often interpreted as evidence of female mobility and the practice of female exogamy in a patrilocal system (Table 6 & 7; Rivollat *et al.*, 2022).

We analyzed the genetic relatedness between all Neolithic individuals and identified 16 pairs of biologically related individuals (Table 8, Figure 3, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C11-C15). Interestingly, biological relatedness involves both male and female individuals despite the marked male-biased selection identified. Five pairs of individuals are related to the first degree (BOU23-BOU37, BOU40-BOU27, BOU34-BOU13, BOU45-BOU31 and BOU10/BOU9). Additionally, we identified eight second-degree and three third-degree relationships between Neolithic individuals. The only two related female individuals

are BOU13 and BOU34, whose remains were found in close proximity in the northern part of the cavity. These individuals carry haplogroup H4a and share second-degree relations with several individuals, from which, in combination to sex and uniparental markers attributions, further discussion can be drawn. Combining these observations, different pedigree scenarios were explored and are described in the Annexes C Partie 4 – Chapitre 2 (Figure 3, Figure C11-C15). The construction of pedigrees is hampered by the selection bias based on age at death, as mostly adult-sized individuals are represented in this sample population and by the material studied, i.e. fragmented petrous bones (Materials and Methods, Annexes C– Partie 4 – Chapitre 2). However, the cross-examination of first and second-degree relations combined with genetic sex and uniparental lineages allowed us to identify small groups of individuals entwined in biological relatedness networks (Materials and Methods, Figure 3C, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C11-C15). Although we cannot infer precise pedigrees with a satisfying resolution, the results of biological relatedness and pairwise outgroup-f3 analysis are consistent with a close-knit family group using the cavity as a collective burial between ~3,600 and ~2,900 cal. BCE (Table 8 & 10, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C15). Moreover, the anthropological study of the Aven de la Boucle collective burial identified a high frequency of *patella emarginata*. Indeed, 75% of the bones display a pronounced emargination of the upper lateral edge, equal to or exceeding a 10 mm length (Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C5). It is also interesting to note that, out of 11 exhibiting an emargination exceeding a 16 mm length, eight individuals are associated with the C4a unit (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C5). Given the unusually high frequency of this anatomical variation, the hypothesis of a high level of biological proximity between the deceased was originally put forward (Duday, 1987 a & b, Jallet *et al.*, 2010).

We assessed runs of homozygosity and levels of inbreeding in our samples through hapROH (Table 16, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C21, Ringbauer *et al.*, 2021). Three individuals displayed long ROH (BOU31, BOU28, BOU35). The length and distribution of ROH observed for these three individuals could suggest that their parents could have been biologically related as second cousins. These observations aside, the overall limitation of long ROH could indicate that this funerary group represents a population in which close kin unions were limited. The pattern of ROH distribution observed at the Aven de la Boucle echoes those of contemporaneous Late Neolithic groups and individuals reported in Western Europe (Table 16, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C21).

To explore the male and female dynamics within this Neolithic community, we aimed to verify if the few female individuals buried at the Aven de la Boucle had less close relatives at the site than male individuals (Figure 3B, Table 8, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C15, Villalba-Mouco *et al.*, 2021). The observed mean pairwise mismatch

rates between male and female individuals are highly similar, and therefore biological relatedness between Neolithic individuals is unlikely to be sex-biased (Figure 3B, Materials and Methods). We tested for a significant difference in genetic proximity between male and female individuals with f3 statistics of the form f3(Mbuti; female, female), f3(Mbuti; female, male), f3(Mbuti; male, male) (Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C17). We found no significant skewness difference in f3 values between female-female and male-male groups (p-value = *0.1309535)* and between female-female and female-male groups (p=0.1460661). This does not support a significant difference in genetic proximity between female with other female individuals versus male with either male or female individuals (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C17). These observations contrasts with the female exogamy signal expressed by uniparental markers and could be linked to the biased selection of individuals who were granted access to the collective burial.

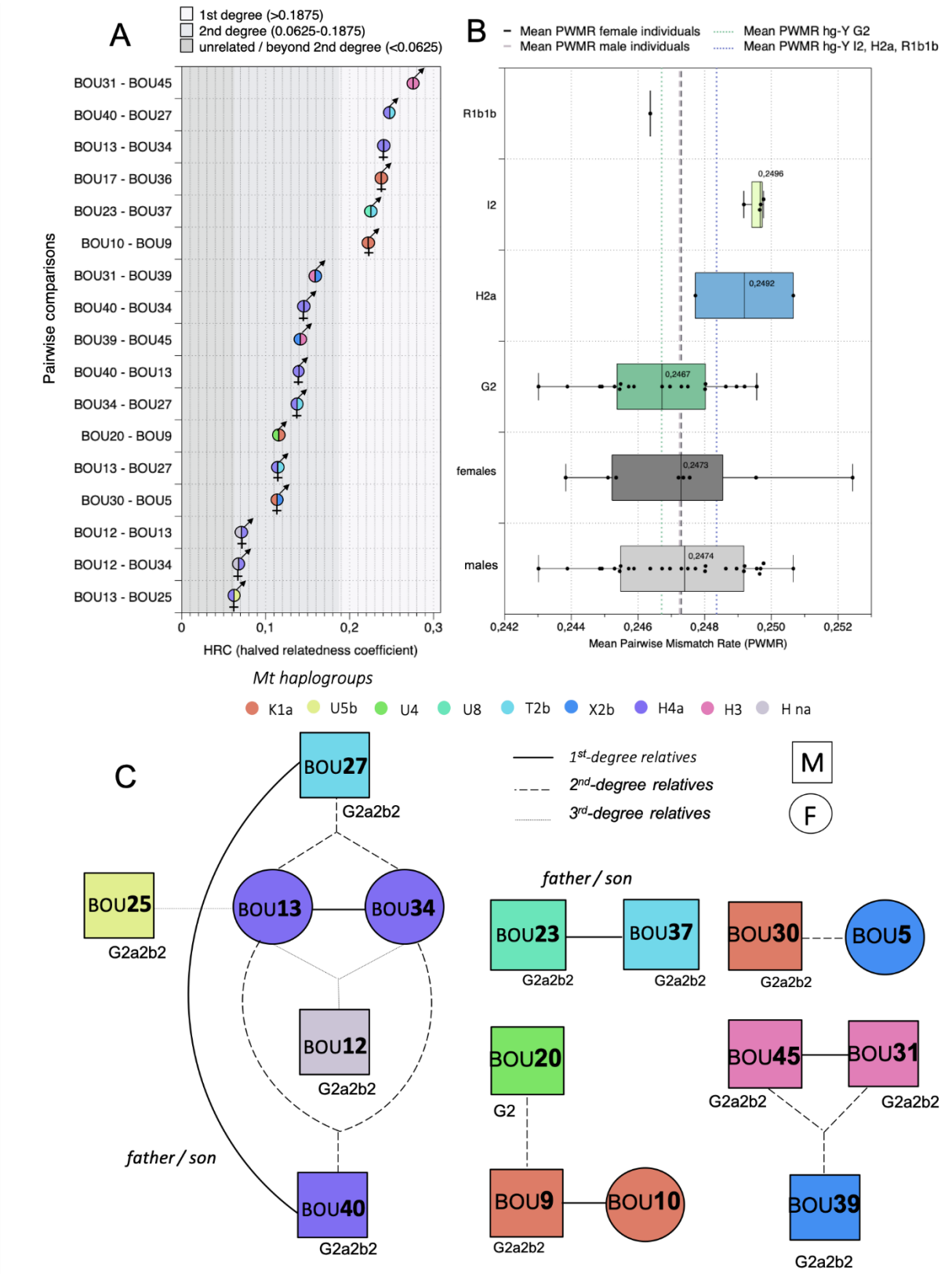


Figure 3: Biological relatedness analysis. A) First, second/third-degree relations using TKGWV2 results. For each pair, mt haplogroups are indicated by the color. B) Mean pairwise mismatch rate extracted from READ for the 34 Neolithic individuals, colors indicate Y chromosome haplogroups for male individuals C) Pseudo-pedigrees reconstructed for 15 individuals involved in biological relatedness, first-degree relations are represented by full lines, second-degree by dashed lines and third-degree by dot lines (Materials and Methods, Table 8, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section V*).*

Chronological modelling

We conducted Bayesian modelling of the radiocarbon dates obtained for 26 Neolithic individuals analyzed on the genomic scale (Figure 4, Table 17 & 18, Materials and Methods, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section III). We examined the chronological distribution of different clusters of individuals defined according to stratigraphic attributions (Materials and Methods). The *a posteriori* early and late phase modes were retained here as relevant to describe the phases of site utilization (Table 18; Binder *et al.*, 2017).

Both models constructed place the C4b unit ("Recent Neolithic" / Final Chasséen Culture) between 3,600 and 3,185 BCE, with a marked density of activity around 3,350 BCE. Both models place the C4a unit (Ferrières) between 3,140 and 2,880 BCE, with a plateau of activity between ~3,100 and 2,910 BCE. According to Model 2, the "C4_Undivided" group is placed between 3,480 and 2,980 BCE (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C8).

The combined observations of stratigraphic attribution and radiocarbon dating of cranial remains therefore draw no clear break between the "earlier" phase ("Recent Neolithic" / Final Chasséen Culture, C4b unit) and "later" phase of occupation ("Late Neolithic" / Ferrières culture, C4a unit). To an extent, these observations could argue in favor of a continuous use of the collective burial throughout the cultural transition reflected in the archaeological deposits rather than a hiatus between distinct phases.

We also examined the traces of activity *a posteriori* of different clusters of individuals defined according to genetic criteria *i.e*. males *vs* females, male carrying different Y-chromosome haplogroups, mitochondrial haplogroup U5 or "Iran Ganj Dareh" ancestry (Materials and Methods, Table 1, Table 6, Table 7, Table 15; Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C8 & C9, Table C1).

From these models, several observations and hypothesis can be discussed. Traces of Y chromosome haplogroup I2 and mt haplogroup U5 are strongly correlated with each other (res.OCPairs: 0.91) and with the activity of C4b unit (res.OCPairs: 0.86 and 0.82 respectively) but not with C4a (res.OCPairs: 0.14 and 0.13 respectively, Figure 4, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C9, Table C1). Moreover, several individuals belonging to the Y chromosome haplogroup G2 cluster contribute to the beginning of the C4b phase (res.OCPairs: 0.59, Annexes Partie 4 – Chapitre 2, Figure C9, Table C1), but while the activity traces of haplogroups I2 and R1b1b1 disappear after 3,100 BCE, the chronological distribution of individuals carrying G2 is wider and vastly extends to C4a unit (res.OCPairs: 0.57, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C9, Table C1). Indeed, if we consider the distribution of the cluster formed by individuals carrying G2, as well as those of female individuals (XX), both clusters significantly contribute to C4a (and secondarily individuals carrying Y-H2 at the end of the phase).

Additionally, individuals that can be modelled with "Iran Ganj Dareh" ancestry (GD, Table 15), are correlated to the distribution of G2 cluster (BOU12, 23 and 30) and the whole female cluster (res.OCPairs: 0.91 and 0.84 respectively, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C9, Table C1). The individuals appear to contribute equally to C4b and C4a units (res.OCPairs: 0.67 and 0.49 respectively).

They appear at the beginning of C4b, and even as early as the Late Chasséen, during the first half of the IVth millennium, if we take into consideration the genetic profile and date of BOU32 (Table 3, Table 17, Table 18). It is perhaps necessary to consider the division of C4b into two stages, the earliest more strongly anchored in the Late Chasséen and the next marked by the contribution of individuals with uniparental markers related to Mesolithic ancestry (Y chromosome haplogroup I2 and mt haplogroup U5), whose visibility fades afterwards (Figure 4, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C8 & C9, Table C1).

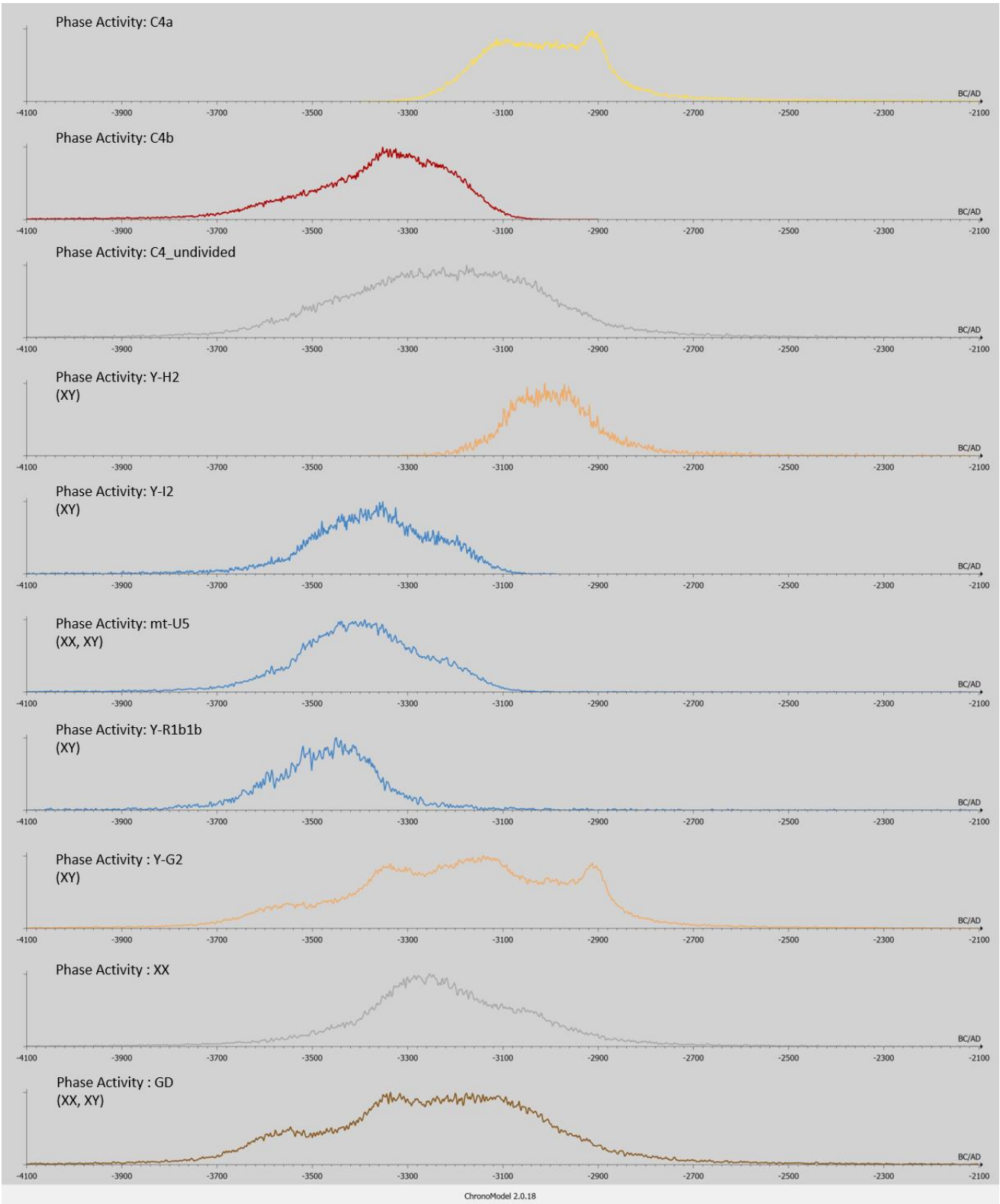


Figure 4: Bayesian modelling of the chronological phases of the Aven de la Boucle collective burial. The diagram illustrates the "a posteriori" chronology described by activity curves (probability densities of events within the different phases and clusters; Table 17 & 18; Materials and Methods, Annexes C *– Partie 4 – Chapitre 2, Section III).*

Discussion and perspectives

A major challenge in the study of collective burials is to decipher the pre-established rules of selection and identify the biological and/or social principles according to which an individual is entitled to access the grave. The ancient DNA analysis of a significant part of the Aven de la Boucle Neolithic group expanded our understanding of the biological characteristics and funerary practices of this community and complemented anthropological observations.

Genomic results further highlight a marked sex-biased selection, manifested by the over representation of male individuals inside the cavity. Among the Neolithic community, the selection of the deceased therefore includes age at death and biological sex criteria, but not in a totally fixed and strict manner insofar as a minority of female and immature individuals was still granted access to the cavity.

Kinship ties, both biologically and socially defined, are often a strong candidate to explain the successive gathering of the deceased in collective burials. At the Aven de la Boucle, the biological proximity of the deceased suspected on the bases of non-metric traits echoes the patterns of biological relatedness highlighted by genomic results.

Although we could not infer biological relatedness with a satisfying resolution beyond the second degree, the patterns of biological kinship identified combined with the results of pairwise-f3 outgroup statistics are consistent with a funerary selection, at least partially based on biological relatedness (Table 8 & 10, Figure C8 & C9). The overrepresentation of male individuals, as well as the predominance of G2a2 lineage, which is additionally the only lineage represented among closely related individuals, could indicate that selection criteria regarding the access to the cavity were also anchored in a patrilineal descent (Godelier, 2004).

These observations are somewhat reminiscent of the selection pattern described in the group buried inside the Treilles I cave, dated to 3,000 BCE and located ~70km away from the Aven de la Boucle. This sepulchral cave also contained the remains of predominantly male individuals, most of which were found to carry Y-chromosome lineage G2a (Lacan *et al.,* 2011). Although some scholars have interpreted these types of male-dominated funerary selection in collective tombs as “clan burials”, the multiplication of aDNA studies provide new insights in the study of collective burials and social structure of Neolithic groups (Crubézy, 2021). Indeed, similar patterns have been reported recently in megalithic collective contexts, notably in the British Isles and highlight the importance of both family ties and patrilineal descent in the funerary selection rules (Fowler *et al*., 2022).

In Irish and British megaliths, the overrepresentation of males and genetic connections between sites such as Primrose Grange and Carrowmore burials have been interpreted as relating to the transgenerational appropriation of burial grounds of patrilineal structured communities (Sánchez-Quinto *et al.* 2019; Elliott *et al.*, 2022). In this sense, it also has been hypothesized that the genetic similarities observed at the local scale, notably in Y-chromosome

low diversity between communities, could be tied to the expansion of patrilineal kin groups within the regional frame and across generations. Similarities with recent ancient DNA findings at Hazleton North, in Gloucestershire, England can also be highlighted (Fowler *et al*., 2022). Inside the megalithic chambers of this monument, 27 individuals are entwined in a five-generation family, strongly embedded in a patrilineal descent.

Furthermore, the Bayesian modelling of the chronological distribution of the remains belonging to different stratigraphic units and distribution of individuals differentiated by genetic sex, Y-chromosome haplogroup or genetic ancestry provided additional arguments and raised several hypothesis regarding the functioning of the burial.

The results of these combined analyses on cranial remains would indicate that the use of this collective burial started in a “Recent Neolithic” (pre-Ferrieres) phase corresponding to C4b unit and included a group dominated by male individuals characterized by more diversity in paternal lineages.

Without a clear hiatus separating both phases, results indicate that the use of the cavity as a collective burial continued during a period associated to the Ferrières and corresponding to C4a unit. However, during this phase a modification of the funerary functioning transpires or at least of the group included inside the cavity insofar as the G2 paternal lineage becomes largely dominant and almost exclusive. This appears to be correlated with the inclusion of several female subjects and the importance of close biological relatedness. These observations could overall illustrate a phase during which the male-mediated transmission of social status is more exclusive than during the previous phase. The affiliation to a specific male-lineage appears to become a preponderant selection factor and additionally, would not be incompatible with the inclusion of certain women tied in this filiation system.

Although all these observations are made on cranial remains, this appears to be quite consistent with the anthropological observations made on *patellas*. Indeed, more major expression forms of *patella emarginata* are visible in association with the Ferrières phase.

However, the materials available and funerary gestures are important biases to consider, as they undoubtedly impede the ability to make out a clear representation of the full living community or communities involved in the utilization of this sepulchral cavity. This representation bias has to consider both the retrieval of bone pieces and funerary selection employed by the living.

On this matter, it is interesting to reflect on the high frequency of *patella emarginata.* This anatomical variation has been reported to be more prevalent in males (Verna *et al.*, 2014). Unlike cranio-facial pieces and coxal bones, the patellas do not seem to have been partially removed from the Aven de la Boucle. The high frequency of *patella emarginata* could therefore constitute a possible clue to the reality of an unbalanced sex ratio in the recruitment inside the collective burial, as opposed to the preferential removal of female remains.

In any case, individuals and notably women are missing, and this biased representation evidently raises the question of the differential practices employed by Late Neolithic groups.

On a micro-regional scale, the study of funerary selection and the biological characterization of populations belonging to other collective burials, notably dolmens, could represent an interesting parallel. Recent multidisciplinary works in Southern France have highlighted the regular exclusion of immature individuals (<5 years of age) both in dolmens and caves. The presence of para-masticatory wear related to craftsmanship was also reported for groups deposited in dolmens, although no further significant differences in biological characteristics between cavities and dolmens were demonstrated (Le Roy & Recchia-Quiniou, 2021).

In Southern France, the genomic study of Late Neolithic megalithic tombs is scarce and has been restricted to a small number of individuals per site with a focus on population genetics and migration dynamics. This study represents the first extensive archaeogenomic documentation of a collective burial in France and a mean to explore the funerary selection processes through a different perspective. Additional data retrieved from different contexts would therefore be instrumental in order to compare properly groups displaying different expressions of collective burials within a restricted region.

The Aven de la Boucle sepulchral cavity is one of the most thoroughly documented among the IVth millennium collective burials in the Languedoc region. The assemblage that characterizes this site, in which two funerary sequences are discriminated by material culture, is also a unique opportunity to address the notions of cultural versus biological continuity or discontinuity during the Late Neolithic period. Combining aDNA, archaeo-anthropological and radiocarbon data, this study enabled us to read the dynamics of the funerary functioning of this sepulchral cavity more precisely. The results of this combined approach argues in favor of rather “continuous” deposits between 3,600 and 2,900 BCE, throughout cultural changes reflected by the ceramic materials. However, we have to consider that this represents only a sample part of the community using the cavity as the question surrounding the temporal articulation of these deposits and the retrieval of skeletal pieces remains unanswered.

Materials and Methods

All supplementary information tables listed in the text are available through the following link: https://www.dropbox.com/sh/1wluauwzhrvtugb/AAAk3M6wZtwlfBRjgUxJzsU8a?dl=0

Archaeological context and anthropological observations

The Aven de la Boucle is a natural cavity located near Corconne in the Gard region in Southern France. Excavations were conducted under the supervision of H. Duday and S. Cours between 1974 and 2002.

The cave is formed by a network of karstic shafts and is roughly oval-shaped. In the eastern part, the ceiling and part of the wall collapsed before the human occupation, leaving

approximately a 55 m2 usable surface. The archaeological deposits were found approximately 10 meters below the surface on top of a clayey layer.

From the surface, the original entrance to the cave consists of two portions of tunnels, leading to the south-eastern part of the cavity. The Neolithic group restructured the natural setting: the exterior entrance was covered with large horizontal slabs, similar to a dolmen corridor and steps were constructed inside the tunnels. At the end of the interior tunnel, a wide platform faced with large blocks was built; the burial deposits were placed on both this platform and in the adjacent "room" area (Figure 1, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C1).

The oldest archaeological deposits, attributed to the initial stages of the Late Neolithic (also known as the “Recent Neolithic”, correspond to the stratigraphic unit C4b. A second group of deposits, corresponding to the C4a unit, represents a later stage of this Late Neolithic horizon and can be attributed to the “Ferrières culture”.

During the Recent Neolithic period, the bodies were placed in the room at the same time as large blocks brought from outside, and a pale yellow exogenous sediment known for its ability to absorb fats (known as "*terre de Sommières*"). This exogenous sediment was enriched in phosphates and the discovery of an intestinal parasite egg (*Trichuris trichiura*) showed that it was in direct contact with decomposing bodies (Brochier, 1987; Duday, 1987a, 1987b & 2009; Jallet *et al.*, 2010). These observations overall represent unambiguous arguments for the presence of primary burials, laid out alongside the exogenous sediment in the center of the main room of the cavity.

Archaeo-anthropological analysis identified the remains of approximately 75 individuals, with a massive underrepresentation of immature individuals; quantitative osteology showed a notable deficit of the largest bones (craniomaxillofacial blocks, long bones of the limbs) (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C2). Moreover, the exceptional frequency of an anatomical variation of the patella suggested recruitment based on genetic criteria.

The anatomical connections, sometimes involving unstable joints, indicate primary deposits, but only involve a few remains, which were then covered by the accumulation of numerous bones. This accumulation indicates regular activities of bone displacement and rearrangement, similar to skeletal reductions. After the decomposition of the bodies, the Neolithic people systematically placed the largest bone pieces near the west wall of the room. This practice therefore affected the majority of the deceased in the C4b complex and all of them in the C4a complex.

The funerary horizons of the Aven de la Boucle cave are distinguished by the presence of two distinct ceramic styles. However, these horizons are tied together by several shared features, including the practice of bone reductions, location of the deposits, and utilization of the funerary spaces.

The C4b / C4a succession is based on sedimentological and taphonomic observations (Duday, 2009). The stratigraphic independence of these two layers is confirmed by numerous observations, for instance the differentiated distribution of pre-Ferrieres and Ferrieres ceramic vessels, which were themselves rebuilt from a large number of sherds dispersed within C4b and C4a respectively (Duday, 2009; Jallet *et al.*, 2010). The differentiation between these stratigraphic units is also confirmed by the examination of the distribution of forty pairs of patellas. Examination of the patellas and more presicely of the symmetry connections have shown a coherence between the stratigraphic sets: “Recent Neolithic” / Late Chasséen patellas, associated to C4b pair with each other or with patellas at the interface with C4a, and patellas of the “Late Neolithic” / Ferrières C4a level pair with each other or with those at the interface with C4b-C4b1. Furthermore the distribution of the patellas clearly shows the superposition of two stratigraphic horizons, C4a (Ferrières) above C4b-C4b1-C4b2 (“Recent Neolithic” / Late Chasséen; Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section II, Figure C3-C5).

At the same time, the frequency of *patella emarginata* was also examined with respect to stratigraphic distribution and symmetry connections. Thus, of the 58 adult-sized subjects for which at least one of the patellas was measurable, 44 exhibit at least one notch length greater than or equal to 10 mm (i.e. 75% of the sample; Chapitre 2, Section II, Figure C5).

Shortly after the last Ferrières deposits, the Neolithic access was condemned: a wall of stone plates blocked the access to the inner tunnel, the stone slabs covering the entrance were tilted and the outer tunnel was completely filled with stones. The cavity was sealed until a part of the limestone vault collapsed opening a vertical shaft, which produced a large scree slope in the southern part of the cave. It was therefore possible to enter the cavity through this secondary access, but only by descending vertically into a ten meters pit, resulting in sporadic occupations.

Based on the archaeological material, the first occupation through the shaft relates to the Fontbouïsse culture and a second occupation during Final Bronze Age (Final Bronze Age II) is attested.

The fill process is uneven throughout the cavity. The inner and outer access tunnels are filled with stones plates and rocks with red clay and humic sediment. The shaft sector is covered with gravel and lapies forming the scree slope. The fill of the cavity’s central room consists of red clay and sometimes, thin layers of limestone and concretions.

Radiocarbon dating and chronological modelling

Four initial radiometric measurements obtained on charcoal attributed the funerary occupation of the Aven de la Boucle between the 37th and 25th centuries BCE (MC-1 499 : 4 600 ± 100 BP, GIF-6 285 : 4 590 ± 90 BP, GIF-6 286 : 4580 ± 100 BP, MC-1 498 : 4200 ± 100 BP).

During this study, 28 dates were obtained by AMS on human bone collagen: eight were conducted at the *Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement* in Gif-sur-Yvette (Artemis) after chemical preparation at *the Laboratoire du Radiocarbone* in Lyon and 20 at the *Centro di Datazione e Diagnostica* (CEDAD) of the University of Salento in Lecce (Table 3, Table 17). Thus, three-quarters (28/37) of the individuals that were subjected to paleogenomic analysis were directly dated. Among them, 26 refer to Neolithic collective burials and two to punctual introductions of deceased in the cave during the Middle and Final Bronze Age. We sampled bone fragments between 0.9 and 2.3g in a dedicated clean room at the PACEA laboratory in Bordeaux. To ensure the exact correspondence of genomic and radiocarbon data, sampling was conducted on the same petrous bones sampled for ancient DNA or on contiguous bones, i.e. cranial vault for sub-complete skulls.

A total of 28 samples provided positive radiocarbon results and dating failed for two additional samples (BOU21 and BOU43) due to lack of collagen. Both previously and newly reported dates are presented in Figure 1 and Table 1, 3 & 17.

The samples did not benefit from IRMS measurements of carbon isotope ratios; as such, δ13C values directly measured by the accelerator are not included in the data table as they may diverge significantly from those given by IRMS and thus cannot be used for the assessment of a potential reservoir effect (Fontugne *et al.*, 2014). In general, it is established that the diet of IVth millennium BCE agro-pastoralist groups in the Occitanie region is very largely based on the exploitation of C3 mammals and terrestrial plants (Goude, 2011). Therefore, it is reasonable to consider that the corpus of measurements is not affected by diet-related biases. The measurements are of very good quality considering the reliability of the samples analyzed as well as the small standard deviations obtained.

We conducted Bayesian modelling of C14 dates retrieved on petrous bones (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section III). To do so, we first constructed different clusters of individuals defined according to stratigraphic attributions.

Dated petrous bones originate from sectors of the cavity that may differ because of the topography, the conditions of placement of the remains or the conditions of sampling (initial survey *vs*. planimetric excavation). Locally, when no clear attribution between C4a or C4b units was identifiable the remains were attributed to a C4-undivided cluster. Given the modes of formation of the sepulchral deposit, subject to recurrent rearrangements, dates were modeled zone by zone, considering that within smaller spatial entities the stratigraphic differentiations between C4a and C4b were better assured.

- Zone 1 (squares G17 and G18): two petrous bones (BOU12 and 34) are located in the C4b layer and a third at the base of C4a near a Ferrières sherd (BOU14).

- Zone 2 (squares E15, F15 and F16): three remains (BOU4, 9 and 20) are located within C4a and four (BOU5, 7, 22 and 23) within C4b. Two others (BOU11 and 29) are located at the interface between the two layers.
- Zone 3 (squares D2, E12, F13 and test pit 1): one petrous bone belongs to C3, attributed to the Bronze Age (BOU44), another to C4a (BOU27) and three to C4b (BOU3, 6 and 40). Two other remains (BOU17 and 42) were discovered during the survey and cannot be precisely related to the sequence established during the extensive excavations.
- Zone 4 (squares E10 and E11): one remain comes from C1b at the top of the sequence (BOU39), another from C4a (BOU28) and the last two from C4b (BOU1 and 30).
- Zone 5 (squares H06 and G09): five petrous bones (BOU10, 15, 32, 33 and 38) come from the scree sector in which a platform was built and cannot be precisely related to the central room sequence, with one exception. Indeed, BOU10 is related in the first degree to BOU9 and BOU9 is related to the second degree to BOU20; since BOU9 and BOU20 both belong to the C4 layer, BOU10 can also be chronologically assigned to it.

The data were calibrated with IntCal20.1C and modeled with Chronomodel 2.0 (Reimer *et al.*, 2020; Lanos & Dufresne, 2019). The stratigraphic and zones attributions of each petrous bone, as well as calibrated dates are presented in Table 17 (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section III).

We then constructed different clusters of dated individuals defined according to genetic criteria:
- males vs females
- male individuals carrying different Y-chromosome haplogroups (Y-G2, Y-H2, Y-R1b1b, Y-I2; Table 6, Table 18)
- individuals carrying mitochondrial haplogroup U5 (Table 7, Table 18)
- individuals that we were able to model with “Iran Ganj Dareh” ancestry (see Table 15, qpadm model 4).

The models are built only from the 26 individuals dated to the Neolithic; indeed, those from the Bronze Age are too distant in time to constrain the earlier dates. The spatial superposition of the remains of 15 individuals within the sequence were retained as Bayesian *a priori* to constrain the events in zones 1 to 4. Among these zones, the two successive stages of the Neolithic occupation are represented and are therefore the most favorable for modeling. In addition, the links between patella pairs identified by symmetry indicate that the central zone (zones 2, 3 and 4) constitutes a coherent burial ensemble. The kinship relationships could only be exploited for one individual (BOU10) from the scree sector (zone 5).
The stratigraphic position of eight remains is less clear: two individuals are in an interface position in Zone 2 (BOU11 and 29), one individual dated to the Neolithic was discovered during

the survey (BOU42), one subject from C1B in Zone 4 (BOU39), and four of the five individuals from the scree (BOU15, 32, 33 and 38). These subjects were therefore considered separately on the event scene and grouped together in a distinct phase (C4-undivided).

The BCL_M1 model assumes the succession of C4b and C4a deposits within the different predefined zones, with the exception of the scree zone. An additional constraint is added on the phase scene between C4b and C4a to validate the fact that their differentiation is valid for all the zones 1 to 4.

The BCL_M2 model, which is based on the same principles as the previous one, excludes the female subject BOU32 from the Pre-Ferrières / Ferrières corpus. Indeed, this remain originates from the scree and its date, clearly earlier than that of the other subjects, could indicate that the cavity was used for funerary purposes earlier during the Late Chasséen period (first half of the IVth millennium BCE). This hypothesis is compatible, on the one hand, with the low position of this cranial remains within the scree (zone 5) and, on the other hand, with the presence within the ceramic series of an isolated sherd (not connected to other sherds, unlike the rest of the ceramic corpus) presenting a multi-perforated coil characteristic of this cultural context in the region.

Table 18 presents a general overview of the clusters built for Bayesian modelling. Additional information is available in the Annexes Partie 4 – Chapitre 2, Section III.

Figure 4 presents the results of the “a posteriori” chronology described by activity curves of the different clusters established according to Model 2, which focuses on the chronological dynamics of the individuals associated to the collective grave (BCL_M2 model).

All data generated by Bayesian modelling for Model 1 and 2 are downloadable with the following link:

https://www.dropbox.com/sh/1wluauwzhrvtugb/AAAk3M6wZtwlfBRjgUxJzsU8a?dl=0

In order to compare the *a posteriori* chronological distributions obtained for the different stratigraphic and genetic clusters, we estimated the percentage overlap of the different samples of the activity curves taken two by two. For this, we used the "overlap" function of the "overlapping" library in R (https://cran.r- project.org/web/packages/overlapping/overlapping.pdf). Further details are provided in the Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section III (Table C1, Figure C9).

Palaeogenomic analyses

Sample preparation and DNA extraction

All experiments were conducted in dedicated clean rooms of the ancient DNA facilities at the Laboratory of PACEA, CNRS, University of Bordeaux.

We sampled 42 human petrous bones to retrieve between 100 and 200 mg of bone powder per sample. Steps of decontamination were conducted before sampling. Petrous bones were

irradiated with ultraviolet light (UV) for 30 minutes on each side, bone surface was scraped on the area targeted for sampling and tools were cleaned before drilling into the cochlea to retrieve bone powder (Pinhasi *et al*., 2015).

All 42 bone powder samples originating from the Aven de la Boucle were processed according to a two-step extraction procedure described in Brunel *et al.* (Brunel *et al.*, 2020) and purification followed a silica-based method using a MinElute column (QIAGEN) (Brunel *et al.*, 2020).

Library preparation and sequencing

For each DNA extract, double stranded libraries were produced according to a protocol adapted from Gorgé *et al.* (Gorgé *et al.* 2016; Brunel *et al.*, 2020), using a partial UDG treatment (UDG half) to remove deaminations while preserving ancient DNA damage patterns (Rohland *et al.*, 2015). All indexed libraries went through a first screening via shotgun sequencing targeting un million reads. Libraries were pooled and sequenced on an Illumina NextSeq 500 at Institut de Recherche Biomédicale des Armées (Brétigny-sur-Orge, France) using a NextSeq 500/550 High Output Kit v2.5 (150 Cycles).

Ten libraries (13.52-0.279% endogenous DNA content) were enriched for 1.2 million SNPs using targeted in-solution capture ("1,240k" SNP capture; Mathieson *et al.*, 2018, myBaits Expert Human Affinities kit) and 29 libraries (71,325-10,282% endogenous DNA content) were selected for whole-genome shotgun sequencing (Table 2).

Read processing, alignment and post-mortem damage

Raw data was processed through EAGER and 39 libraries presenting sufficient endogenous DNA proportions (>0.1%), sufficient complexity and presence of aDNA specific damage patterns were selected for further analysis (v 1.92.37; Peltzer *et al.*, 2016). Initial sequencing results are presented in Table 2.

Raw sequenced data were processed after demultiplexing through EAGER (v 1.92.37) using the following steps (Peltzer *et al.*, 2016). Adaptors sequences were trimmed and processed into single reads with Clip&Merge, trimmed sequences were then mapped to Human Reference Genome hs37d5 using BWA v.0.7.12 (Li & Durbin, 2009; Schubert *et al.*, 2016). Duplicate reads were removed with DeDup and to observe characteristic aDNA damage patterns we used mapDamage v.2.06, excluding reads with a mapping quality <30 (Ginolhac *et al*., 2011). Sequencing results are presented in Table 2.

Genotyping

All our bam files were trimmed for two bases on each side using trimBam function from BamUtil package and were genotyped by using PileupCaller. We considered the human genome as pseudo-haploïd, randomly calling one allele for each position according to the Human Origin (~600,000 SNPs) and 1240k panels (Nielsen *et al*., 2011; Patterson *et al.*, 2012; Mathieson *et*

al., 2015; Lazaridis *et al.*, 2016). Individuals having at least 19,000 SNPs on the 1240k panel were considered for further analysis and coverage information for the 37 individuals analysed are given in Table 1.

Genetic sex determination

We determined genetic sex using the method described in Skoglund *et al.* (2013), based on the estimations of reads ratios mapping to X and Y chromosomes compared to reads mapping to the autosomes. We determined a threshold of Y ratio based on the method published by Skoglund *et al.* (2013). We used an upper threshold of 0.016 of the ratio of sequence mapping to the Y chromosome for females and a lower bound of 0.077 for males (Table 4). For the ten capture samples, we also calculated the coverage for the X and Y chromosomes and compared to the relative coverage observed for the autosomes (Mittnik *et al.*, 2016) (Table 4, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C10).

Contamination estimations

We used ANGSD (Analysis of Next Generation Sequencing Data) package to test the degree of heterozygosity of polymorphic sites on the X chromosome and estimate contamination levels in all male individuals (Korneliussen *et al.*, 2014). Considering a contamination threshold of ~5%, we excluded one individual (BOU43 – 13.7%) of downstream analyses (Table 5).

Uniparental markers

Reads were mapped to the revised Cambridge Reference Sequence (rCRS) and VCF files were constructed using bcftools before being processed through HaploGrep 2 and Phy-Mer to determine mitochondrial haplotypes (Navarro-Gomez *et al.*, 2015; Weissensteiner *et al.*, 2016). Mitochondrial sequences were also visually inspected through Geneious to reinforce mitochondrial lineages attributions, presented in Table 7 and Table 1.

For each male individual, Y chromosome haplotypes were inferred using both Yleaf software package (v.2.1, Ralf *et al.*, 2018) and manual assignment though an in-house script. Results for the 28 male individuals are provided in Table 6.

Biological relatedness

Degrees of genetic relatedness between all individuals included in this study were estimated by applying a combination of four methods, TKGWV2, READ (Relationship Estimation from Ancient DNA), lcMLkin and KIN to infer pairwise relationships up to the second and third degree (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Section V; Lipatov *et al.*, 2015; Monroy Kuhn *et al.*, 2018; Fernandes *et al.*, 2021; Popli *et al.*, 2023).

1. Biological relatedness using READ

Following the methodology used in Monroy Kuhn *et al.* 2018 and described by Fowler *et al.*, 2022, we performed READ using standard parameters, i.e. the median of all average P0s, for normalization.

For each pair of individuals, we calculated the relatedness coefficients "r", representing the shared fraction of the genome between the two individuals considered by pair, x corresponds to the pairwise mismatch rate recovered from READ results and y corresponds to the mismatch rate expected for a pair of unrelated individuals belonging to the same population.

$$r = 1 – (2*(x-(y/2))/y)$$

To estimate y, we used genomic data from 20 Neolithic individuals from Middle and Late Neolithic Southern France sites reported in previous publications (Brunel *et al.*, 2020; Rivollat *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021). This subset of individuals included samples reported as unrelated in previous publications and exhibiting a similar profile of ancestry as well as representing the same type of data as the individuals originating from the Aven de la Boucle, (shotgun and captured data, half UDG-treated). Pairwise comparisons therefore included the 37 individuals from the Aven de la Boucle and additional 20 Middle/Late Neolithic individuals, resulting in 1614 pairs of Neolithic individuals from France. As described in Fowler *et al.*, 2022, we computed the median mismatch rate considering the 1614 pairs and obtained a value of 0.2464 that we used to represent the constant for unrelated pairs y.

We followed the methodology used in Monroy Kuhn *et al.* 2018 and described by Fowler *et al.*, 2022 to determine thresholds by degree of relatedness, considering a relatedness coefficient of 1 for identical twins/ same individual, 0.5 for first-degree relationships, 0.25 for second-degree relationships, 0.125 for third degree relatives. From these theoretical/expected values, we used a 95% confidence interval to define the range of relatedness coefficient:

- First-degree pairs were annotated for estimated relatedness coefficient lying between 0.375 and 0.75
- Second-degree pairs were annotated for estimated relatedness coefficients lying between 0.1875 and 0.375
- Third-degree pairs were annotated for estimated relatedness coefficients lying between 0.1875 and 0.09375

Following this methodology, we identified six first-degree pairs among the Aven de la Boucle dataset, among which five pairs correspond to Late Neolithic individuals (BOU45-BOU31;

BOU10-BOU9, BOU40-BOU27, BOU13-BOU34, BOU23-BOU37). Both Late Bronze Age individuals BOU17 (male) and BOU36 (female) are also related to the first degree.
We identified five pairs of second-degree relationships (BOU31-BOU39, BOU34-BOU27, BOU45-BOU39, BOU13-BOU40, BOU34-BOU40) additionally, three pairs of individuals are considered as third degree relatives according to the relatedness coefficient threshold defined (BOU30-BOU5, BOU20-BOU9, BOU13-BOU27) but two of them fall within the second degree of READ estimates (BOU30-BOU5, BOU20-BOU9).

2. Confrontation with TKGWV2 and KIN biological relatedness estimates

TKGWV2 pipeline was used to complement biological relatedness analysis as it permits to infer pairwise relatedness for individuals presenting very low coverage (Fernandes *et al.*, 2021). We used default parameters, i.e. 30 for minimum mapping and base quality, default 1 for setting the threshold for the minimum number of SNPs allowed to estimate relatedness.

Using TKGWV2, the same first degree pairs were highlighted as reported through READ initial results. In addition to the seven pairs of second-degree relatives highlighted by READ, four supplemental second-degree pairs were identified through TKGWV2 (BOU13-BOU27, BOU12-BOU34, BOU12-BOU13, BOU25-BOU34). These additional second-degree pairs could be linked to READ being a more conservative method than TKGWV2.

We used newly reported method KIN to further explore biological relatedness within the Aven de la Boucle samples.
KIN results were consistent with results extracted from READ and TKGWV2, reporting the same first degree pairs. For first-degree relatives, this method allowed us to explore the type of relationship shared by individuals (siblings or parent-offspring). Considering KIN results and log-likelihood ratios >1, four pairs can be considered as parent-child relatives (BOU10-BOU9, BOU23-BOU37, BOU34-BOU13, BOU27-BOU40) and two pairs can be considered as full siblings (BOU45-BOU31, BOU36-BOU17).
Additionally, eight pairs of individuals are reported as second degree relatives (BOU31-BOU39, BOU45-BOU39, BOU34-BOU27, BOU13-BOU27, BOU13-BOU40, BOU34-BOU40, BOU30-BOU5, BOU20-BOU9).
Combining the three methods, we kept positive results from TKGWV2 based on a minimum of 5000 SNPs shared between individuals and when READ and/or KIN results backed up positive results from TKGWV2.
We also explore lcmLkin results for pairs of individuals presenting more than 1000 shared SNPs (Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C8).

3 Conclusions

We identified 14 pairs of first and second-degree relatives at the Aven de la Boucle.

Considering only the 34 Neolithic individuals, we identified five pairs of first-degree relatives and eight pairs of second-degree relatives (BOU31-BOU39, BOU45-BOU39, BOU34-BOU27, BOU13-BOU27, BOU13-BOU40, BOU34-BOU40, BOU30-BOU5, BOU20-BOU9), although considering output results from READ and relatedness coefficient estimates, BOU13 and BOU37 could also be third-degree relatives. Based on the combined observation of READ, TKGWV2 and KIN results, we also hypothize that three pairs of individuals might be more distantly related to the third or fourth degree (BOU12-BOU13, BOU12-BOU34, BOU13-BOU25).

From each relative pair, we removed the individual presenting the lowest coverage, keeping only “unrelated” individuals for population genetic analyses.

Different family tree scenarios were explored combining these observations, this discussion is developed in the Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, section V (Figure C11-C15).

Statistical exploration of biological relatedness patterns

We tested the overall mean relatedness for each Neolithic individual by extracting the pairwise mismatch rate (PWMR) from READ for each pair of individuals. We then calculated the mean PWMR per individual, considering each of the 33 pairs of individuals possible. We also confronted the mean PWMR obtained for all female individuals to the one calculated for all male individuals (Table 8, Figure C15).

Merging datasets

All 37 individuals genotyped in this study were merged with previously published genotypes of modern and ancient individuals on two different datasets used for genome-wide analysis. For PCA construction, new data were merged to the HO dataset panel, whereas they were merged to the 1240k SNPs dataset panel provided on David Reich’s website v52.2 for other population genetics analysis. We also included in the 1240k dataset individuals reported in Fischer *et al.* (2022), Rivollat *et al.* (2022). For these newly reported studies, the procedure started from the individual BAM files, downloaded from the ENA project site. All 37 individuals from the Aven de la Boucle displayed at least 20,000 SNPs on the 1240k panel and were kept for further analysis (Table 1, Lazaridis *et al.*, 2017; Patterson *et al.*, 2012).

Population genetic analysis

For population genetics analysis, we co-analysed our data with published ancient and modern individuals from Eurasia. To qualitatively explore the genetic variability of our dataset, we

conducted a PCA using the HO dataset and the program smartpca (Eigensoft) (Patterson *et al.*, 2006). PCA was constructed based on the genetic variation of 796 modern individuals from Eurasia on which ancient individuals (>10,000 SNPs) were then projected (lsqproject: YES, shrinkmode: YES, Figure 2).

We used qpwave from the ADMIXTOOLS package to test for clusters or significant genetic heterogeneity between all individuals originating from the Aven de la Boucle (Patterson *et al.*, 2012; Haak *et al.*, 2015). In order to characterize the genetic structure of contemporaneous French groups we included published individuals originating from Late Neolithic and Bronze Age French sites. We based pairwise clustering on a p-value>0.01 threshold, i.e. below 0.01, clustering of individuals/groups was rejected (Fernandes *et al.*, 2020).
We used a set of "right" populations consisting of Mbuti.DG, Han.DG, Karitiana.DG, Papuan.DG, Ethiopia_4500BP_published.SG, CHG, Russia_Ust_Ishim_HG_published.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Natufian, Italy_North_Villabruna_HG, Jordan _PPNB_published, Russia_EBA_Yamnaya_Samara, Anatolia_N, European_HG (allsnps: YES; Table 9).

We conducted outgroup-f3 statistics using qp3pop. To explore population level similarities, we performed f3-statistics of the form f3(test1, test2; outgroup) combining all pairs of individuals originating from the Aven de la Boucle collective burial (Table 10). We generated a heatmap using the heatmaply 1.4.1 function included in R package plotly (Galili *et al.*, 2018). From this analysis, we removed in each relative pair the individual presenting the lowest coverage, keeping only "unrelated" individuals.
Removing first and second-degree related pairs in the Aven de la Boucle Neolithic dataset, we computed outgroup-f3 statistics in different forms f3(Mbuti; female, female), f3(Mbuti; female, male), f3(Mbuti; male, male).
To investigate the outlier status of individuals BOU20 and BOU29, we conducted an outgroup-f3 statistic in the form f3 (Mbuti, test, Iran_N_Ganj_Dareh), with test being either one of the individuals originating from the Aven de la Boucle.
To test the specific genomic affinities to European Neolithic groups, we conducted outgroup-f3 statistics of the form f3(Mbuti; BOU, Test2). BOU represents alternatively, Boucle_LN, formed by unrelated Neolithic individuals from the Aven de la Boucle, Neolithic outliers BOU6, BOU20 and BOU29 and Bronze Age Outliers BOU44, BOU36 and BOU17. Test2 represents European Neolithic groups between 6,000 and 2,500 BCE (Table 11).

We conducted a population modelling analysis, using qpAdm (ADMIXTOOLS) in order to estimate ancestry proportions in all individuals originating from the Aven de la Boucle.

We first applied a two-way model, using Anatolia_Neolithic and European_HG (La Braña, Loschbour, KO1) as ancestral sources (Table 12). This resulted in unsatisfying models for several Neolithic individuals from the Aven de la Boucle, therefore we tested additional models adding a third source in order to improve the model fit.

To model the three Bronze Age individuals, we used Anatolia_Neolithic, European_HG and Yamnaya_Samara as ancestral ancestral sources "left populations" and outgroup "Right" populations, Mbuti.DG, Papuan.DG, Han.DG, Karitiana.DG, CHG, Belgium_UP_GoyetQ116_1_published_all, Ethiopia_4500BP.SG, Russia_Ust_Ishim.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Raqefet_M_Natufian, Jordan_PPNB_published, Russia_EHG, (Model 2, Table 13).

In another model, we also investigated the presence of residual Magdalenian-related ancestry within the Neolithic community, using GoyetQ2, Villabruna and Anatolia_Neolithic as ancestral sources and populations, Mbuti.DG, Papuan.DG, Han.DG, Karitiana.DG, CHG, Belgium_UP_GoyetQ116_1_published_all, Ethiopia_4500BP.SG, Hungary_KO1, Russia_Ust_Ishim.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Raqefet_M_Natufian as outgroups (Model 3, Table 14).

We then modeled Neolithic individuals from the collective burial, using Anatolia_Neolithic, European_HG and Iran_Ganj_Dareh_Neolithic as ancestral components "left populations", using outgroups Mbuti.DG, Papuan.DG, Han.DG, Karitiana.DG, Ethiopia_4500BP.SG, Ust_Ishim_HG_published.DG, Russia_MA1_HG.SG, Czech_Vestonice, Italy_Villabruna, Israel_ Natufian, Caucasian Hunter-Gatherers (CHG) and Anatolian Hunter-Gatherers (AHG) (Model 4, Table 15).

Testing for skewness in f3-statistics

We aimed to test for differences in the skewness of the distributions of f3 values and explore male and female dynamics within the Aven de la Boucle Neolithic population using f3-statistics in different forms f3(Mbuti; female, female), f3(Mbuti; female, male), f3(Mbuti; male, male) using a similar methodology to the methods described in Villalba-Mouco *et al.*, 2021. We removed from this test first and second-degree related pairs.

Skewness in f3-values was explored through R4.2.2 using packages boot, moments and ploted the results of f3 values distribution with ggplot2.

Three groups were created: ff, fm and mm, corresponding to the f3 values for female-female, female-male and male-male pairs. We considered n_{ff} , n_{fm} and n_{mm} the respective sample sizes.

1. We measured the skewness coefficient for each distribution denoted b_{ff}, b_{mf}, and b_{mm} respectively.

   b_{ff}= 0 .6541055

   b_{mf} = *0.2688968*

b_{mm} = *-0.5287826*

2. We then measured the values for the pairwise skewness differences of the form δi, j = (bi − bj), where i, j ∈ (mm, mf, ff). We estimated the standard deviation of the $\delta_{i,j}$, denoted $\sigma_{i,j}$ applying a bootstrap method (taking 500 bootstrap) (Davison & Hinkley, 1997; Tibshirani & Efron, 1993).
3. When considering that δi, j follows a normal distribution, we tested the null hypothesis δi, j = 0 calculating a Zscore of the form Zi,j= δi,j/σi,j. We then calculated a P-Value of the form:

$$p = P(|X|> Z_{i,j}) = 2(1-F_X(Z_{i,j})).$$

Where X is a variable following a standard normal distribution N (0,1), and Fx is the distribution function of this variable.

The p-value obtained when comparing ff and mm was *p= 0.1309535*, which does not support a significant skewness difference between female-female and male-male pairs distribution. In the same way, when comparing ff and mf groups, the p-value did not support a significant skewness difference (p=0.1460661).

We explored an alternative method using a bootstrap confidence interval calculation method (Zieffler *et al.,* 2011) based on 999 bootstrap replicates. The confidence interval calculated for the comparison between ff and mm and between ff and mf groups overlaps 0, which is also consistent with the absence of a significant difference between the skewness coefficients of the two groups (Table 10, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C17).

Inbreeding and population size

We assessed runs of homozygosity and levels of inbreeding in our samples using the 1000 Genome as a reference panel, calling SNPs for each individual chromosome by chromosome, through hapROH (Ringbauer *et al.*, 2021). We were able to retrieve data for all our samples (Table 16, Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2, Figure C21).

References

ADAMS R. (2004) –*The megalithic tradition of West Sumba*, Simon Fraser University, 52 p.

ANTONIO M.L., GAO Z., MOOTS H.M., LUCCI M., CANDILIO F., SAWYER S., OBERREITER V., CALDERON D., DEVITOFRANCESCHI K., AIKENS R.C., ANELI S., BARTOLI F., BEDINI A., CHERONET O., COTTER D.J., FERNANDES D.M., GASPERETTI G., GRIFONI R., GUIDI A., LA PASTINA F., *et al.* (2019) – Ancient Rome: A genetic crossroads of Europe and the Mediterranean, *Science*, 366, 6466, p. 708-714.

ARZELIER A., RIVOLLAT M., DE BELVALET H., PEMONGE M.-H., BINDER D., CONVERTINI F., DUDAY H., GANDELIN M., GUILAINE J., HAAK W., DEGUILLOUX M.-F., PRUVOST M. (2022) – Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions

with hunter-gatherer communities, *iScience*, 25, 11, p. 105-387.

BINDER, D., P. LANOS, L. ANGELI, L. GOMART, J. GUILAINE, C. MANEN, R. MAGGI, I. M. MUNTONI, C. PANELLI, G. RADI, C. TOZZI, D. AROBBA, J. BATTENTIER, L. BOUBY, F. BRIOIS, A. CARRÉ, C. DELHON, L. GOURICHON, R. NISBET, S. ROSSI, P. ROWLEY-CONWY AND S. THIÉBAULT (2017) – Modelling the Earliest Western Spread of Mediterranean Impressed Wares: new dates and Bayesian chronological model. *Documenta Praehistorica,* 44, p. 54-77.

BLOCH M. (1971) – *Placing the dead: tombs, ancestral villages and kinship organization in Madagascar*, London, Seminar Press Ltd (Seminar studies in anthropology, 1), 241 p.

BRAMANTI B., THOMAS M.G., HAAK W., UNTERLAENDER M., JORES P., TAMBETS K., ANTANAITIS-JACOBS I., HAIDLE M.N., JANKAUSKAS R., KIND C.-J., LUETH F., TERBERGER T., HILLER J., MATSUMURA S., FORSTER P., BURGER J. (2009) – Genetic Discontinuity Between Local Hunter-Gatherers and Central Europe's First Farmers, *Science*, 326, 5949, p. 137-140.

BROCHIER J.-É. (1987) – Un apport de sédiment en milieu sépulcral : le « sédiment jaune» de l'aven de la Boucle à Corconne (Gard), *in* H. Duday et C. Masset (dir.), *Anthropologie physique et archéologie : méthodes d'étude des sépultures*, *Actes du colloque (Toulouse, 1982),* Paris, CNRS Éditions, p. 105-109.

BRUNEL S., BENNETT E.A., CARDIN L., GARRAUD D., BARRAND EMAM H., BEYLIER A., BOULESTIN B., CHENAL F., CIESIELSKI E., CONVERTINI F., DEDET B., DESBROSSE-DEGOBERTIERE S., DESENNE S., DUBOULOZ J., DUDAY H., ESCALON G., FABRE V., GAILLEDRAT E., GANDELIN M., GLEIZE Y., *et al.* (2020) – Ancient genomes from present-day France unveil 7,000 years of its demographic history, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 23, p. 12791-12798.

COURS S., DUDAY H., VITAL J. (1999) – Une occupation du Bronze final 2 dans l'aven de la Boucle à Corconne (Gard), *in* A. Beeching et J. Vital (dir.), *Préhistoire de l'espace habité en France du sud, actualité de la recherche, Actes des 1res Rencontres méridionales de Préhistoire récente (Valence, 1994)*, Valence, Centre d'archéologie préhistorique (Travaux du Centre d'archéologie préhistorique de Valence 1), p. 257-262

CRUBÉZY É. (2021) – Hiding the dead in caves and sacralizing them in dolmens, *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 21-38.

DAVISON A.C., HINKLEY D.V. (1997) – *Bootstrap methods and their application*, Cambridge university press, 592 p.

DUDAY H (1976) – La population de la France méditerranéenne dans le Languedoc et le Roussillon *in* J. Guilaine (dir.), *La Préhistoire française. Tome II : Les civilisations néolithiques et protohistoriques de la France*, Paris, Éditions du CNRS, 1976, p. 129-134.

DUDAY H. (1987a) – Contribution des observations ostéologiques à la chronologie interne des sépultures collectives, *Anthropologie Physique et Archaeologie*, p. 51-61.

DUDAY H. (1987b) – Organisation et fonctionnement d'une sépulture collective néolithique, l'aven de la Boucle à Corconne (Gard), *in* H. Duday et C. Masset (dir.), *Anthropologie physique et archéologie : méthodes d'étude des sépultures, Actes du colloque (Toulouse, 1982)*, Paris, CNRS Éditions, p. 89-104.

DUDAY H. (2009) –*The Archaeology of the Dead: Lectures in Archaeothanatology*, Oxbow Books, 252 p.

DUDAY H., DEMANGEOT C., HÉROUIN S. (2011) – Quelques aspects du fonctionnement des sépultures collectives néolithiques : approches comparées de l'aven de la Boucle à Corconne (Gard) et du dolmen de Peirières à Villedubert (Aude), *in*

D. Castex, P. Courtaud, H. Duday, F. Le Mort, A.-M. Tillier (dir.), *Regroupement des morts. Genèse et diversité en archéologie*, p. 41-54.

DUDAY H. (2021) – Quelques réflexions pour une synthèse au colloque « Grottes et Dolmens : relations entre les sépultures collectives de la fin du Néolithique dans le Sud de la France », *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 181-191.

ELLIOTT E., SAUPE T., THOMPSON J., ROBB J., SCHEIB C. (2022) – *Sex Bias in Neolithic Megalithic Burials*, https://www.repository.cam.ac.uk/handle/1810/342091

FERNANDES D.M., MITTNIK A., OLALDE I., LAZARIDIS I., CHERONET O., ROHLAND N., MALLICK S., BERNARDOS R., BROOMANDKHOSHBACHT N., CARLSSON J., CULLETON B.J., FERRY M., GAMARRA B., LARI M., MAH M., MICHEL M., MODI A., NOVAK M., OPPENHEIMER J., SIRAK K.A., *et al.* (2020) – The spread of steppe and Iranian-related ancestry in the islands of the western Mediterranean, *Nature Ecology & Evolution*, 4, 3, p. 334-345.

FERNANDES, D. M., CHERONET, O., GELABERT, P., & PINHASI, R. (2021) – TKGWV2: An ancient DNA relatedness pipeline for ultra-low coverage whole genome shotgun data, *Scientific Reports*, 11, 1, p. 21262.

FISCHER C.-E., PEMONGE M.-H., DUCOUSSAU I., ARZELIER A., RIVOLLAT M., SANTOS F., BARRAND EMAM H., BERTAUD A., BEYLIER A., CIESIELSKI E., DEDET B., DESENNE S., DUDAY H., CHENAL F., GAILLEDRAT E., GOEPFERT S., GORGÉ O., GORGUES A., KUHNLE G., LAMBACH F., *et al.* (2022) – Origin and mobility of Iron Age Gaulish groups in present-day France revealed through archaeogenomics, *iScience*, 25, 4, p. 104094.

FONTUGNE, M., C. HATTE, H. VALLADAS, N. TISNERAT-LABORDE, A. ZAZZO, C. OBERLIN, E. DELQUE-KOLIC, C. MOREAU, B. BERTHIER (2014) – De l'utilisation des isotopes stables du carbone dans la datation par la méthode du radiocarbone. *L'Anthropologie* 118, 2, p. 194-200.

FOWLER C., OLALDE I., CUMMINGS V., ARMIT I., BÜSTER L., CUTHBERT S., ROHLAND N., CHERONET O., PINHASI R., REICH D. (2022) – A high-resolution picture of kinship practices in an Early Neolithic tomb, *Nature*, 601, 7894, p. 584-587.

FURTWÄNGLER A., ROHRLACH A.B., LAMNIDIS T.C., PAPAC L., NEUMANN G.U., SIEBKE I., REITER E., STEURI N., HALD J., DENAIRE A., SCHNITZLER B., WAHL J., RAMSTEIN M., SCHUENEMANN V.J., STOCKHAMMER P.W., HAFNER A., LÖSCH S., HAAK W., SCHIFFELS S., KRAUSE J. (2020) – Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland, *Nature Communications*, 11, 1, p. 1915.

GALILI T., O'CALLAGHAN A., SIDI J., SIEVERT C. (2018) – Heatmaply: an R package for creating interactive cluster heatmaps for online publishing, *Bioinformatics*, 34, 9, p. 1600-1602.

GAMBA C., JONES E.R., TEASDALE M.D., MCLAUGHLIN R.L., GONZALEZ-FORTES G., MATTIANGELI V., DOMBORÓCZKI L., KŐVÁRI I., PAP I., ANDERS A., WHITTLE A., DANI J., RACZKY P., HIGHAM T.F.G., HOFREITER M., BRADLEY D.G., PINHASI R. (2014) – Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory, *Nature Communications*, 5, 1, p. 5257.

GINOLHAC A., RASMUSSEN M., GILBERT M.T.P., WILLERSLEV E., ORLANDO L. (2011) – mapDamage: testing for damage patterns in ancient DNA sequences, *Bioinformatics*, 27, 15, p. 2153-2155.

GODELIER M. (2004) – *Métamorphoses de la parenté*, Paris, Fayard, 678 p.

GORGÉ O., BENNETT E.A., MASSILANI D., DALIGAULT J., PRUVOST M., GEIGL E.-M., GRANGE T. (2016) – Analysis of Ancient DNA in Microbial Ecology, *in* F.

Martin et S. Uroz (dir.), *Microbial Environmental Genomics* (MEG), New York, Springer (Methods in Molecular Biology), p. 289-315.

GOUDE, G. (2011) – Reconstructing past populations' behaviors: diet, bones and isotopes in the Mediterranean. *Tüba-ar Türkiye Bilimler Akademisi Arkeoloji dergisi= Turkish Academy of Sciences journal of archaeology*.

GRAEBER D. (1995) – Dancing with corpses reconsidered: an interpretation of famadihana (in Arivonimamo, Madagascar), *American Ethnologist*, 22, 2, p. 258-278.

GUILAINE J. (1976) – La civilisation des gobelets campaniformes dans la France méridionale, *in* J. Guilaine (dir.), *La civilisation des vases campaniformes, IXe congrès de l'UISPP, colloque XXIV, Nice, 1976*, p. 197-213.

GUILAINE J. (2004) – Les Campaniformes et la Méditerranée, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 101, 2, p. 239-249.

GUILAINE J. (2021) – Mégalithes et grottes funéraires, *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 11-20.

GUTHERZ X. (1984) – *Les cultures du Néolithique récent et final en Languedoc oriental*, Thèse de 3e Cycle, Université de Provence, Aix-en-Provence.

HAAK W., LAZARIDIS I., PATTERSON N., ROHLAND N., MALLICK S., LLAMAS B., BRANDT G., NORDENFELT S., HARNEY E., STEWARDSON K., FU Q., MITTNIK A., BÁNFFY E., ECONOMOU C., FRANCKEN M., FRIEDERICH S., PENA R.G., HALLGREN F., KHARTANOVICH V., KHOKHLOV A., *et al.* (2015) – Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe, *Nature*, 522, 7555, p. 207-211.

JALLET F., DUDAY H., COURS S. (2010) – Néolithique récent et Néolithique final de l'aven de la Bouche (Corconne, Gard), regards d'archéologues, *in* J. Jaubert, N. Fourment et P. Depaepe (dir.), *Transitions, Ruptures et Continuité en Préhistoire: XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010*, Paris : Société Préhistorique Française, p. 243-256.

JALLOT L., GUTHERZ X. (2014) – Le Néolithique final en Languedoc oriental et ses marges : 20 ans après Ambérieu-en-Bugey, *in* I. Sénépart, F. Leandri, J. Cauliez, T. Perrin et E. Thirault (dir.), *Chronologie de la Préhistoire récente dans le Sud de la France : actualité de la recherche. Actes des 10e Rencontres Méridionales de Préhistoire Récente, Porticcio, 18-20 octobre 2012*, Archives d'Ecologie Préhistorique, p. 137- 158.

KIM I.W., KHADILKAR A.C., KO E.Y., SABANEGH E.S. (2013) – 47,XYY Syndrome and Male Infertility, *Reviews in Urology*, 15, 4, p. 188-196.

KORNELIUSSEN T. S., ALBRECHTSEN A., & NIELSEN R. (2014) – ANGSD: analysis of next generation sequencing data, *BMC bioinformatics*, 15, 1, p. 1-13.

KRISTJANSSON D., BOHLIN J., NGUYEN T.T., JUGESSUR A., SCHURR T. (2022) – Evolution and dispersal of mitochondrial DNA haplogroup U5 in Northern Europe: insights from an unsupervised learning approach to phylogeography, *BMC genomics* , 23, 1, p. 1-25.

LACAN M., KEYSER C., RICAUT F.-X., BRUCATO N., TARRÚS J., BOSCH A., GUILAINE J., CRUBÉZY E., LUDES B. (2011) – 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.

LANOS, P., DUFRESNE P. (2019) – *ChronoModel version 2.0: Software for Chronological Modelling of Archaeological Data using Bayesian Statistics*. Available from https://chronomodel.com.

LAZARIDIS I., NADEL D., ROLLEFSON G., MERRETT D.C., ROHLAND N., MALLICK S., FERNANDES D., NOVAK M., GAMARRA B., SIRAK K., CONNELL S.,

STEWARDSON K., HARNEY E., FU Q., GONZALEZ-FORTES G., JONES E.R., ROODENBERG S.A., LENGYEL G., BOCQUENTIN F., GASPARIAN B., *et al.* (2016) – Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East, *Nature*, 536, 7617, p. 419-424.

LAZARIDIS I., MITTNIK A., PATTERSON N., MALLICK S., ROHLAND N., PFRENGLE S., FURTWÄNGLER A., PELTZER A., POSTH C., VASILAKIS A., MCGEORGE P.J.P., KONSOLAKI-YANNOPOULOU E., KORRES G., MARTLEW H., MICHALODIMITRAKIS M., ÖZSAIT M., ÖZSAIT N., PAPATHANASIOU A., RICHARDS M., ROODENBERG S.A., *et al.* (2017) – Genetic origins of the Minoans and Mycenaeans, *Nature*, 548, 7666, p. 214-218.

LEMERCIER O. (2007) – La fin du Néolithique dans le sud-est de la France. Concepts techniques, culturels et chronologiques de 1954 à 2004, *in* J. Evin (dir.), *Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire, Actes du XXVIe Congrès Préhistorique de France, Avignon, 21-25 septembre 2004, Volume I*, Paris, Société Préhistorique Française, p. 485-500.

LEMERCIER O. (2018) – La question campaniforme - The Bell Beaker Question, Chapitre 12, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 205-217.

LEMERCIER O. (2020) – The Bell Beaker question: from historical-cultural approaches to aDNA analyses, *in* T. Lachenal, R. Roure et O. Lemercier (dir.), *Demography and Migration: Population trajectories from the Neolithic to the Iron Age: Proceedings of the XVIII UISPP World Congress (4-9 June 2018, Paris, France)*, p. 116-140.

LE ROY M., RECCHIA-QUINIOU J. (2021) – Multidisciplinary approach to collective burials in caves and in dolmens at the end of the Neolithic period in Eastern Languedoc and the southern part of the Cévennes—abridged version, *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 97-118.

LI H., DURBIN R. (2009) – Fast and accurate short read alignment with Burrow s – Wheeler transform, *Bioinformatics*, 25, 14, p. 1754-1760.

LIPATOV M., SANJEEV K., PATRO R., VEERAMAH K. (2015) – Maximum Likelihood Estimation of Biological Relatedness from Low Coverage Sequencing Data, *Genetics* http://biorxiv. org/lookup/doi/10.1101/023374

LIPSON M., SZÉCSÉNYI-NAGY A., MALLICK S., PÓSA A., STÉGMÁR B., KEERL V., ROHLAND N., STEWARDSON K., FERRY M., MICHEL M., OPPENHEIMER J., BROOMANDKHOSH BACHT N., HARNEY E., NORDENFELT S., LLAMAS B., GUSZTÁV MENDE B., KÖHLER K., OROSS K., BONDÁR M., MARTON T., *et al.* (2017) – Parallel palaeogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers, Nature, 551, 7680, p. 368-372.

MATHIESON I., LAZARIDIS I., ROHLAND N., MALLICK S., PATTERSON N., ROODENBERG S.A., HARNEY E., STEWARDSON K., FERNANDES D., NOVAK M., SIRAK K., GAMBA C., JONES E.R., LLAMAS B., DRYOMOV S., PICKRELL J., ARSUAGA J.L., DE CASTRO J.M.B., CARBONELL E., GERRITSEN F., *et al.* (2015) – Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians, *Nature*, 528, 7583, p. 499-503.

MATHIESON I., ROODENBERG S.A., POSTH C., SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROHLAND N., MALLICK S., OLALDE I., BROOMANDKHOSHBACHT N., CANDILI O F., CHERONET O., FERNANDES D., FERRY M., GAMARRA B., FORTES G.G., HAAK W., HARNEY E., JONES E., KEATING D., KRAUSE-KYORA B., KUCUKKALIPCI I., *et al.* (2018) – The Genomic History of Southeastern Europe, *Nature*, 555, 7695, p. 197-203.

MITTNIK, A., WANG, C. C., SVOBODA, J., & KRAUSE, J. (2016). A molecular approach to the sexing of the triple burial at

the Upper Paleolithic Site of Dolní Věstonice. *PloS ONE*, 1, 10, e0163019.

MONROY KUHN J.M., JAKOBSSON M., GÜNTHER T. (2018) – Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations, *PloS ONE*, 13, 4, p. e0195491.

NAVARRO-GOMEZ D., LEIPZIG J., SHEN L., LOTT M., STASSEN A.P.M., WALLACE D.C., WIGGS J.L., FALK M.J., VAN OVEN M., GAI X. (2015) – Phy-Mer: a novel alignment-free and reference-independent mitochondrial haplogroup classifier, *Bioinformatics*, 31, 8, p. 1310-1312.

NIELSEN R., PAUL J.S., ALBRECHTSEN A., SONG Y.S. (2011) – Genotype and SNP calling from next-generation sequencing data, *Nature reviews Genetics*, 12, 6, p. 443-451.

OLALDE I., BRACE S., ALLENTOFT M.E., ARMIT I., KRISTIANSEN K., BOOTH T., ROHLAND N., MALLICK S., SZÉCSÉNYI-NAGY A., MITTNIK A., ALTENA E., LIPSON M., LAZARIDIS I., HARPER T.K., PATTERSON N., BROOMANDKHOSHBA CHT N., DIEKMANN Y., FALTYSKOVA Z., FERNANDES D., FERRY M., *et al.* (2018) – The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe, *Nature*, 555, 7695, p. 190-196.

OLALDE I., MALLICK S., PATTERSON N., ROHLAND N., VILLALBA-MOUCO V., SILVA M., DULIAS K., EDWARDS C.J., GANDINI F., PALA M., SOARES P., FERRANDO-BERNAL M., ADAMSKI N., BROOMANDKHOSHBACHT N., CHERON ET O., CULLETON B.J., FERNANDES D., LAWSON A.M., MAH M., OPPENHEIMER J., *et al.* (2019) – The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years, *Science*, 363, 6432, p. 1230-1234.

PATTERSON, N., PRICE, A. L., REICH, D. (2006) – Population structure and eigenanalysis. *PLoS genetics*, 2,12, p. 190.

PATTERSON N., MOORJANI P., LUO Y., MALLICK S., ROHLAND N., ZHAN Y., GENSCHORECK T., WEBSTER T., REICH D. (2012) – Ancient Admixture in Human History, *Genetics*, 192, 3, p. 1065-1093.

PATTERSON N., ISAKOV M., BOOTH T., BÜSTER L., FISCHER C.-E., OLALDE I., RINGBAUER H., AKBARI A., CHERONET O., BLEASDALE M., ADAMSKI N., ALTENA E., BERNARDOS R., BRACE S., BROOMANDKHOSHBACHT N., CALLAN K., CANDILIO F., CULLETON B., CURTIS E., DEMETZ L., *et al.* (2022) – Large-Scale Migration into Britain During the Middle to Late Bronze Age, *Nature*, 601, 7894, p. 588-594.

PEARSON M.P., REGNIER D. (2018) – Collective and single burial in Madagascar, *in* A. Schmitt, S. Déderix, et I. Crevecoeur (dir.), *Gathered in Death: Archaeological and Ethnological Perspectives on Collective Burial and Social Organisation*, Presses universitaires de Louvain, p. 41-62.

PELTZER A., JÄGER G., HERBIG A., SEITZ A., KNIEP C., KRAUSE J., NIESELT K. (2016) – EAGER: efficient ancient genome reconstruction, *Genome Biology*, 17, 1, p. 60.

PINHASI R., FERNANDES D., SIRAK K., NOVAK M., CONNELL S., ALPASLAN-ROODENBERG S., GERRITSEN F., MOISEYEV V., GROMOV A., RACZKY P., ANDERS A., PIETRUSEWSKY M., ROLLEFSON G., JOVANOVIC M., TRINHHOANG H., BAR-OZ G., OXENHAM M., MATSUMURA H., HOFREITER M. (2015) – Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone, *PLoS ONE*, 10, 6, p. e0129102.

POPLI D., PEYRÉGNE S., PETER B.M. (2023) – KIN: a method to infer relatedness from low-coverage ancient DNA, *Genome Biology*, 24, 1, p. 10.

POSTH C., RENAUD G., MITTNIK A., DRUCKER D.G., ROUGIER H., CUPILLARD C., VALENTIN F., THEVENET C., FURTWÄNGLER A., WIßING C., FRANCKEN M., MALINA M., BOLUS M., LARI M., GIGLI E., CAPECCHI G., CREVECOEUR I., BEAUVAL C., FLAS D., GERMONPRÉ M., *et al.* (2016) –

Pleistocene Mitochondrial Genomes Suggest a Single Major Dispersal of Non-Africans and a Late Glacial Population Turnover in Europe, *Current Biology*, 26, 6, p. 827-833.

RALF A., MONTIEL GONZÁLEZ D., ZHONG K., KAYSER M. (2018) – Yleaf: Software for Human Y-Chromosomal Haplogroup Inference from Next-Generation Sequencing Data B. Su (dir.), *Molecular Biology and Evolution*, 35, 5, p. 1291-1294.

REIMER, P. J., W. E. N. AUSTIN, E. BARD, A. BAYLISS, P. G. BLACKWELL, C. BRONK RAMSEY, M. BUTZIN, H. CHENG, R. L. EDWARDS, M. FRIEDRICH, P. M. GROOTES, T. P. GUILDERSON, I. HAJDAS, T. J. HEATON, A. G. HOGG, K. A. HUGHEN, B. KROMER, S. W. MANNING, R. MUSCHELER, J. G. PALMER, C., *et al.* (2020) – The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0-55 kcal BP)." *Radiocarbon*, 62, 4, p. 725-757.

RINGBAUER H., NOVEMBRE J., STEINRÜCKEN M. (2021) – Parental relatedness through time revealed by runs of homozygosity in ancient DNA, *Nature Communications*, 12, 1, p. 5425.

RIVOLLAT M., JEONG C., SCHIFFELS S., KÜÇÜKKALIPÇI İ., PEMONGE M.-H., ROHRLACH A.B., ALT K.W., BINDER D., FRIEDERICH S., GHESQUIÈRE E., GRONENBORN D., LAPORTE L., LEFRANC P., MELLER H., RÉVEILLAS H., ROSENSTOCK E., ROTTIER S., SCARRE C., SOLER L., WAHL J., *et al.* (2020) – Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers, *Science Advances*, 6, 22, p. eaaz5344.

RIVOLLAT M., THOMAS A., GHESQUIÈRE E., ROHRLACH A.B., SPÄTH E., PEMONGE M.-H., HAAK W., CHAMBON P., DEGUILLOUX M.-F. (2022) – Ancient DNA gives new insights into a Norman Neolithic monumental cemetery dedicated to male elites, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119, 18, p. e2120786119.

ROHLAND N., HARNEY E., MALLICK S., NORDENFELT S., REICH D. (2015) – Partial uracil–DNA–glycosylase treatment for screening of ancient DNA, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 370, 1660, p. 20130624.

SÁNCHEZ-QUINTO F., MALMSTRÖM H., FRASER M., GIRDLAND-FLINK L., SVENSSON E.M., SIMÕES L.G., GEORGE R., HOLLFELDER N., BURENHULT G., NOBLE G., BRITTON K., TALAMO S., CURTIS N., BRZOBOHATA H., SUMBEROVA R., GÖTHERSTRÖM A., STORÅ J., JAKOBSSON M. (2019) – Megalithic tombs in western and northern Neolithic Europe were linked to a kindred society, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 19, p. 9469-9474.

SCHUBERT M., LINDGREEN S., ORLANDO L. (2016) – AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging, *BMC Research Notes*, 9, 1, p. 88.

SEGUIN-ORLANDO A., DONAT R., DER SARKISSIAN C., SOUTHON J., THÈVES C., MANEN C., TCHÉRÉMISSINOFF Y., CRUBÉZY E., SHAPIRO B., DELEUZE J.-F., DALÉN L., GUILAINE J., ORLANDO L. (2021) – Heterogeneous Hunter-Gatherer and Steppe-Related Ancestries in Late Neolithic and Bell Beaker Genomes from Present-Day France, *Current Biology*, 31, 5, p. 1072-1083.e10.

SKOGLUND P., STORÅ J., GÖTHERSTRÖM A., JAKOBSSON M. (2013) – Accurate sex identification of ancient human remains using DNA shotgun sequencing, *Journal of Archaeological Science*, 40, 12, p. 4477-4482.

TIBSHIRANI R.J., EFRON B. (1993) – *An introduction to the bootstrap*, Chapman and Hall/CRC, 456 p.

VALDIOSERA C., GÜNTHER T., VERA-RODRÍGUEZ J.C., UREÑA I., IRIARTE E.,

RODRÍGUEZ-VARELA R., SIMÕES L.G., MARTÍNEZ-SÁNCHEZ R.M., SVENSSON E.M., MALMSTRÖM H., RODRÍGUEZ L., BERMÚDEZ DE CASTRO J.-M., CARBONELL E., ALDAY A., HERNÁNDEZ VERA J.A., GÖTHERSTRÖM A., CARRETERO J.-M., ARSUAGA J.L., SMITH C.I., JAKOBSSON M. (2018) – Four millennia of Iberian biomolecular prehistory illustrate the impact of prehistoric migrations at the far end of Eurasia, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 13, p. 3428-3433.

VERNA E., PIERCECCHI-MARTI M. D., CHAUMOITRE K., PANUEL M., ADALIAN P. (2014) – Mise au point sur les caractères discrets du membre inférieur: définition, épidémiologie, étiologies. *Bulletin de la Société d'Anthropologie de Paris*, 26, p. 52-66.

VILLALBA-MOUCO V., VAN DE LOOSDRECHT M.S., POSTH C., MORA R., MARTÍNEZ-MORENO J., ROJO-GUERRA M., SALAZAR-GARCÍA D.C., ROYO-GUILLÉN J.I., KUNST M., ROUGIER H., CREVECOEUR I., ARCUSA-MAGALLÓN H., TEJEDOR-RODRÍGUEZ C., GARCÍA-MARTÍNEZ DE LAGRÁN I., GARRIDO-PENA R., ALT K.W., JEONG C., SCHIFFELS S., UTRILLA P., KRAUSE J., HAAK W. (2019) – Survival of Late Pleistocene Hunter-Gatherer Ancestry in the Iberian Peninsula, *Current Biology*, 29, 7, p. 1169-1177.e7.

VILLALBA-MOUCO V., OLIART C., RIHUETE-HERRADA C., CHILDEBAYEVA A., ROHRLACH A.B., FREGEIRO M.I., CELDRÁN BELTRÁN E., VELASCO-FELIPE C., ARON F., HIMMEL M. (2021) – Genomic transformation and social organization during the Copper Age–Bronze Age transition in southern Iberia, *Science advances*, 7, 47, p. eabi7038.

WEISSENSTEINER H., PACHER D., KLOSS-BRANDSTÄTTER A., FORER L., SPECHT G., BANDELT H.-J., KRONENBERG F., SALAS A., SCHÖNHERR S. (2016) – HaploGrep 2: mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing, *Nucleic acids research*, 44, W1, p. W58-W63.

ZIEFFLER, A. S., HARRING, J. R., & LONG, J. D. (2011) – *Comparing groups: Randomization and bootstrap methods using R*, Wiley, 331 p.

Acknowledgement

We thank Olivier Gorgé and the Molecular Biology team of the Département des Plateformes et Recherche Technologique at Institut de Recherche Biomédicale des Armées for processing samples for Next-generation sequencing. We are grateful to the genotoul bioinformatics platform Occitanie (Bioinfo Genotoul, https://doi.org/10.15454/1.5572369328961167E12) for providing help, computing, and storage resources. We thank Wolfgang Haak for discussions and for providing funding for radiocarbon dating. We are grateful to Frédéric Santos at PACEA for discussions and insights into computational analysis.

We thank Muriel Gandelin and Vincent Ard for discussions regarding archaeological data and cultural background. We thank Etienne Patin at the Institut Pasteur for discussions and insights into computational analysis. The authors are grateful to Dominique Castex, Fanny Mendisco, Juliette Henrion, Eliza Orellana-González as well as other members from PACEA lab for discussions.The authors thank the Service Régional de l'Archéologie Occitanie as well as the Institut National de Recherches Archéologiques Préventives through the PAS ANCESTRA (Coord. M. Pruvost and F. Maziere) for granting access to archaeological material.

This project is a part of a PhD Research project carried out at the University of Bordeaux, supervised by Marie-France Deguilloux and Mélanie Pruvost and funded by the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. Research was conducted in the PACEA lab (UMR 5199 CNRS). For radiocarbon dating, this study received funding from the PACEA lab following the ANCOR actions (Actions Nouvelles et COllectives de Recherche).
This project has received funding from the French National Research Agency (ANR) and Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) under both the ANR project ANCESTRA, Grant ANR15-CE27-0001 coordinated by Mélanie Pruvost and the Franco-German Call in Humanities and Social Sciences project ANR-DFG INTERACT, grant ANR-17-FRAL-0010, DFG-HA-5407/4-1, 2018-2023, coordinated by Marie-France Deguilloux and Wolfgang Haak. This research benefited from the scientific framework of the University of Bordeaux's IdEx "Investments for the Future" program / GPR "Human Past".

Author contributions

A.A., H.D., M.F.D., M.P. conceived the project and carried out research. H.D. provided samples and information about archaeological contexts and cultural aspects and performed the archaeo-anthropological study.
M.H.P, H.D.B., A.A and M.P. carried out aDNA laboratory work. D.B., A.A. and M.P. supervised radiocarbon dating. A.A. carried out computational analysis with input from M.F.D. and M.P.
D.B. and P.B. conducted bayesian modelling analysis and statistical calculations.
A.A. wrote the paper with input from all authors.

V. Discussion, limites, perspectives

La très bonne conservation de l'ADN humain sur les os pétreux de l'Aven de la Boucle a permis d'obtenir des données génomiques pour 37 individus. Cet effectif représente 88% des restes prélevés et, rapporté au NMI, représente environ 50% des sujets identifiés dans la sépulture. Les données acquises pour ces 37 sujets apportent ainsi de précieuses informations sur la structure génétique et les caractéristiques biologiques de ces individus et ont permis de mettre en évidence des liens de parenté. Les résultats génomiques ont été accompagnés de datations directes pour 27 sujets, soit 73 % de l'échantillon d'individus analysés au niveau génomique, ce qui a permis d'argumenter le contexte chronologique de ces restes humains.

Il convient de rappeler qu'un nombre important de restes, dont des crânes, a été ressorti de la cavité. Ces restes absents ne sont bien évidemment ni documentés au niveau génétique ni datés, ce qui ne permet d'aborder la composition de l'assemblage osseux au niveau génomique et chronologique que de manière partielle. Une approche visant l'exhaustivité devrait en effet considérer les restes donnant le meilleur score au niveau du nombre minimum d'individus, à savoir les calcanéus. L'échantillonnage que nous avons conduit a toutefois permis d'aboutir à une représentation quasi exhaustive des individus dont les restes crâniens sont restés dans la cavité.

Les résultats génomiques ont mis en évidence un biais de représentation sexuel marqué, illustré par une surreprésentation des individus masculins au sein des restes crâniens de la sépulture collective. Parmi les individus de la communauté néolithique, la sélection des défunts intègre donc vraisemblablement des critères d'âge au décès et de sexe biologique. Il ne s'agit pour autant pas d'une sélection figée et stricte dans la mesure où une minorité d'individus féminins et immatures a vraisemblablement tout de même eu accès à la cavité.

Les liens de parenté, qu'ils se traduisent au niveau biologique ou social, sont souvent évoqués pour expliquer le regroupement successif des défunts dans les ensembles sépulcraux collectifs, suivant un fonctionnement comparable aux caveaux familiaux (Schmitt & Dederix, 2019). Cette hypothèse avait été évoquée en ce qui concerne le cas spécifique de la sépulture de l'Aven de la Boucle de par la proximité biologique importante des individus, supposée sur la base de variations anatomiques non-métriques (*Patella emarginata*). Une deuxième hypothèse évoquait également des pratiques de mariage endogames potentiellement privilégiées par cette communauté (consanguinité ou exogamie exclusive vis-à-vis d'un ou plusieurs groupes). Les résultats des analyses ROH ne permettent pas, considérant l'échantillon à disposition, d'établir

des signaux clairs d'importante consanguinité, ou d'illustrer une forte limitation de la taille effective de la population représentée par les individus de l'Aven de la Boucle.

En revanche, les résultats génomiques illustrent une importance de la parenté biologique. En effet, les schémas de relations de parentés identifiés entre plusieurs individus de cet échantillon restent cohérents avec un recrutement au sein de cette sépulture collective au moins en partie basée sur des liens biologiques proches. Il parait important de noter qu'au vu du rapport entre l'échantillon traité et le NMI, l'hypothèse d'un fonctionnement de la sépulture en tant que « caveau familial », et donc d'un recrutement basé en partie sur l'apparentement biologique ne peut être généralisée à l'ensemble des restes humains qui composent l'assemblage osseux de l'Aven de la Boucle.

Nous pouvons simplement souligner que l'ensemble des individus masculins impliqués dans des liens de parenté proche (du 1er au 3e degré) portent tous la même lignée paternelle, le lignage G2 représentant par ailleurs 73% de l'échantillon masculin néolithique. Ceci dénote ainsi potentiellement la mise en place d'un système patrilinéaire dans le fonctionnement de la sépulture. En d'autres termes, l'appartenance à un lignage spécifique et donc la transmission du statut social par le père, joue un rôle important dans le recrutement des individus ayant accès à la sépulture collective, ou du moins dont les crânes sont restés dans la cavité.

L'apparentement de plusieurs individus féminins avec des individus masculins G2 est à noter et soulève l'hypothèse d'un fonctionnement patrilinéaire également ouvert aux descendants féminins. Un résultat cohérent avec cette hypothèse tient à l'absence de différence significative au niveau de la proximité génétique entre les individus féminins et les individus masculins de cet échantillon.

Les dates obtenues pour les restes crâniens de l'Aven de la Boucle tendent à remettre en question la perception du fonctionnement de cet ensemble funéraire néolithique et ont permis de réévaluer la rupture potentielle évoquée précédemment entre les deux faciès chronologiques néolithiques au sein des dépôts funéraires. Les résultats génomiques ainsi que les 27 dates obtenues, ont permis de discuter de la répartition chronologique des individus et de la constitution de cet ensemble funéraire. La confrontation de l'ensemble de ces données a permis de développer une approche méthodologique innovante sur ce site au moyen de modélisations bayésiennes. Dans ce cadre, les données issues de l'analyse spatiale ainsi que les données génomiques, ont permis d'affiner la compréhension de la chronologie et des dynamiques d'occupations de la sépulture collective. À notre connaissance, cette approche n'a jamais été menée sur ce type de contexte.

Les datations C14 ont mis en évidence le dépôt d'un sujet (BOU32) au cours du Chasséen récent (3 796-3 635 cal BCE, 4 921 ± 45 BP). Il s'agit d'un individu féminin, dont le pétreux fragmentaire se trouvait entre les dalles de la plateforme principale. La date de cet individu, nettement antérieure à celles des autres sujets, pourrait indiquer un usage ponctuel de la cavité à des fins funéraires au cours du Chasséen récent (première moitié du IVe millénaire BCE) mais doit potentiellement être dissociée du phasage de la sépulture collective à proprement parlé. Cette hypothèse est compatible, d'une part, avec la position basse de ce reste crânien au sein de l'éboulis entre les dalles de la plateforme et, d'autre part, avec la présence dans la série céramique d'un tesson isolé présentant un cordon multiforé caractéristique des manifestations régionales du Chasséen récent. Contrairement à tout le reste du corpus d'unités céramiques, ce fragment n'a pu être raccordé à d'autres tessons.

Les résultats de l'ensemble des analyses et observations sur les restes crâniens indiqueraient que l'utilisation de la sépulture collective a proprement parlé a débuté dans une phase « Néolithique récent » (pré-Ferrières) correspondant à l'unité C4b et incluant un groupe dominé par des individus masculins caractérisés par une plus grande diversité des lignées paternelles.

Les tests de corrélations effectués soutiennent les hypothèses émises suivant l'observation des courbes d'activité des modèles bayésiens. La contribution des individus féminins au phasage chronologique semble être du même ordre entre les deux ensembles C4b et C4a. La distribution chronologique des individus féminins parait fortement corrélée à celle des individus masculins porteurs de l'haplogroupe du chromosome Y G2, et ces deux groupes semblent constituer une constante du début à la fin du dépôt. Sur ce fond, l'introduction des individus porteurs des haplogroupes du chromosome Y I2 et R1b1b, et de l'haplogroupe mitochondrial U5 se produirait lors d'un second temps dans l'horizon C4b tandis qu'au sein de l'horizon C4a suivant, leur présence n'est plus visible.

Sans qu'un hiatus clair ne sépare les deux phases, les résultats indiquent que l'utilisation de la cavité comme sépulture collective s'est poursuivie durant une période associée au Ferrières et correspondant à l'unité C4a. Cependant, au cours de cette phase, une modification du fonctionnement funéraire ou du moins du groupe inclus dans la cavité semble s'opérer dans la mesure où la lignée paternelle G2 devient largement dominante et presque exclusive. Ceci semble aussi corrélé à l'inclusion de plusieurs sujets féminins et à l'importance d'une parenté biologique étroite. L'ensemble de ces observations illustre une phase au cours de laquelle la transmission du statut social par les individus masculins est plus exclusive que lors de la phase précédente. L'appartenance à une lignée masculine spécifique semble devenir un facteur de

sélection prépondérant et ne serait d'ailleurs pas incompatible avec l'inclusion de certaines femmes au sein de ce système de filiation.

Bien que toutes ces observations soient faites sur des restes crâniens, ceci rejoint les observations anthropologiques faites sur les patellas, et la prédominance des formes d'expression majeures de la *patella emarginata* visibles en association avec la phase Ferrières.

Les résultats génomiques et les datations ont également pu mettre en évidence une fréquentation assortie d'un dépôt de restes humains à l'Âge du Bronze moyen (1 630-1 510 cal BCE) et le dépôt de deux sujets au cours du Bronze final II (1 215-1 010 cal BCE). La volonté d'une association au dépôt funéraire précédent ne parait pas évidente. Du fait de l'effondrement du plafond de la cavité peu après la fréquentation de la grotte au cours du Fontbuisse, le cône d'éboulis recouvrait en grande partie les dépôts précédents. Les contraintes d'accès à la partie interne de la cavité, par le puits vertical ne permettaient pas une libre circulation des groupes et une fréquentation intensive ou du moins aisée de l'espace interne. Les traces d'activité sur la surface du cône d'éboulis ne suffisent pas à illustrer la visibilité des dépôts précédents et ainsi la connaissance du caractère funéraire de la cavité par les groupes de l'Âge du Bronze. Aussi le dépôt de quelques individus au cours de l'Âge du Bronze ne peut être rapproché d'une réappropriation et d'une occupation sur le temps long de l'espace funéraire, la rupture entre l'occupation par les groupes néolithiques et les individus de l'Âge du Bronze est dès lors assez nette.

Résumé du chapitre

Cavité sépulcrale collective de l'Aven de la Boucle (Corconne, Gard)

- Compilation des données archéo-anthropologiques, acquisition de données génomiques, datations et modélisations bayésiennes
- 42 pétreux échantillonnés, données génomiques pour 37 individus (~50% du NMI)
- 27 échantillons datés
- 34 individus néolithiques ~3 700 – 2 800 BCE et trois individus Bronze moyen et Bronze final

Groupe Néolithique :

- Variabilité génétique néolithiques d'Europe occidentale, deux outliers : composante génétique additionnelle « néolithique Iran » ?

- Recrutement majorité d'hommes
- Prépondérance lignée paternelle G2a2, seule représentée chez proches parents : patrilinéarité
- Recrutement en partie basé sur apparentement biologique, inclusion individus féminins dans système de filiation ?

- Première phase d'utilisation sépulture collective Néolithique Récent (C4b, pré-Ferrières) incluant en majorité des hommes, diverses lignées paternelles
- Seconde phase d'utilisation Néolithique Final (C4a, Ferrières) : lignée paternelle G2 majoritaire
- Absence de hiatus identifiable entre les phases.

Chapter highlights

The Aven de la Boucle sepulchral cavity (Corconne, Gard)

- Compilation of archaeo-anthropological data, genomic data, datations and bayesian modelling
- 42 petrous bones sampled, genomic data for 37 individuals (~50% of MNI)
- 27 samples directly dated
- 34 neolithic individuals ~3,700 – 2,800 BCE and three middle and late Bronze Age individuals

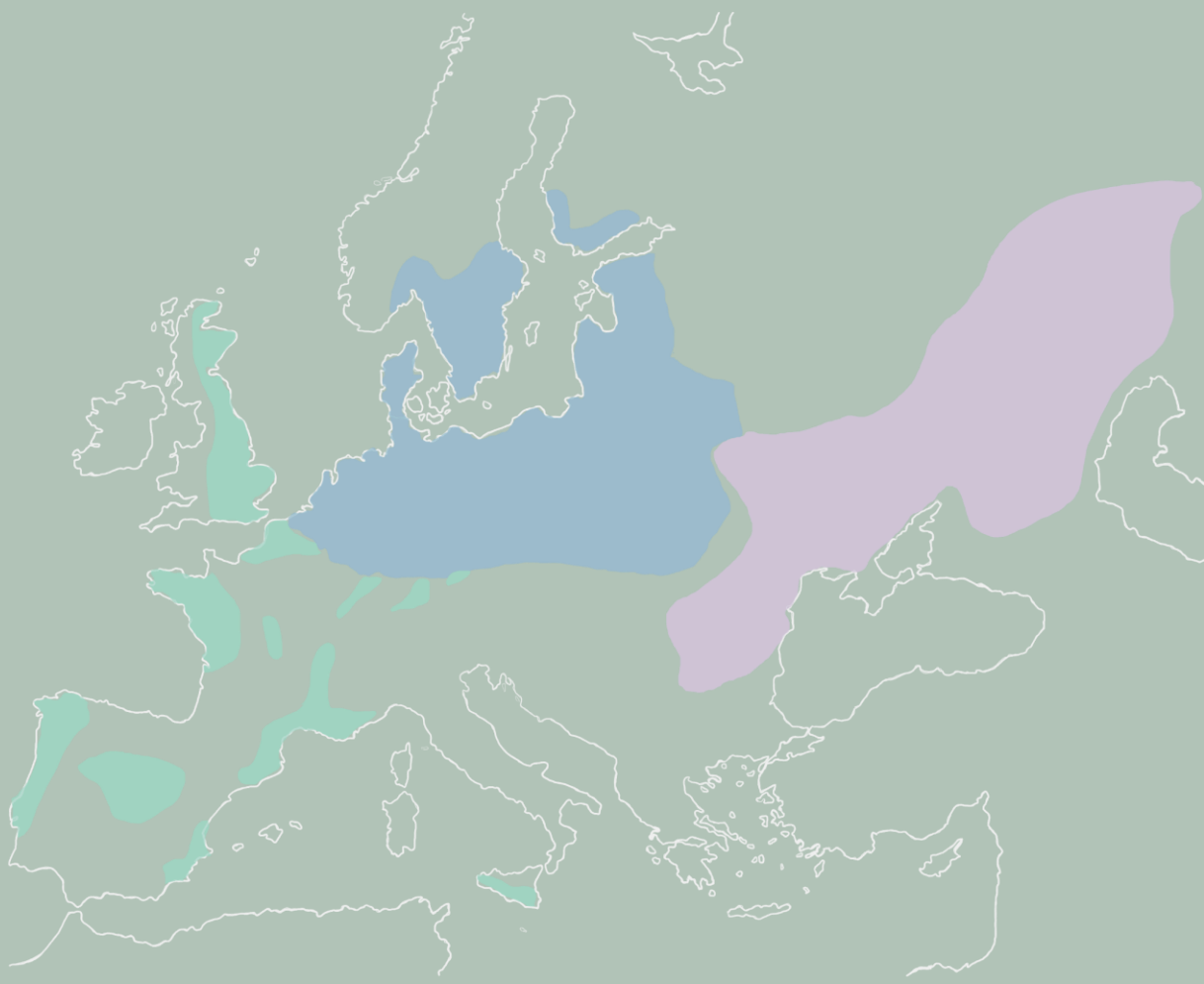
Neolithic group :

- Falls in the variability of Western Europe Neolithic groups, two outliers: additional "Iran Neolithic" genetic ancestry?

- Selection of male individuals
- Preponderance of G2a2 paternal lineage, the only one represented among related individuals: patrilinearity
- Funerary selection, partially based on biological relatedness, inclusion of female individuals in the filiation system ?

- First phase of collective burial during "Recent Neolithic" (C4b, pre-Ferrières): majority of male subjects characterized by more diversity in paternal lineages
- Second phase during Late Neolithic (C4a, Ferrières): G2 lineage largely dominant
- No identifiable hiatus separating both phases.

Chapitre 3 - Caractérisation génomique des populations du Languedoc à l'Âge du Bronze



I. Problématiques et objectifs de l'étude

Au cours du IIIe millénaire, la phase de transition entre le Néolithique Final et l'Âge du Bronze coïncide avec d'importantes transformations culturelles et voit notamment l'émergence de trois entités culturelles extensives entre les steppes ponto-caspiennes et la façade atlantique : les groupes pasteurs nomades Yamnaya, les groupes associés à la culture Cordée et les groupes liés à la culture Campaniforme (Guilaine, 2004, 2018c, 2019 & 2022 ; Vander Linden, 2006 ; Lemercier 2018 & 2020 ; Furholt, 2018, 2019, 2020 & 2021 ; Heyd *et al.*, 2021). De nombreux travaux ont cherché à caractériser les moteurs de ces transformations culturelles, en discutant du degré d'implication de la mobilité humaine, des migrations et des interactions biologiques entre groupes humains. Ces débats ont été alimenté par la multiplication récente des études en ADN ancien, mettant en perspective les transformations du IIIe millénaire avant notre ère avec de profonds changements des dynamiques démographiques des communautés protohistoriques (Brandt *et al.*, 2013 ; Lazaridis *et al.*, 2014 ; Allentoft *et al.*, 2015 ; Haak *et al.*, 2015 ; Matthieson *et al.*, 2015).

Dans ce cadre, la mobilité des groupes humains est notamment illustrée par la diffusion à travers l'Europe d'une composante génétique dérivée des populations des steppes pontiques, absente des groupes néolithiques d'Europe occidentale précédents (Haak *et al.*, 2015 ; Allentoft *et al.*, 2015 ; Olalde *et al.*, 2018 ; Furtwängler *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Scorrano *et al.*, 2021).

Au niveau génomique, la documentation des groupes de la fin du Néolithique et de l'Âge du Bronze peuplant le territoire de la France actuelle a été amorcée récemment et revêt un caractère assez disparate, à la fois en terme de représentation spatiale et de distribution chronologique.

Cinq études principales réalisées au cours des dernières années totalisent l'ensemble des données génomiques acquises actuellement pour ces groupes, représentant une cinquantaine d'individus (Figure 48 ; Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Patterson *et al.*, 2022 ; Fischer *et al.*, 2022). Ceci contraste avec la densité croissante de documentation génomique des groupes néolithiques pour les mêmes régions. Par ailleurs, ces données sont circonscrites à un intervalle chronologique relativement réduit couvrant principalement la transition entre le Néolithique final et le Bronze ancien (~2 500 -2 000 cal BCE ; Figure 48).

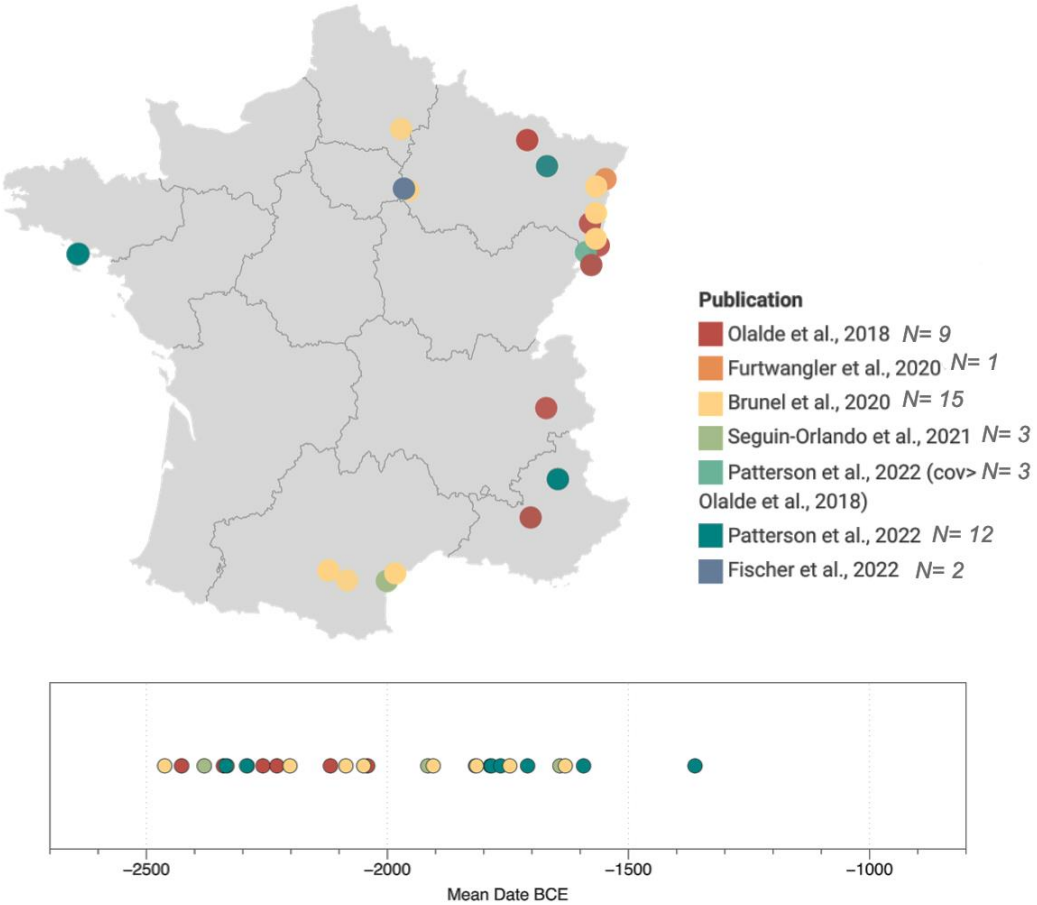


Figure 48 : Distribution chronologique et géographique des échantillons publiés pour les groupes humains de l'Âge du Bronze (2 500-800 cal BCE) sur le territoire de la France actuelle (état de la recherche en mars 2023 ; les trois génomes publiés dans Patterson et al., 2022 correspondent à un nouveau séquençage de données publiés dans Olalde et al., 2018 avec une meilleure couverture).

Les résultats présentés dans ce chapitre permettent d'ouvrir une première discussion sur l'évolution de la structure génétique des communautés du sud de la France entre le Néolithique final et l'Âge du Bronze final grâce à l'analyse des données génomiques acquises pour 25 individus répartis au sein de cinq sites de la région Occitanie. Nous présentons également les données préliminaires de conservation de l'ADN pour 16 individus provenant des sites de Mitra (Mitra 2 et Mitra 3, Gard) et Redessan (Cureboussot, Gard), pour lesquels 14 échantillons sont en cours d'analyses génomiques.

Nous chercherons ainsi à documenter la structure génétique des groupes du Languedoc et comparer les affinités génétiques entre individus du sud de la France et des autres régions du territoire, afin de tenter de mettre en évidence des indices de mobilité individuelle. Le corpus traité dans ce chapitre, bien que préliminaire, nous permettra également de documenter l'impact

des mouvements de populations du IIIe millénaire sur l'ancestralité génétique des groupes du sud de la France. En effet, à l'échelle de l'Europe, des modes d'interaction très variables entre les groupes migrants et les groupes locaux ont été mis en évidence. Une introgression très progressive de la composante génétique des steppes dans certaines régions a ainsi été notée, plus particulièrement dans le sud-ouest de l'Europe, au sein de la péninsule Ibérique et en Sardaigne notamment (Olalde *et al.*, 2018 & 2019 ; Marcus *et al.*, 2020 ; Fernandes *et al.*, 2020). Les données récemment acquises concernant les groupes du territoire de la France actuelle tendent également à illustrer un gradient nord-sud au niveau de l'impact génétique de ces mouvements de populations (Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Patterson *et al.*, 2022). Notre corpus augmente ainsi significativement le nombre de données permettant d'étudier plus précisément la distribution des niveaux d'ancestralité génétique des steppes au sein du territoire français tant sur le plan régional que chronologique.

Nous abordons enfin l'apport des données génomiques à la documentation des pratiques mortuaires dans l'occupation de Quinquiris à Castelnaudary (Aude, resp A. Alcantara). Ce site a, en effet, livré des structures plurielles illustrant des pratiques originales dans la variabilité du paysage mortuaire documentée pour l'Âge du Bronze dans la moitié sud de la France.

Nous présentons ce chapitre sous la forme d'un article préliminaire. Nous envisageons la compilation de ces premiers résultats avec d'autres données génomiques issues de sites archéologiques des régions Occitanie et Nouvelle-Aquitaine actuellement en cours d'acquisition dans le cadre du projet ANR LINK (coord. Mélanie Pruvost). La compilation de ces données et leur publication est envisagée au cours de l'année 2024. Les notices des sites traités dans ce chapitre sont disponibles dans la partie Matériel et Méthodes de l'article. Des informations et figures complémentaires sont disponibles dans la partie correspondante des annexes (Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3). Les tables appelées dans le chapitre, présentant les résultats des analyses menées, sont téléchargeables grâce au lien suivant : https://www.dropbox.com/sh/hlw0ovjmxmcdykv/AABonJHlWJyvPU2v_dvdBJ0Ma?dl=0

II. Unveiling genetic ancestry shifts and cultural dynamics of Bronze Age groups in southern France with ancient DNA

Authors

Ana Arzelier [1, †*], Harmony De Belvalet [1], Marie-Hélène Pemonge [1], Aurélien Alcantara [2], Henri Duday[1], Muriel Gandelin [3,4], Jean Guilaine [5], Florent Mazière[3], Marie-France Deguilloux [1*] and Mélanie Pruvost [1*]

[1] *Université de Bordeaux, CNRS, De la Préhistoire à l'Actuel : Culture, Environnement et Anthropologie (PACEA UMR 5199), 33615 Pessac Cedex, France*

[2] *Centre d'archéologie préventive de Bordeaux Métropole – UMR 5607 Ausonius, membre associé*

[3] *Institut National de Recherches Archéologiques Préventives (INRAP), Cedex 14, 75685 Paris, France*

[4] *Université de Toulouse II, CNRS, Travaux et Recherches Archéologiques sur les Cultures, les Espaces et les Sociétés (TRACES UMR 5608), 31058 Toulouse, France*

[5] *Collège de France, Cedex 05, 75231 Paris, France*

Introduction

The onset of the Bronze Age period in Western Europe has been the focus of long-standing debates related to the social and biological changes laying out the basis for the transition from the Neolithic communities and the rise of Copper and Bronze Age societies.

Although the chronological boundaries vary between regions and cultural backgrounds, the IIIrd millennium BCE is traditionally associated to this deeply transformative transition with the development of major cultural units including the Bell Beaker, Corded Ware, Yamnaya and Globular Amphora cultures (Furholt, 2018, 2019, 2020 & 2021).

Within the last ten years, the increasing documentation brought by ancient DNA studies called attention to the implication of human mobility, migrations, and biological interactions, into the population history and cultural dynamics of protohistoric European communities (Brandt *et al.* 2013 & 2015 ; Haak *et al.*, 2015 ; Allentoft *et al.*, 2015 ; Szécsényi-Nagy *et al.*, 2017 ; Damgaard *et al.* 2018 ; Olalde *et al.*, 2018 & 2019). The spread of the genetic ancestry derived from Pontic steppe herders in Western European populations have been discussed in relation to these cultural transformations and movements of people (Haak *et al.*, 2015; Olalde *et al.*, 2018; Furtwängler *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Scorrano *et al.*, 2021). In this context of human groups dispersal, recent studies revealed highly variable modes of interactions between incoming and local groups across Europe, with a very gradual introgression of Yamnaya-like genetic component in some regions, and more specifically South-western Europe (Olalde *et al*., 2018 & 2019; Brunel *et al*., 2020; Seguin-Orlando *et al*., 2021).

In France, the end of the Neolithic period coincides with the expansion of the Bell Beaker complex, defined by assemblages of artefacts including eponymous bell-shaped pots used as

eating or drinking vessels, copper daggers and spears, archery equipment such as arrowheads, wrist guards and elements of personal adornments (Guilaine, 2004, 2018, 2019 & 2022; Vander Linden, 2006, 2007 & 2016; Lemercier, 2007; Lemercier *et al.*, 2014; Fokkens *et al.,* 2012; Fowler *et al*., 2015; Olalde *et al.*, 2018). The roots and modes of diffusion of the Beaker complex are still debated (Jeunesse, 2015; Olalde *et al.*, 2018). Ancient radiocarbon dates associated to Bell-Beaker contexts originate both from the Atlantic façade in Lower Estremadura, Portugal and Eastern France in the Alsace region between 2,700-2,600 BCE (Cardoso, 2014; Salanova & Tcheremissinoff, 2011). In Mediterranean France, the "Bell Beaker phenomenon" corresponds to a demographical and cultural turning point, divided into three phases: a phase of diffusion, a phase of regionalization and a late phase marking the transition to the Bronze Age. The expansion of Beaker-associated elements becomes widespread across Western Europe by 2,300 cal BCE, which is classically defined in France as the starting point of the upcoming Bronze Age period, extending to 800 BCE (Lemercier, 2018; Lachenal, 2022).

Within the Languedoc region in Southern France, the Bronze Age period comprises three stages covering approximately 1500 years: the Early Bronze Age (EBA, 2,200-1,600 BCE), the Middle Bronze Age (MBA, 1,600-1,300 BCE) and the Late Bronze Age (LBA, 1,300-800 BCE) (Lachenal, 2022). With respect to funerary practices, the use of collective burials is widespread in Southern France during the IVth and IIIrd millennium BCE and lasts up to the end of the IInd millennium BCE and the Early Bronze Age around 1,800-1,700 BCE (Sauzade & Schmitt, 2020). The transition between Late Neolithic and Early Bronze Age corresponds to a breaking point in sepulchral modes as it marks a shift to the predominant use of individual burials.

In this context, the funerary practices of Southern France embody a variety of expressions, some of which stem from traditions inherited from the Neolithic period. Both primary and secondary inhumation practices are attested in diverse environments such as natural cavities or architectural structures like dolmens or burial mounts, often re-used - probably in different ways - from previous periods of occupation. From the Early Bronze Age period, single or double burials in large burial chests, often enclosed in a superstructure constitute another prominent funerary component. The utilization of inhumation appears to coexist with cremation, which becomes predominant towards the end of the Bronze Age (Dedet & Mazière, 2016).

Within the frame of paleogenomics, France has been the recent focus of several studies that significantly increased the documentation of the dynamics and mobility of protohistoric groups (Neolithic, Bronze Age and Iron Age) but also brought to light precious information regarding

social structures and funerary practices (Rivollat *et al.*, 2022; Fischer *et al.*, 2022; Arzelier *et al.*, 2022).

Yet, a limited number of Bronze Age individuals were reported on the genomic scale for modern-day France territory (n = 43; Olalde *et al.*, 2018; Brunel *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Fischer *et al.*, 2022; Patterson *et al.*, 2022). Indeed, human remains from the Early and Middle Bronze Age are quantitatively rare compared to the Neolithic period, and from the Final Bronze Age onwards, the practice of cremation is widespread. Fewer individuals are therefore available for the Bronze Age than for the Neolithic. Furthermore, studies mainly addressed the Neolithic to Bronze Age transition, therefore the period of approximately 1,500 years corresponding to the extent of the french Bronze Age remain scarcely documented, with a striking lack of local or regional focus. This deficient regional documentation is even more frustrating since previous observations tended to illustrate differences in ancestries and notably in levels of steppe-related component between communities and regions. Data in hand for southwestern European communities illustrate that admixture between groups carrying Neolithic vs steppe-related ancestry had a lower impact in Iberia and Southern France, were Yamnaya-like component appeared later and in lower levels, contrasting with the population dynamics reported in other European regions (Olalde *et al.*, 2018; Brunel *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Fischer *et al.*, 2022).

To address this, we report 25 individuals originating from four archeological sites in Southern France analyzed on the genomic scale. These individuals are distributed throughout the Bronze Age period, which will allow discussing the evolution of the genetic structure of Southern France communities between the Late Neolithic and Late Bronze Age. Compiling the data to the available genomes for the French territory, we also aim to investigate the Bronze Age transition in Southern France, focusing on the source and admixture processes of steppe-related ancestry within the local gene pool and possible gene flow between regions. We therefore aim to examine the articulation of the cultural evolutions documented by the material culture with the introgression of new genetic ancestry.

The dataset presented in this study originates from various archaeological context and represents different types of mortuary practices attested in Southern France, including Dolmens and megalithic structures (Dolmen des Peirières, N=5; Dolmen des Fades, N=2), sepulchral caves (Aven de la Boucle, N=3) and mortuary pits (Quinquiris, N=15).

Compiling our dataset with genomes reported in Brunel *et al.* (2020), data was recovered for a total of 17 individuals originating from the mortuary pits of Quinquiris (Castelnaudary, Aude). This type of deposit is still poorly documented and represents an exceptional opportunity to discuss these original mortuary structures during the Bronze Age in the Languedoc region and

for instance address the question of the selection and social structure of the communities involved in this type of practices.

Results

Dataset overview and archaeological sites

In this study, we report genome wide data (1240k SNPS) and low coverage genomes for 25 individuals covering a timespan of ~1,800 years, ranging from the Late Neolithic (2,500 cal BCE) to the Late Bronze Age (1,000 cal BCE) (Figure 1, Table 1, 2, 3).

A total of 91 samples originating from eight sites in Southern France were initially screened via shallow shotgun sequencing in order to assess the preservation of endogenous DNA, read length and post mortem deamination patterns consistent with ancient origin (Table 2, Materials and Methods). As a result of this first quality assessment, 15 libraries were selected for shotgun sequencing (52.421-12.653% endogenous DNA, Table 2) and a first round of 12 libraries (4.804- 0.447% endogenous DNA, Table 2) was selected for hybridization capture for 1.2 million SNPS (1240k SNP capture; Mathieson *et al.*, 2018; myBaits Expert Human Affinities kit). Libraries were processed through standard pipeline to assess data quality (EAGER, Table 2, Materials and Methods). We kept 26 libraries displaying sufficient complexity and satisfying coverage (partial genomes between 0.07 and 0.27x, capture data between 0.05 and 3x ; QUIN7039-1 excluded from downstream analysis). Genetic sex was determined, allowing the identification of 16 male individuals and ten female individuals (Skoglund *et al.*, 2013, Table 4). We controlled damage patterns consistent with ancient origin and quantified contamination rates at the autosomal level in male individuals, applying a ~5% cutoff one sample was excluded from this study (Vallabrix, Table 5).

We kept a final dataset consisting of 25 individuals and merged newly typed data with previously reported ancient and modern individuals on the HO and 1240k panels respectively (Table 1 ; Mathieson *et al.*, 2015). We performed uniparental markers attribution and explored biological relatedness patterns on a dataset combining our 25 newly typed individuals and four individuals previously reported in Brunel *et al.* (2020) originating from les Peirières (N=2) and Quinquiris (N=2) (Materials and Methods, Table 6, 7 & 8, Figure 1). We first explored the data conducting a Principal Component Analysis (PCA on a subset of overlapping variants – Human origins [HO] panel; Patterson *et al.*, 2012; Materials and Methods, Figure 1). Following this, we analysed the genetic affinities and levels of ancestral components among ancient individuals using qpWave, f-statistics, qpAdm, and DATES (Patterson *et al.*, 2012; Narasimhan *et al.*, 2019; Harney *et al.*, 2021; Chintalapati *et al.*, 2022; ADMIXTOOLS ; Materials and Methods, Table 9, 10, 11, 12, 13, 14). We used HapROH, in order to examine and quantify runs of homozygosity signaling inbreeding and/or potential limitations of the effective population's size

among Late Neolithic and Bronze Age individuals from France (Ringbauer *et al.*, 2021; Table 15; Materials and Methods). We also report direct 14C dates for ten individuals, with dates ranging from ~2,500 BCE to ~1,000 BCE (Figure 1B, Table 1 & 3).

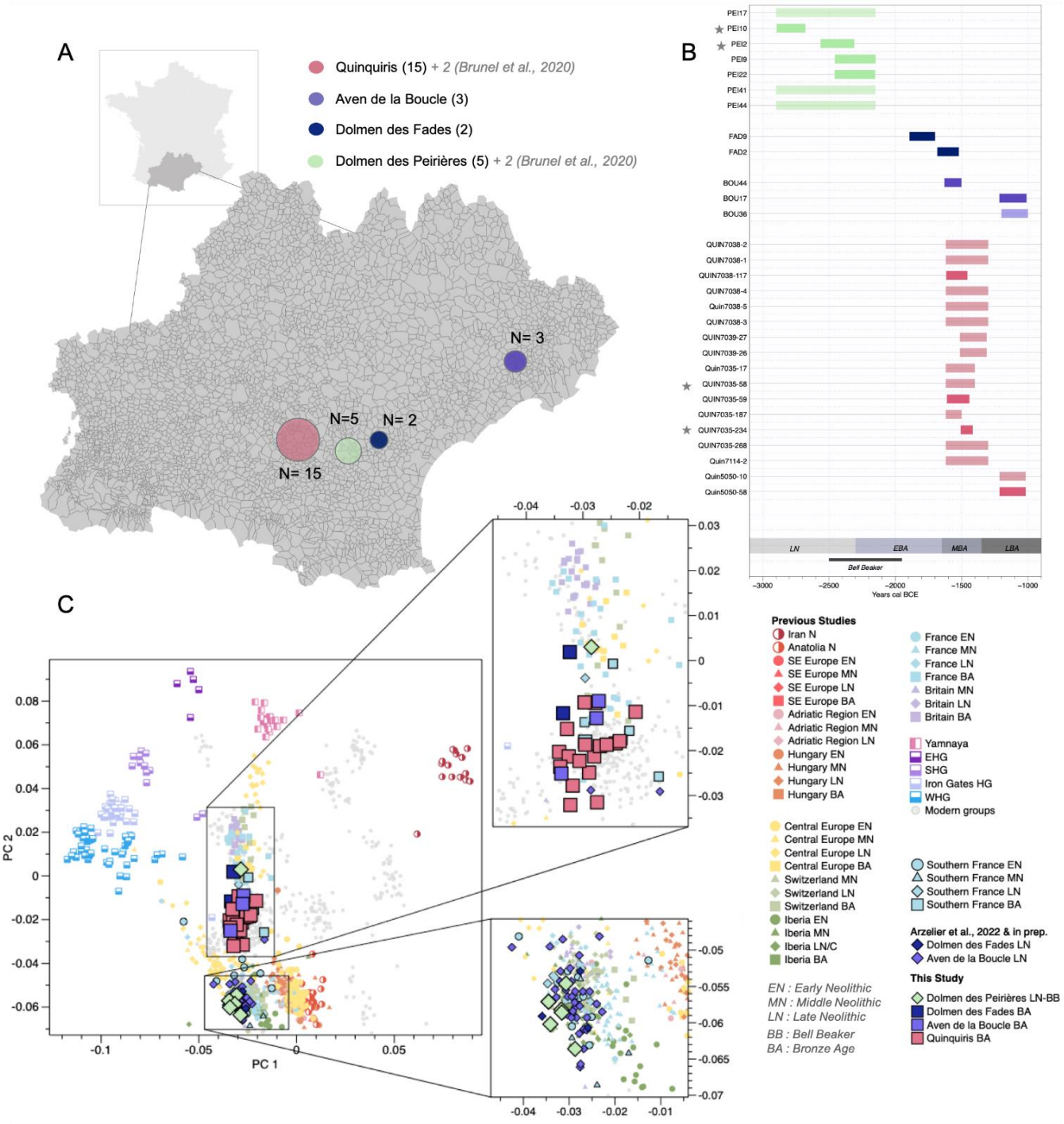
During the Bronze Age period, which preceded the generalized practice of cremation, several types of burial location appear to coexist. The deceased were, for a large majority, discovered regionally within cavities and rock shelters or within the vicinity of megalithic structures, which had often been constructed and used during previous periods. Lithic chest tombs also represent one of the most characteristic burial modes associated to the Bell Beaker and Early Bronze period. The practice of single or plural inhumation within a pit represents another category of mortuary behavior recorded in Southern-France. However, the documentation of this practice is spread over a small number of sites (Dedet & Mazière, 2016). The dataset discussed in this study therefore encompasses various contexts reflecting the variability of Late Neolithic and Bronze Age mortuary practices reported in this region.

Several individuals originate from re-used collective graves including Dolmens (Dolmen des Peirières, N=5; Dolmen des Fades, N=2) and sepulchral cavities (Aven de la Boucle, N=3). Interestingly, the Peirières dolmen illustrates the reutilization of a collective burial on a relatively short time scale that is potentially associated with the arrival of a distinct group. The initial implantation of this dolmen is thought to be related to Late Neolithic (LN) groups associated to the local Vérazien cultural background. However, the monument went through deeply transformative changes at a later stage: the architecture of the dolmen was completely rearranged to install a “house of the dead” and the original funerary deposits were removed, while bodies were still in the process of decomposition. It has been hypothesized that these changes are connected to a Bell Beaker occupation identified on the site (Duday, 2009; Duday *et al.*, 2011).

Additionally, within this dataset the individuals originating from Quinquiris (N=15, Castelnaudary, Aude) illustrate an atypical type of mortuary deposit that is still poorly documented: simple or plural pit deposits associated with fauna deposits (Alcantara *et al.*, 2015; Peake & Delattre, 2018). These pit structures have been identified in six sites within the Occitanie region between the Early and Late Bronze Age (Dedet & Mazière, 2016; Lachenal *et al.*, 2017). The pits are generally circular or oval-shaped with a flat bottom and vary between 1.2 and 1.8 in diameter. Despite the limited number of sites, the few examples available within the archaeological record highlight that these structures can house various types of deposits,

including single and plural deposits. The individuals targeted for aDNA analysis at Quinquiris were recovered from five plural mortuary pits dating from Middle to early Late Bronze Age.

Figure 1: Dataset overview A) Location and distribution per site of 25 newly reported samples



within the Occitanie region B) Temporal distribution of samples per site: direct dates are represented by full colors, contextual dates are represented by faded colors (samples previously reported in Brunel et al., 2020 are listed in the upper panel and marked by a grey star). C) Principal Component Analysis of ancient individuals projected onto the genomic variation of modern Western Eurasia individuals.

Genetic ancestry and population structure of Southern France groups throughout the Bronze Age

We examined the frequency of uniparental markers lineages among the individuals constituting our dataset combined with four genomes published in Brunel *et al.*, 2020 originating from Quinquiris and Les Peirières. Regarding mitochondrial DNA lineages, individuals carry haplogroups K (N=10), H (N=8), J1c (N=3), HV (N=2), U5 (N=1), T2b (N=1) and X2b (N=1) (Table 1 & 6). Among the 16 male individuals, a majority carries haplogroup R1b1a1b (N=12 ; 76.4%). Among the five Late Neolithic / Bell Beaker associated male individuals originating from the Peirières, haplogroup G2a2b2b1a1 (N=2) and I2a1b1b (N=2) were also identified (Brunel *et al.*, 2020, Table 7). We conducted a Principal Component Analysis (PCA) in order to explore our dataset qualitatively by projecting both newly reported and previously published ancient genomes onto the genetic distribution of a set of 59 modern populations from Eurasia compiled in the HO dataset (Human origins (HO) panel; Patterson *et al.*, 2012, Figure 1C).

Late Neolithic samples from the Peirières dolmen cluster with individuals reported from Late Neolithic contexts and fall within the distribution of South Western Europe (pre-steppe ancestry). A notable exception to this distribution is individual PEI17, clearly shifted towards the variability of Bell Beaker and Bronze Age groups from Western Europe (Figure 1C).

All Bronze Age individuals from Quinquiris, Les Fades and the Aven de la Boucle fall within the current distribution of BA samples from France, and more specifically, newly reported samples from the Occitanie region cluster with samples originating from Southern France (Saint-Eugène, Le Pirou, Brunel *et al.*, 2020; Grotte des Tortues, Grotte Basse de la Vigne Perdue, Seguin-Orlando *et al.*, 2021). As previously identified, these observations signal a tendency regarding the connection between the genetic distribution of Bronze Age groups and their latitudinal position, as samples originating from the northern regions of France (Paris Basin, Champagne, Eastern France) are shifted towards higher values on PC2 variation (Brunel *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Fischer *et al.*, 2022).

To test the cladality of Late Neolithic and Bronze Age individuals from France, we conducted qpWave analyses. We iterated the test between individuals forming a subset of 74 individuals from France dated between 2,800 and 1,000 BCE. The results are concordant with the genetic turnover reported at the beginning of the Bronze Age period in Western Europe and the clustering of the individuals follows the distribution and levels of affinities to steppe populations observed on the PCA (Table 9, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D8). Late Neolithic individuals from Les Peirières form a clade with contemporaneous Late Neolithic individuals from the Fades Dolmen (FAD; Arzelier *et al.*, 2022; Partie 4, Chapitre 1), Grotte des Tortues (TORT; Seguin-Orlando *et al.*, 2021) and Grotte Basse de la Vigne Perdue (lacking steppe-

related ancestry, GBVP; Seguin-Orlando *et al.*, 2021). Individual PEI17 forms a clade with Early to Late Bronze Age individuals from France as well as with Bell Beaker associated individuals originating from Northern France and displays significant differentiation with other individuals from Les Peirières and Late Neolithic Southern France. Bell Beaker associated individuals from Northern (CBV95; Brunel *et al.*, 2020) and Eastern France also highlight a discontinuity with Late Neolithic originating from Southern France (Table 9, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D8). Interestingly, Bell Beaker-associated individuals from North-Eastern France also form a clade with later EBA individuals originating from Eastern France (Brunel *et al.*, 2020).

Throughout the Bronze Age periods, the qpWave analysis further highlights no significant differentiation between individuals from Southern France, Eastern France (Alsace), Western France (Morbihan) and the Paris Basin (~2,500-800 BCE; Table 9, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D8). Additionally, one individual displays a notable differentiation with respect to both Late Neolithic and Bronze Age groups from France: I10345 (Bell Beaker associated with high EEF ancestry from Villard Dolmen, Patterson *et al.*, 2022). The outlier status of this individual is further highlighted by the similarity matrix constructed from the results of pair-wise f3-statistics of the form f3(Mbuti; ind1, ind2) (Table 10, Materials and Methods, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D9).

We explored the substructure of Late Neolithic and Bronze Age groups and aimed to trace affinities to the steppe-related component, with f-statistics. First, we conducted outgroup-f3 statistics of the form f3(Mbuti; Test, Source2), where Test represents LN and BA individuals from different regions in France and Source 2 represents either one of three ancestral component (Yamnaya_samara ; Anatolia_N ; European_HG). From the regional perspective, French Bell Beaker associated and EBA groups from Northern and Eastern France appear to be characterized by overall higher affinities towards steppe-related ancestry than Late Neolithic and Bronze Age individuals originating from Southern France (Table 10, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D10).

To further explore the genetic drift observed between Late Neolithic and Early Bronze Age in France we conducted f4-statistics of the form f4(Anatolia_Neolithic, Test; Yamnaya_Samara, Mbuti) where test represent different individuals originating from France covering a transect between ~3,000 and 800 BCE (Table 11, Figure 2C). As Late Neolithic individuals display higher and non-significant f4-values, results highlight a distinct shift to negative f4-values around 2,500 BCE signaling a shared genetic drift.

On this dataset compiling our data with previously reported genotypes originating from France, we also traced the evolution of Y-chromosome lineages frequencies between the IIIrd

millennium BCE and the IXth century BCE. The data in hand emphasizes a clear Y-chromosome lineage turnover during the second half of the IIIrd millennium BCE (Figure 2). This mirrors the evolution of genetic ancestry and the contribution of steppe-related component in Western Europe and the results of f4 statistics (Figure 2C).

We performed qpAdm analyses to model ancestry proportions and assess the evolution of ancestral components between Late Neolithic and Bronze Age in France (Table 12, Table 13, Figure 2A, 2B, 2D). We modelled LN and BA individuals from France, Iberia, Switzerland and Central Europe as a three way mixture of Yamnaya Samara, Anatolia Neolithic and European HG (Model 1, Table 12, Figure 2D). Results overall highlight the previously reported north-south gradient in the distribution of steppe-related ancestry. The lowest proportions of steppe-related ancestry are observed for the Iberian Peninsula, and among Bronze Age individuals originating from Southern France, mirroring the distribution of individuals on the PCA plot and results of f-statistics (Figure 2D, Table 10, Materials and Methods, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D10).

In order to discuss the arrival of the steppe-related component and the evolution in ancestry proportions at the regional scale, we also modelled LN and BA individuals from France using France MN as a local source and Yamnaya-Samara as a proxy for steppe-related component (Model 2, Table 13, Figure 2A). From 2,500 BCE, which corresponds to the early stages of the Bell Beaker period in France, we observe a genetic turnover as previously mentioned, both represented in levels of genetic ancestry, Y-chromosome haplogroup frequencies and results of f-statistics (Figure 2, Table 11, 13). Around this chronological turning point, some heterogeneity is visible between regions.

At this time, the impact of the diffusion of this genetic ancestry appears more heterogeneous in the South of France. Indeed, a greater diversity is observed both in Y-chromosome lineages frequencies and levels of steppe-related genetic legacy, including the absence or very limited proportions of steppe-related ancestry in some individuals in Southern France (Figure 2A, 2C). Indeed, scholars have debated the contributions of female and male individuals in the genetic turnover of the IIIrd millennium BCE. Recent studies have suggested that the diffusion of steppe-related ancestry into Central Europe was mostly driven by males, specifically within groups attributed to the Corded Wave culture (Scorrano *et al*., 2021). On the scale of the French territory, available data highlight higher proportions of steppe-related ancestry for male individual between 2,500 and 2,000 BCE and more specifically of bell-beaker associated male individuals from eastern France (Figure 2A). However, the imbalanced representation between male and female genotyped individuals within this time transect might also be a bias to consider (Table 1, Figure2A, Figure 2C). To address the question of potential sex bias in the

diffusion of steppe-related ancestry in western Europe, we conducted f3 statistics of the form f3-autosomes (Mbuti; Yamnaya-Samara, Test) and f3-Xchromosome (Mbuti; Yamnaya-Samara, Test), where test iterates over individuals associated to Bell Beaker, Corded Ware and Bronze Age groups from France, Germany, Switzerland and Iberia (Materials and Methods, Table 10, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D13). Although this test provided large standard errors, the results could be consistent with what has been previously described for Corded Ware and Bell Beaker groups from Central Europe and North-Estern France, displaying highter f3 values on the autosomes, which could indicate an extent of male-biased admixture (Table 10, Figure D13; Scorrano *et al*., 2021). Conversely, individuals originating from Southern France, both belonging to Bell-Beaker-associated and Bronze Age contexts, display more variability and a profile similar to Bronze Age individuals from the Iberian Peninsula (Table 10, Figure D13). However, we have to acknowledge the important values of standard errors, which prevent us from drawing further conclusions from these results.

Regarding the levels of steppe-related ancestry and the results of qpAdm modelling within the French territory, from 2,000 BCE and onwards, less heterogeneity is observed as individuals from northern and southern France carry various amounts of steppe-related ancestry (~60-30%). Regionally, we can also note that, as previously reported, Southern France BA individuals overall carry lower proportions of steppe-related ancestry compared to Northern France (Figure 2B, Fischer *et al.*, 2022).

We found that providing satisfying estimations of the timing of admixture events to trace the arrival of steppe-related ancestry was impeded by several factors, including the disparate representation of directly dated individuals and the proxy used for steppe-related component, i.e. Yamnaya-Samara, which might have contributed to producing aberrant estimations (Table 14). Further exploration of this aspect will be necessary to examine and clarify the temporal and spatial framework of steppe-related ancestry diffusion in South-Western Europe through this dataset.

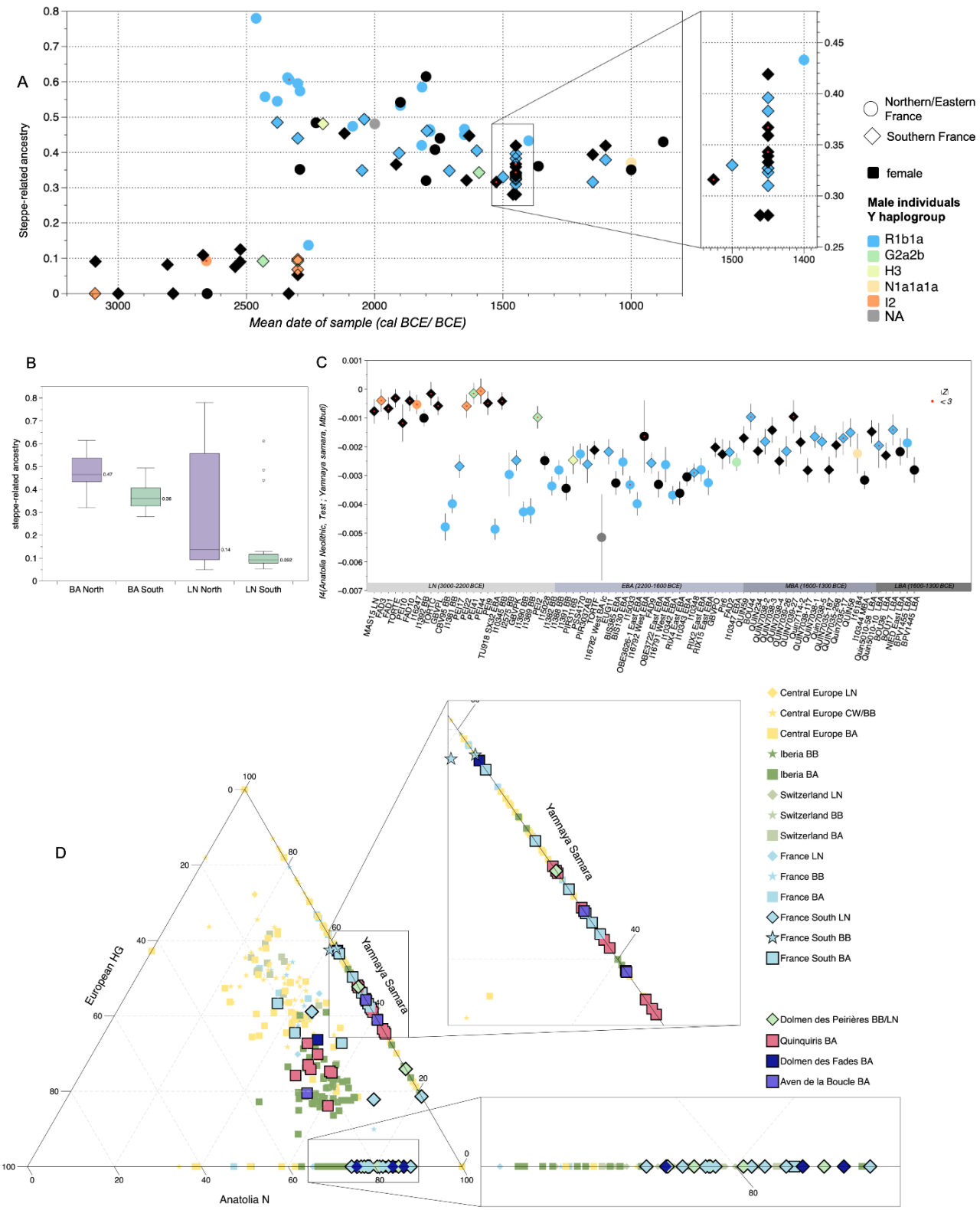


Figure 2: Ancestry levels in Bronze Age individuals from France and Western Europe A) Late Neolithic and Bronze Age individuals from France modelled as a two-way mixture of France MN and Yamnaya Samara, this plot shows the evolution of Y-chromosome lineages. B) Comparison of qpAdm values for individuals modelled in A, between Late Neolithic (3,000-2,200 BCE) and Bronze Age (2,200-800 BCE) and between Northern and Southern France (Model 2, Table 13). C) f4-statistics of the form f4(Anatolia Neolithic, Test; Yamnaya Samara, Mbuti) showing the evolution of affinities to Yamnaya_Samara related to the arrival of steppe component between Late Neolithic and Bronze Age in France, legend identical to A) (Table 11). D) Triangle plot of qpAdm values modelling Western European individuals from Late Neolithic and Bronze Age as a three-way mixture of Anatolia Neolithic, Yamnaya Samara and European HG components (Model 1, Table 12).

Insights into the practices of a Bronze Age mortuary occupation

Quinquiris was excavated in 2012 and is located near Castelnaudary in Southern France (Aude) within the Lauragais plain. The site revealed numerous hollow structures illustrating that this sector was used from the Late Neolithic to Antiquity. Bronze Age mortuary structures mainly originate from two specific sectors also comprising Bronze Age domestic structures, (sector 5 and 7). Within sector 7, four pits attributed to the Early/Middle Bronze Age occupation (1,860-1,130 cal BCE) revealed striking examples of plural treatments of the deceased accompanied by animal deposits. The atypical aspect of these deposits makes this site of particular interest and the genomic data retrieved allowed us to discuss the biological identity of the deceased and document the mortuary practices of this Early-Middle Bronze Age community (Alcantara *et al.*, 2015; Dedet & Mazière, 2016; Lachenal *et al*., 2017; Peake & Delattre, 2018).

The five plural mortuary pits excavated at Quinquiris revealed a minimum number of 33 individuals, comprising adults (54.5%) and immature individuals (45.5% ; Table 1, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Table D1).

We compiled newly sequenced data and low coverage genomes reported in Brunel *et al.* 2020 (N=2, QUIN234, QUIN58) totalizing 17 individuals analyzed from the Quinquiris mortuary structures. Among this corpus, 15 individuals originate from four pits located within sector seven, used during Early/Middle Bronze Age (SP7035, N=6, SP7038, N=6, SP7039, N=2, SP7114, N=1, 1,600-1,300 BCE; Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D1-D4). Two additional individuals originating from a pit located in sector five were also analyzed (SP5010, 1,200-1,000 BCE; Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D5).

Owing to the poor preservation of bone materials and given the representation of immature individuals, the anthropological observations could not provide sufficient arguments regarding the differential representation between male and female individuals within the mortuary occupation. The analysis of genetic sex highlighted the presence of ten female individuals and seven male individuals, both sexes are represented within each pit, although we can note that only one female individual was successfully analyzed for SP7114. This underlines that no specific selection based on biological sex is detectable both within the mortuary grounds and within the pits (Figure 3).

The analysis of uniparentally inherited markers highlighted that all males carry the Y-chromosome lineage R1b1a whereas more diversity is observed in mitochondrial lineages (Table 6 & 7). This signal is frequent among protohistoric groups and often put in perspective to the practice of female exogamy (patrilocal matrimonial and residence system, Racimo *et al.*, 2020; Villalba-Mouco *et al.*, 2021; Rivollat *et al.*, 2022).

It is also interesting to note that within pit SP7035, all six individuals analyzed carry different mitochondrial haplogroups, this contrasts with pit SP7038, in which four individuals share mitochondrial lineage K2b1 (Figure 3D).

We conducted biological relatedness analysis and examined Runs of Homozygocity (ROH) on all 17 individuals reported from Quinquiris (Material and Methods). We found no individuals presenting particularly long ROH, which would indicate that all subjects, analyzed derived from communities presenting a sufficiently large effective population size and limiting close-kin unions (Table 15; Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3; Figure D15). Overall, 11 pairs of closely related individuals were identified (Table 8, Figure D6 & D7). Three pairs of individuals are first-degree relatives and seven pairs of individuals are related to the second degree. The combined observations of levels of relatedness, genetic sex, uniparental markers and age at death allowed reconstructing possible scenarios of kinship patterns (Figure 3, Table 8, Materials and Methods, Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D6 & D7).

Within pit SP7038, individuals QUIN7038-3, QUIN7038-2 and QUIN7038-5 are first degree relatives and most likely siblings, as they all died before 12 years old and share the same maternal haplogroup K2b1 (Figure 3). These three immature individuals are related to individual QUIN7038-4, an adult female also carrying haplogroup K2b1, who is most likely to be their maternal grandmother (aunt or half-sibling). Additionally, QUIN7038-3, QUIN7038-2 and QUIN7038-5 are second-degree relatives of individual SP7114-2, originating from pit SP7114 (Figure 3). This female individual carrying maternal haplogroup H79 died before 9 years old and would therefore be considered as either their half sibling or aunt on the paternal side. Unfortunately, given the high fragmentation and overall poor state of preservation of bone materials, it is difficult to draw further discussion regarding body positioning and potential associations between related subjects. Furthermore, the archaeological study highlighted that these pits all comprise successive phases of utilization, during which the pits remained closed with a removable access. Several disturbing elements were thus at work (water, small animals, manipulation of bones) leading to bone displacements and the loss of information concerning the precise original organization of the inner space and individuals. Therefore, the exact chronology in mortuary deposits with respect to biological relatedness patterns and associations between individuals can only be addressed with caution. In this sense, we can note that all individual analyzed within SP7038 belong to the same stratigraphic unit. During this utilization phase, the first individual to be deposited corresponds to QUIN7038-117, an adult female laying in a contracted position on her right side and carrying mt DNA haplogroup H4. Despite a close proximity with QUIN7038-4, who rests on her lower limbs, and QUIN7038-3 within the pit, the adult female QUIN7038-117 appears to be unrelated (or at least beyond the third degree) to any of the five other individuals analyzed from this pit. This is also the case

for QUIN7038-1, corresponding to the cranial remains of an adult-sized subject next to the southern edge of the pit.

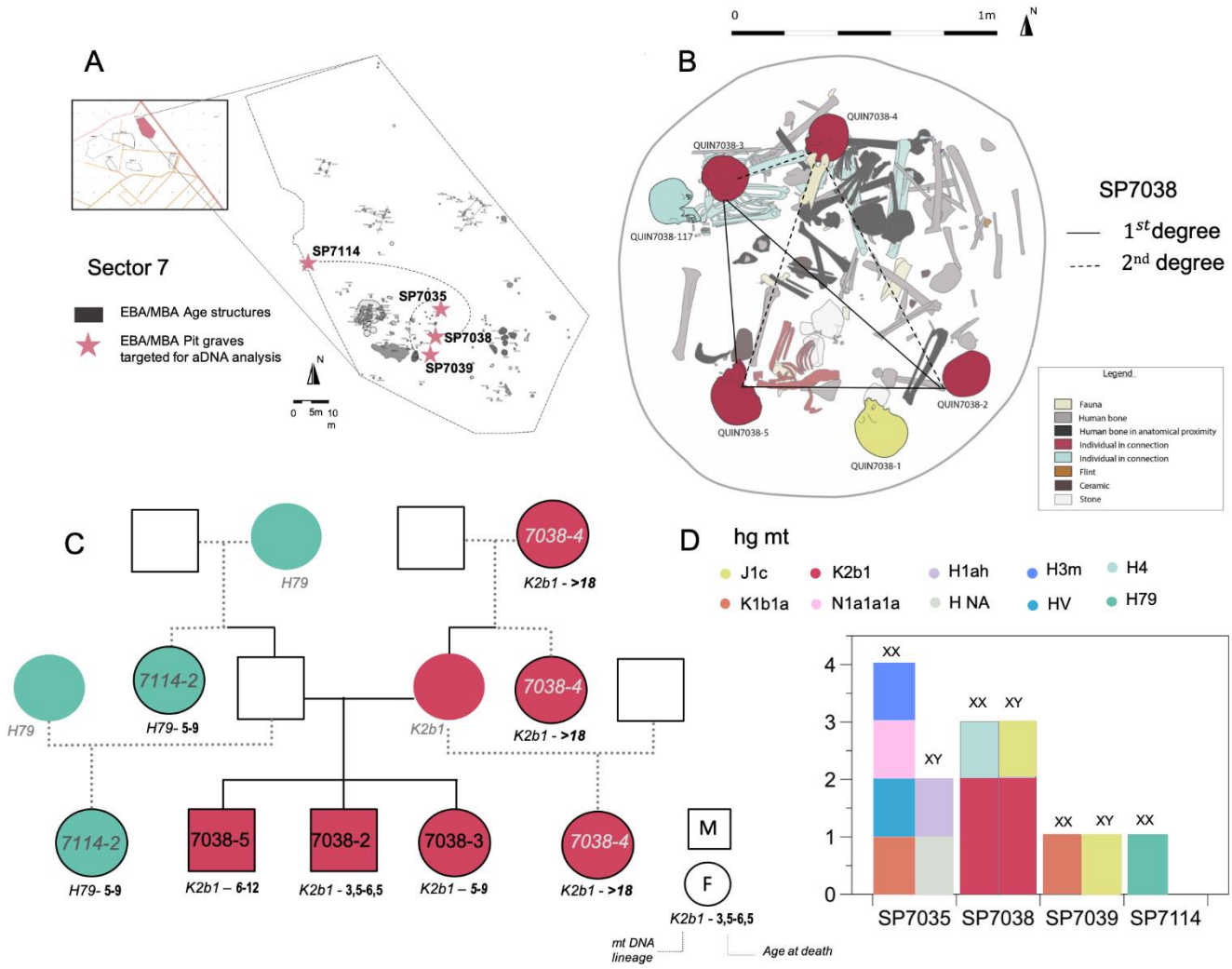


Figure 3: Early-Middle Bronze Age mortuary pits within the Quinquiris occupation A) Map of sector 7 within the site, location of the four pit structures SP7114 (MNI: 6) , SP7035 (MNI: 9), SP7038 (MNI: 9) and SP7039 (MNI: 5), pits connected by biological relatedness are linked by dot lines. B) Drawing of SP7038 and biological links between individuals, analyzed remains are signaled by sample number, colors indicate mitochondrial haplogroups. C) Biological relatedness scenarios implicating five individuals from SP7038 and SP7114. D) Mitochondrial haplogroups diversity within EMBA pits and by sex.

During the utilization of pit SP7038, we can only speculate on whether this structure housed individual SP7038-4 and the three siblings successively or simultaneously during a same filling phase. Whatever the case, data in hand clearly demonstrates the desire to gather related individuals in the same mortuary space.

In addition to identifying kinship within the same pit, biological relatedness analysis also pointed out connections between individuals originating from different pits within sector 7,

notably, between individuals originating from SP7035 and SP7039. Indeed, individual SP7035-27 is related to individual SP7035-268 to the first degree, both are adult females carrying mt DNA lineage K1b1a. Moreover, individual SP7039-26, an adult male carrying mitochondrial DNA haplogroup J1c1 is related to the second degree to QUIN7035-234, an adult female carrying mt DNA haplogroup H3m (Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D3, D4, D6 & D7).

Inside pit SP7035, clearer successive deposits were highlighted, the majority of human remains originate from a specific stratigraphic unit (7102). The six individuals originating from this phase were analysed on the genomic scale, all individuals carry different mitochondrial lineages and no close relatives pairs were identified (Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D3, D6 & D7). It is interesting to note that some remains appear to be missing for several individuals inside SP7035, manipulation of human remains may have occurred during this phase of utilization and could concur with the observation of secondary deposits within pit SP7039. Notably the skull from the last individual deposited inside SP7035, a female adult in a contracted position on the left side, is missing from the pit whereas supernumerary skulls were positioned next to the northern edge of pit SP7039. Secondary retrieval and deposition of bones could therefore be an explanation to the kinship ties observed between different mortuary pits.

Discussion and concluding remarks

In this study, we present genome-wide data and partial genomes recovered for 25 individuals from Late Neolithic and Bronze Age sites in Southern France. This dataset allowed us to better characterize the genetic makeup of human groups installed in the Languedoc region between 2,800 and 1,000 BCE. After a genetic turnover visible around 2,500 BCE, connected to the diffusion of steppe-related ancestry in Western Europe, data in hand notably highlight that the genetic structure of BA groups shows an extent of continuity throughout the BA period.

The impact of diffusion of steppe-related ancestry is heterogeneous within modern-day France territory. The diffusion of steppe-related component displays a lower and later impact on Southern France groups compared to available data originating from Northern and Eastern France. This is supported by both the examined levels of steppe-related ancestry and uniparental markers. This dataset further clarifies the temporal and spatial framework of steppe-related ancestry diffusion in South-Western Europe and complete the previously documented picture of a north-south gradient.

Focusing on the 2,500 BCE transition corresponding to the detected arrival of steppe-related ancestry in France, we can note that data in hands underlines higher proportions of steppe-related ancestry among male individuals. Highest proportions are observed in Northern France

and notably in male individuals originating from Bell Beaker associated burials. However, drawing further discussion from these observations has to consider the potential biased representation of remains currently targeted for aDNA analysis.

When discussing the genetic makeup of “beaker associated individuals” and the chronological transect associated to the “Beaker phenomenon”, we must emphasize the scarcity of individuals discovered without such artefacts among datasets targeted for aDNA analysis. A better characterization of local and regional variability is necessary to assess the temporal and spatial dynamics of steppe-related ancestry across modern-day France territory. We must also consider the variety of funerary practices observed and nuance the representativeness of individuals associated with Bell-Beaker artefact, as it is plausible that certain individuals were buried without distinctive artefacts.

Southern France groups are also characterized by very localized heterogeneity in steppe-related ancestry levels, this is notably illustrated by individuals originating from the Peirières dolmen, where individuals carry variable amounts of steppe-related ancestry (no/low to high amounts PEI17).

This local heterogeneity is interesting in light of the multiphased history of the funerary monument. Indeed, after the first implantation of the dolmen, this monument was deeply restructured in the shape of a “house of the dead”. Following the discovery of Bell Beaker artefacts, it was proposed that this transformation was connected to the appropriation of the burial ground by Bell Beaker groups. The predicament of associating the genetic profile and cultural background of individuals has to be noted here, this is all the more difficult given the collective nature of the Peirières Dolmen burial. We can simply note that the seven individuals currently analyzed from the dolmen display heterogeneity in their genetic ancestry. This may be explained by local diversity of the group using this burial ground, *i.e* implying there is no true genetic discontinuity in the occupation dynamics of the dolmen. Alternatively, this may also be related to a true discontinuity in the groups using the dolmen as a collective burial, which would therefore consider two separate phases involving two biologically distinct groups. To further explore these questions, additional genomic and radiocarbon data are needed and are currently being processed to complement present observations.

Analyses will be conducted on other sites to supplement the data obtained for 17 individuals originating from Quinquiris and better characterize the practice of Bronze Age mortuary pits in Southern France.

This type of deposit has been reported among six sites within the Occitanie region, distributed between the Early Bronze Age and the end of the Final Bronze Age (Lachenal *et al.*, 2017). In terms of locations, Bronze Age mortuary pits have been reported in the Aude region

(Quinquiris, la Gravette), further south in the Pyrénées-Orientales (Mas Delfau) and further east in the Gard region (Mitra 2, Vignole IV, Redessan). Recent discoveries also attest to the presence of this type of deposit in Haute-Garonne, further west.

Given the restricted number and west-east distribution of reported sites, questions were raised regarding the selection patterns, mortuary dynamics and the overall variability of this type of mortuary structures (Alcantara *et al.*, 2015; Dedet & Mazière, 2016; Lachenal *et al.*, 2017). Indeed, despite the small number of known cases, this type of deposit displays a great variability in the way the bodies are managed. The anthropological observations overall indicate that the decomposition of the individuals deposited within the pits took place in an empty space and that a removable sealing system was likely used (Alcantara *et al.*, 2015; Dedet & Mazière, 2016; Lachenal *et al.*, 2017). In the case of plural deposits, because of poor preservation and as the decomposition process took place within an empty space, the difficulty of establishing the chronology of the deposits has been noted. Namely, the taphonomy bias impede the ability to distinguish the presence of successive individual deposits, spread out in time, or simultaneous deposits of several individuals (Dedet & Mazière, 2016; Lachenal *et al.*, 2017).

The analysis of 17 individuals originating from Quinquiris allowed identifying several kinship links, within the same pit (7038) and between distinct pits (7038 - 7114 and 7035 - 7039). This could indicate a concomitant functioning of the pits and that members of the same community used these structures. The biological relationships identified are both maternal and paternal. Although data in hand does not permit to exclude paternal associations between individuals and a patrilineal descent system, at least two occurrences of maternal association of individuals are visible. Additional radiocarbon data for Quinquiris and preliminary data recovered for several individuals originating from similar sites such as Cureboussot at Redessan and Mitra 2 at Garons (Gard) will allow to question the variability of mortuary pits, notably in the recruitment patterns, with respect to the geographic distribution of this practice.

Material and Methods

Archaeological contexts

All samples targeted for this study originate from the Occitanie region in Southern France and were recovered from eight sites, located within the Gard and Aude regions:

- Aven de la Boucle (Corconne, Gard)
- Dolmen des Fades (Pépieux, Aude)
- Quinquiris (Castelnaudary, Aude)
- Dolmen des Peirières (Villedubert, Aude)
- Vallabrix (Gard)
- Redessan (Cureboussot, Gard)

- Mitra 2 & 3 (Saint-Gilles / Garons, Gard)

In this section we will describe the archaeological context associated to each sample and their site of origin. As the site of Quinquiris will be discussed more extensively in the main text, a dedicated section with additional information on the anthropological study and description of the deposits is provided hereafter. In this manuscript, all supplementary information associated to this article are provided in the dedicated section (Partie 4 – Chapitre 3) in the Appendices. Tables are available in the file "Partie 4 - Chapitre 3" through the following link : https://www.dropbox.com/sh/hlw0ovjmxmcdykv/AABonJHlWJyvPU2v_dvdBJ0Ma?dl=0

Mitra (Saint-Gilles/Garons, Gard) – F. Mazière

Mitra near Nîmes in the Gard region was excavated in 2012 by Chronoterre Archéologie in the frame of a vast ZAC (*Zone d'Aménagement Concerté*) construction program around the airport of Nîmes on the municipalities of Saint-Gilles and Garons. The excavations concerned three locations, the first was carried out under the supervision of Marie Laroche in a western area on the municipality of Saint-Gilles. It focused on an enclosure dating to the end of the Neolithic and beginning of the Early Bronze Age, a large pit interpreted as a quarry and burials from the Final Bronze Age (Mitra 2, Saint-Gilles). The funerary occupation revealed five individuals originating from two single pit burials (SP1059 and SP3038) and one plural pit burial (SP1167). The plural pit burial corresponds to the primary deposit of three immature subjects, one individual who was approximately 5 years old (A), one 18-year-old individual (B) and one individual who died around the age of 10. These three individuals were sampled as well as the individual from a single pit burial (SP3038).

A second excavation was carried out in 2012 under the supervision of Benoît Sendra in the eastern area of Mitra on the municipality of Garons (Mitra 3, Garons). It focused on several successive enclosures of the Fontbuisse culture dated between 2,700 and 2,300 BCE and a group of burial pits attributed to the Early Bronze Age as well as the remains of an Iron Age domestic area (Sendra *et al.,* 2013; Sendra *et al*., 2016). Two types of funerary structures were identified: primary burials within silo-type pits and immatures in two storage jars within narrow pits. Among the three burial pits, two correspond to plural deposits (SP10 and SP11/FS1030) and one corresponds to a single inhumation (SP119). All individuals originating from the burial pits were sampled.

All samples originating both from Mitra 2 and Mitra 3 went through a first shallow shotgun screening and will be analyzed at a later stage.

Le Brugas in Vallabrix (Gard) – H. Duday

The rock shelter of Le Brugas in Vallabrix is located not far from the town of Uzès in the Gard region. Construction workers, exploiting the location as a quarry, discovered the Bronze Age occupations within shelter 4 in 1977. Unfortunately, this led to the partial destruction of several archaeological occupations, notably relating to the Fontbouisse culture as well as Bronze Age burials. Because of the construction work, it was not possible to undertake a thorough description of the context or an excavation of these levels. Between two phases of construction interventions, Jean Lautier, Jacques Vaton and Jacques Coularou collected a few remains within the site, notably from the burial layer relating to the Early Bronze Age, which rested on a domestic occupation associated to the Fontbouisse culture (Roudil, 1978). The sample we analysed from Vallabrix was retrieved on the skull of an adult individual, originating from the Early Bronze Age sepulchral layer.

Redessan (Cureboussot Gard) – F. Mazière

Within the site of Cureboussot at Redessan in the Gard region, five tombs dated between 1,200 and 1,080 BCE have been uncovered during the excavation carried out by the Inrap in 2014. They contain between one and three individuals, and a total of 11 individuals was identified within these funerary structures. The deceased were sometimes accompanied by fauna deposits, notably swine skulls and metal artefacts in the form of bronze rings were also associated to the burial deposits. Domestic structures contemporary to this funerary occupation were also identified within the excavation sector.

A total of six individuals originating from four burial pits from Redessan were sampled. All samples retrieved went through a first shallow shotgun screening and genome-wide analysis on Redessan remains will be perfomed at a later stage of this study.

Aven de la Boucle (Corconne, Gard) – H. Duday

The Aven de la Boucle is a collective burial installed within the cavity of a karst shaft formed by karstic erosion of a limestone massif. The site was discovered in 1954 and was excavated between 1974 and 2002. The cavity was mainly occupied for funerary purposes between the latest stage of the middle Neolithic, around 3,500 BCE, corresponding to a transitional stage between the Chasséen Culture and the Ferrières Culture, to the Late Neolithic, up until 2,800 BCE. The cave was condemned after its use by the Late Neolithic groups, the entry-way was carefully blocked by stones and the cavity therefore remained sealed until several centuries later, the collapsing of rocks opened a vertical shaft that corresponds to the current access. The cavity was sporadically used during the Bronze Age, from 2,000 BCE and around 900 BCE, during the final stage of the Bronze Age (Final Bronze Age II). Three individuals belonging to the secondary occupation of the Aven de la Boucle during the Bronze Age were

analyzed. Two individuals were directly dated, one individual is dated to ~1,600-1,500 (3,302 ± 30 BP), which corresponds to the Middle Bronze Age Period. The other individual (BOU17) corresponds to an individual discovered within the scree slope sector, dated to the Final Bronze Age (1,200-1,011 cal BCE; 2,918 ± 35 BP) and is related to BOU36 to the first-degree. The screening and radiocarbon dating was initially conducted in the framework of another study, focusing on the Neolithic occupation of the Aven de la Boucle (Arzelier *et al*., submitted; See Chapter 2). In the current study, the three Bronze Age individuals will be analysed and discussued within the regional context of Bronze Age France.

Dolmen des Fades (Pépieux, Aude) – J. Guilaine

The dolmen des Fades, also called Lo Morrel dos Fados (dolmen du coteau des Fées in Occitan) or Palet de Roland, is located in Pépieux, at the border of the Aude and Hérault departments in Southern France. It is the longest corridor dolmen in the south of France (Bonnery, 1991; Guilaine, 1998). Excluding the tumulus, the megalithic gallery measures 24m. It is divided into a corridor of 12m, an antechamber and a room, both 6m in length. The passage between these three parts is formed by “oven doors”. After early disorganized excavations, a survey was carried out in 1946 by O. and J. Taffanel and J. Arnal in its terminal room, a sector that had in fact been disturbed in the Middle Ages. From 1962, J. Guilaine has excavated the corridor and the antechamber. The artifacts revealed a long use beginning in the late Neolithic and continuing until the Bronze Age. Several radiocarbon dates confirm this long occupation during the IIIrd millennium BCE. Three individuals with dates ranging between ~3,200 and 2,400 cal BCE were reported on the genomic scale in a previous study (Arzelier *et al.*, 2022). In this study, we report low-coverage genomes for two additional individuals dated between ~1,900 and 1,500 cal BCE, corresponding to Early Bronze Age and beginning of Middle Bronze Age in the region (FAD2, FAD9, Table 1).

Dolmen des Peirières (Villedubert, Aude) – H. Duday

The Dolmen des Peirères is located in the Aude region, in close proximity to a sandstone quarry in the vicinity of the river Aude and the Canal du Midi. The dolmen was discovered in 1972 and was then only signaled by scattered pebbles covering a small mount of earth from which emerged a vertical slab.

The dolmen is formed by parallel rows of vertical slabs, also referred to as orthostats delimiting a 2m wide by 12m long funerary chamber. An important number of human remains were identified over an 8m^2 area, the bones were however heavily fragmented, owing to the multiphased occupation dynamics of the monument. Indeed if the initial implantation of the dolmen is thought to be related to Late Neolithic groups, the monument was deeply transformed later on during the IIIrd millennium BCE.

The dolmen was completely reworked as orthostats from the chamber were removed or broken, the hall of the dolmen and the antechamber were destroyed and the original funerary deposits were removed, while bodies were still in the process of decomposition. On the same location, a “new” monument was erected in the shape of a “house of the dead”, resting on two pillar stones. This monument also functioned as a collective burial, housing nearly a hundred individuals. The anthropological study demonstrated that both adult and immature individuals are represented within this group, as well as adult of both sexes. After its use for funerary purposes, the tomb was covered by a layer of large pebble stones.

These changes are also thought to be connected to the potential Bell Beaker occupation identified on the site on the bases of Bell Beaker artefacts such as a comb tool typically used for ceramic ornamentation (Demangeot, 2008; Duday, 2009; Duday *et al.,* 2011).

Considering the multiple occupations associated to this monument, direct dating was conducted on all remains considered for genomic study (Table 1 & 3). Two individuals were analysed and dated within the frame of a previous study (PEI2, PEI10; Brunel *et al*., 2020). Sample PEI10 ranged older dates between 2,894 and 2,678 cal BCE (4,200 +/- 30 BP), compatible with a Late Neolithic occupation. Sample PEI2 ranged dates between 2,563 and 2,308 cal BCE (3,935 +/- 30 BP).

Newly reported samples PEI22 and PEI9 returned slightly younger dates, between ~2,450 and 2,150 cal BCE (Table 1 & 3). Radiocarbon dating is still ongoing for PEI17, PEI41 and PEI44.

Quinquiris (Castelnaudary, Aude) – A. Alcantara

Quinquiris is located near the town of Castelnaudary in Southern France (Aude). The site corresponds to an open area within the Lauragais plain and was excavated in 2012 by Archaeodunum society. The human occupation was signaled by numerous hollow structures illustrating that this sector was used from the Late Neolithic to Antiquity.

Within the excavated area, the Bronze Age occupation extends from the Early Bronze Age to the Final Bronze Age. Bronze Age structures can be found within five sectors (sector 1, 3, 4, 5, and mostly 7) attesting of the occupation of this site for both domestic and mortuary purposes.

Bronze Age mortuary structures originate from two specific sectors also comprising Bronze Age domestic structures, sector 5 and 7. Five structures correspond to plural mortuary pits, one originate from sector 5 (SP5010), four originate from sector 7 (SP7035, SP7038, SP7039 and SP7114).

The upper levels of these structures appeared directly under the ploughing level, and therefore their original opening level remains unknown. All of these structures have yielded the remains

of several individuals. The study of bone remains and the representation of the anatomical regions within the five plural deposits of sectors 5 and 7 allowed identifying a minimum number of 33 individuals.

Among this group are represented 15 immature individuals whose age at death ranges from 0 to 14 years as well as 18 adults or adult-sized individuals. Despite a general representation of all age classes, a deficit of individuals that died in the perinatal period or during their first year of life can be noted. The description of age classes distribution between pits are available in Table D1 within the appendices (Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, section I). In this section, we will describe each plural deposit considered for aDNA analysis (SP7035, SP7038, SP7039, SP7114, SP5010). Because of the overall poor state of conservation of human remains at Quinquiris, we only targeted cranial remains (petrous bones and alternatively teeth) for aDNA analysis. Drawings illustrating the deposits and the material analyzed within each pit are provided in the appendices (Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, section I).

SP7035: The occupation dynamics of pit SP7035 comprises three phases. After the round pit was excavated, the bottom of the structure was layered with a brown-yellow clayey sediment comprising small rocks. The bones of an adult individual, mainly represented by lower limbs were associated to this layer, corresponding to stratigraphical unit US7552.

A second phase is associated to a brown sediment corresponding to US7102. The remains of six individuals were deposited in this sequence. A first individual was placed on the stomach, the feet were placed underneath the pelvis (sample QUIN7035-268). Fauna remains were then placed over this individual, without disrupting the integrity of anatomical connections, this would suggest that the human and fauna remains were deposited within a short time frame. Over the faunal remains, another adult individual was placed without particular care, deposited on the back with the feet placed underneath the pelvis, this individual corresponds to sample SP7035-187. Another adult subject was deposited in the western part of the pit, mainly represented by the lower limbs and appear to be resting in a flexed position on the left side. A fifth individual, corresponding to the remains of an adult rested on the right side. Over this individual were placed the remains of an immature individual ([5-9]-[10-14]). The subsequent deposits appear to take place within an empty space, resulting in many disruptions. The last phase is characterized by the filling of the northern part of the pit, corresponding to US 7101. This layer of sediment is crescent shaped and could correspond to a layer closing the pit, which had been later excavated in the southern part in order to place a last individual corresponding to a female adult in a contracted position on the left side, the skull of this individual is however absent from the pit.

The MNI corresponds to a total of nine individuals, we recovered genomic data for six individuals.

SP7038: SP7038 corresponds to a circular pit housing a minimum number of nine individuals comprising one adult, two adult-sized individuals, five immature individuals (Table D1). A total of seven individuals were targeted for aDNA analysis, among which six individuals provided results on the genomic scale.

Two human bones were directly dated within the pit, (CASTEL12-19: 3,150 +/- 30 BP; CASTEL12-06: 3,270 +/- 30 BP). Remains of sample QUIN7038-5 are currently being processed for radiocarbon dating.

Three phases in the deposition dynamics of the pit were identified. A first phase is represented by US7109, a brown-yellow clayey silt containing small stones, fauna and the remains of a mature subject. In the absence of sufficiently preserved cranial remains, this phase was not targeted for aDNA study.

A second phase, represented by stratigraphical unit 7069 revealed the majority of human remains.

The second subject deposited in the pit is an adult female, lying in a contracted position on her right side, her heels are brought under the pelvis, the upper limbs are folded over the chest, and is west-east oriented (sample QUIN7038-117). This individual is directly dated to 3,270 +/- 30 BP.

Following this subject are deposited several individuals, one immature individual (QUIN7038-5) in the southern side of the pit, whose head is positioned to the west, one adult-sized individual (age class [1-19], QUIN7038-4), whose position could not be reconstructed, is arranged on the lower limbs of QUIN7038-117. The order of their deposit is difficult to establish.

An immature individual who died between 1 and 4 years old rests on the lower limbs of QUIN7038-117 and on the upper limbs of QUIN7038-4. Sampling was not conducted on this subject.

Another immature individual (3-6 y.o), mainly represented by cranial remains with very poor preservation, is deposited in the south-eastern part of the pit. This individual corresponds to sample QUIN7038-2. Next to the southern edge of the pit are also found cranial remains belonging to an adult-sized individual (>15), corresponding to sample QUIN7038-1. An immature subject corresponding to samples QUIN7038-5 is also located in the southern half

of the pit. We also sampled the cranial remains corresponding to individual QUIN7038-3 (age class 5-9), surmounting the deposit of individual QUIN7038-117.

Lastly, in a third phase, the deposition of human remains within the pit was abandoned and the space was closed with a removable access, allowing small animals and water to enter inside the pit.

SP7039: Within SP7039, a minimum of five individuals were identified, comprising one immature ([5-9][10-14]) and four adult-sized subjects. Three individuals were analyzed on the genomic scale, two of which provided exploitable data.

An individual in anatomical connection was found within this structure. The subject 1 was arranged in a contracted position on the right side, with hands brought back under the chin and head to the north of the pit resting on a bench reserved during the structure's excavation. The position of the upper limbs indicated significant restraint of the body at the time of deposition and during decomposition. Other remains have also been identified within the pit, but the position of the remains did not allow reconstructing the initial positioning or organization of the subjects within the structure. In addition to the individual found in anatomical connection, the skulls of three subjects were placed on the bench, while other bones without connection or organization were placed over subject 1. Within this pit a fragment of long bone was directly dated (CASTEL12-04: 3170 +/- 40 BP).

SP7114: SP7114 comprised at least six major phases of utilization, from the first excavation of the pit until it was finally sealed. During the first phase the pit was excavated and appears to be deeper than other pits observed within the site. In a second phase several fauna deposits were made (two dogs, one cat, four pigs, two caprines and one cow). This deposit was sealed by a layer of sediment before a second deposit of fauna assemblage was carried out, comprising a young bovid, three dogs, caprine remains, a caw and two additional canids, including a wolf. After the fauna decomposition process started, during a fourth phase, the first human individual was placed in a contracted position on the right side at the center of the pit. In a fifth phase, more fauna remains, mainly caprines and swines, were deposited, thus disrupting some of the underlying deposits. Over these fauna remains, numerous human remains were placed, they did not display evident anatomical connexion. Sample QUIN7114-2 originates from this deposit and corresponds to the cranial remains of an immature individual (~7 years old; [5-9]) found towards the northern edge of the pit. The last deposit within the pit consisted of an adult individual in a contracted position on the left side.

Regarding human remains, the MNI consists of six individuals, three immature individuals and three adult sized individuals. Two human remains were directly dated within the pit (CASTEL12-07: 3280 +/- 40 BP; CASTEL12-15C: 3270 +/- 30 BP). Owing to the high

fragmentation level and overall very poor state of preservation sampling was only conducted for QUIN7114-2.

SP5010: The structure SP5010 is slightly more recent than the other structures described as it is dated to the end of the Middle Bronze Age and beginning of the Final Bronze Age. A minimum number of four individuals was identified including two adult-sized subjects ([15-19]-[20-22]) and two immature individuals (one [1-4] and one [5-9]). Genomic data were retrieved for two adult-sized individuals (SP5010-10 and SP5010-58). The high fragmentation of bone elements and their very poor state of preservation does not permit detailed taphonomic study. A subject placed at the bottom of the pit corresponds to an adult size individual lying on the back, this subject corresponds to sample QUIN5010-58. The skull must have been initially located in the center of the structure. The femurs are in line with his body, while his knees would have been bent along the wall. A fragment of long bone originating from this sequence was directly dated (CASTEL12-01: 2920 +/- 30 BP). The scattered position of bones, with little or no anatomical proximity between them, recalls to some extent the lower levels of pits SP7035 and SP7038. It is interesting to note the great similarity between all these structures, despite the chronological gap that appears to separate them.

Methods

All experiments were conducted in dedicated clean rooms of the ancient DNA facilities at the Laboratory of PACEA, CNRS UMR5199, University of Bordeaux.

Sample preparation

In this study we preferentially targeted petrous bones and alternatively selected dental remains when petrous bones were not available.

In a first step, bone surface was decontaminated for each sample: remains were exposed to UV light for 30 minutes on each side and localized bone surface was scraped around the sampled area. Teeth were cleaned with a diluted bleach solution. Sampling was performed using clean tools, i.e. by performing low speed drilling into the cochlea to retrieve between 100 and 250 mg of bone powder or by sawing teeth root fragments.

DNA extraction and sequencing

All 91 samples were processed according to a two-step extraction procedure described in Brunel *et al.* (2020) and purification followed a silica-based method using a MinElute column (QIAGEN) (Brunel *et al.*, 2020).

For each DNA extract, double stranded libraries were produced according to a protocol adapted from Gorgé *et al.* (2016) reported in Brunel *et al.* (2020), using a partial UDG treatment

(UDG half) to remove deaminations while preserving ancient DNA damage patterns (Rohland *et al.*, 2015). All indexed libraries went through a first screening via shotgun sequencing targeting one million reads. Libraries were pooled and sequenced on an Illumina NextSeq 500 at Institut de Recherches Biomédicales des Armées (Brétigny-sur-Orge, France) using a NextSeq 500/550 High Output Kit v2.5 (150 Cycles). Raw data was processed through EAGER and libraries presenting sufficient endogenous DNA proportions (>0.1%), sufficient complexity and presence of aDNA specific damage patterns were selected for further analysis (v 1.92.37; Peltzer *et al.*, 2016). Initial sequencing results are presented in Table 2.

Twelve libraries (4.804- 0.447% endogenous DNA content) were enriched for 1.2 million SNPs using targeted in-solution capture ("1,240k" SNP capture; Mathieson *et al.*, 2018; myBaits Expert Human Affinities kit) and 15 libraries (52.421-12.653% endogenous DNA content) were selected for whole-genome shotgun sequencing (Table 2).

Read processing, alignment and post-mortem damage

Raw sequenced data were processed after demultiplexing through EAGER using the following steps (v 1.92.37; Peltzer *et al.*, 2016). Adaptors sequences were trimmed and processed into single reads with Clip&Merge. Trimmed sequences were then mapped to Human Reference Genome hs37d5 using BWA v.0.7.12 (Li & Durbin, 2009; Schubert *et al.*, 2016). Duplicate reads were removed with DeDup. Finally, to observe characteristic aDNA damage patterns we used mapDamage v.2.06, excluding reads with a mapping quality <30. Sequencing results are presented in Table 2.

Genetic sex determination

To establish genetic sex we used the methods based on the estimations of reads mapping to X and Y chromosomes compared to reads mapping to the autosomes described in Skoglund *et al.* (2013). Females are expected to have a ratio approximating 1 on the X and 0 on the Y chromosome whereas the expected ratio for males approximates 0.5 on X and Y chromosomes. We used the methodology published by Skoglund *et al.* (2013) in order to determine a threshold of Y ratio. For females we used an upper limit of 0.016 of the ratio of sequence mapping to the Y chromosome and for males we used a lower limit of 0.077 (Table 4). Using this threshold, among the 25 newly reported individuals, we identified 15 individuals as males and ten as females. The results are highlighted in Table 4.

Contamination estimations

We used ANGSD (Analysis of Next Generation Sequencing Data) package to evaluate the degree of heterozygosity on the X chromosome and estimate contamination levels in all male individuals (Korneliussen *et al.*, 2014). Considering a contamination threshold of ~5%, we

excluded one individual from Vallabrix of downstream analyses. Results are available in Table 5.

For all samples, BAM files were also inspected manually for possible contamination on mitochondrial reads using the Integrative Genomic Viewer. This inspection permitted to detect very limited contamination patterns, allowing us to proceed with downstream analyses for 25 samples.

Genotyping

We used the trimbam function in the BamUtil package to trim all BAM files for two bases on each side. All BAM files were genotyped using PileupCaller. Considering the human genome as pseudo-haploïd, we randomly called one allele per position of the ~600,000 SNPs according to the Human Origin panel for PCA construction and ADMIXTURE analysis. For all other analyses, we randomly called one allele for each position of the 1240k panel (Mathieson *et al.*, 2015; Patterson *et al.*, 2012; Lazaridis *et al.*, 2016). All individuals passing the 19,000 SNPs on the 1240k panel were kept for downstream analysis (Table 1).

Uniparental markers

For each sample, we mapped reads to the revised Cambridge Reference Sequence (rCRS). VCF files were built using bcftools mpileup. To generate mitochondrial DNA lineages attribution we used Haplogrep 2 and PHYMER (Navarro-Gomez *et al.*, 2015; Weissensteiner *et al.*, 2016). Mutations in mitochondrial genomes were visually inspected in GENEIOUS and based on PhyloTree phylogenetic tree to strengthen and validate software attributions (van Oven & Kayser, 2009; Kearse *et al.*, 2012). Detailed haplogroup attribution results are provided in Table 6. For the 14 male individuals identified, Y-chromosome haplogroups were called using Yleaf software as well as PathPhynder (Table 7, Ralf *et al.*, 2018; Martiniano *et al.*, 2022).

Biological relatedness

We performed READ on the 17 individuals from Quinquiris, two individuals from les Fades, three individuals from the Aven de la Boucle and seven individuals from les Peirières (Monroy Kuhn *et al.*, 2018).

To reduce the effect of coverage, within population diversity and potential batch effects, we normalized average *P*0 values using standard parameters, ie the median of all average P0s. As this parameter assumes that most pairs of individuals included in the calculation are unrelated, we followed the methodology used in Monroy Kuhn *et al.* 2018 and described by Fowler *et al*., 2022, and we ran READ a second time on a subset of individuals including samples reported as unrelated in previous publications. Individuals included in the subset also

exhibited a similar profile of ancestry and represented the same type of data as the 30 individuals originating from Southern France (shotgun and captured data, half UDG-treated).

Pairwise comparisons therefore included a total 56 individuals resulting in 1540 pairs of Late Neolithic and Bronze Age individuals from France (Table 8, Figure D6).

For each pair of individuals, we also calculated the relatedness coefficients “r”, representing the shared fraction of the genome between the two individuals considered by pair, x corresponds to the pairwise mismatch rate recovered from READ results and y corresponds to the mismatch rate expected for a pair of unrelated individuals belonging to the same population.

$$r = 1 – (2*(x-(y/2))/y)$$

To estimate y, we used genomic data from the subset of 27 additional Bronze Age individuals reported for modern-day France in previous publications (Olalde *et al.*, 2018; Brunel *et al.*, 2020; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Fischer *et al.*, 2022; Patterson *et al.*, 2022). We computed the median mismatch rate considering the 1540 pairs and obtained a value of 0,25266 that we used to represent the constant for unrelated pairs y (Table 8).

We used TKGWV2 and KIN to infer pairwise relationships up to the second and third degree in order to complement READ estimations for Quinquiris individuals (Table 8, Figure D7, Monroy Kuhn *et al.*, 2018; Fernandes *et al.*, 2021; Popli *et al.*, 2023).

Merging datasets

All 25 individuals genotyped in this study constituting our final dataset were merged with previously published genotypes of modern and ancient individuals on two different datasets used for genome-wide analysis. For PCA construction, new data were merged to the HO dataset panel, whereas they were merged to the 1240k SNPs dataset panel provided on David Reich’s website v52.2 for other population genetics analysis (https:// reich.hms.harvard.edu/datasets; Mallick *et al.*, 2023). We also included in the 1240k dataset individuals reported in Fischer *et al.* (2022). For these newly reported genotypes, the procedure started from the individual BAM files, downloaded from the ENA project site.

Principal component analysis

PCA was conducted using the software smartpca from the EIGENSOFT package (v.10210) using lsqproject YES and SHRINKMODE YES. We projected newly typed individuals as well as a subset of 2720 ancient individuals retrieved from the Reich dataset (v52.2; Mallick *et al.*, 2023) onto the genetic variation of 59 modern Eurasian populations used to generate eigenvectors (Figure 1C).

Admixture modelling and clustering

In order to test for genetic clustering between Late Neolithic and Bronze Age individuals, we ran a qpWave analysis.

We first tested for significant evidence of heterogeneity between the 25 individuals constituting our dataset combined with previously reported LN and BA individuals from France, totalizing a subset of 74 individuals dated between 3,000 and 800 BCE. (Olalde *et al.*, 2018; Patterson *et al.*, 2022; Seguin-Orlando *et al.*, 2021; Brunel *et al.*, 2020; Fischer *et al.*, 2022).

We used right populations including: Mbuti.DG, Ethiopia_4500BP_published.SG, CHG, Russia_EHG, Russia_Ust_Ishim_HG_published.DG, Czech_Vestonice16, Russia_MA1_HG. SG, Israel_Natufian, Jordan_PPNB_published, Iberia_ElMiron, Anatolia_N_published, Morocco_LN.SG, WHG, Iran_GanjDareh_N, and Russia_EBA_Yamnaya_Samara.

Following the methodology described In Fernandes *et al.*, 2020, genetic clustering was rejected when qpWave p-value was $p<0.01$.

Results were converted into a heatmap using the heatmap3 and gplots packages in Rstudio (Zhao *et al.*, 2014; Table 9; Figure D8).

We computed unsupervised ADMIXTURE analysis to explore the main genetic profiles characterizing LN and BA individuals from France (V.1.3.0; Alexander *et al.*, 2009). We merged our dataset with the HO panel (V.52.2; Mallick *et al.*, 2023).

After performing data pruning with PLINK, we conducted the ADMIXTURE analysis using default parameters for fivefold cross validation (--cv =5), testing numbers of ancestral clusters varying between K=4 and K=11. We examined the cross validation error for each K performed and used the model providing the lowest CV (K9; CV=0.30847; Figure D16, Table 16).

We used qpAdm to assess levels of ancestral components among Late Neolithic and Bronze Age individuals in France.

First we used a combination of three ancestral left populations: European_HG; Anatolia_N; Russia_EBA_Yamnaya_Samara and a set of right populations consisting of Mbuti.DG, Papuan.DG, Han.DG, Karitiana.DG, CHG, Belgium_UP_GoyetQ116_1_published_all, Ethiopia_4500BP.SG, Russia_Ust_Ishim.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Raqefet_M_Natufian, Jordan_PPNB_published, Russia_EHG. Results of this model and levels of ancestral components for LN and BA individuals from France, Central Europe, Switzerland and Iberia are presented in Table 12 and in Figure 2.

In order to discuss the arrival of steppe-related component and evolution in ancestry proportions at the regional scale, we also modelled LN and BA individuals from France using

two ancestral sources: France MN as a local source and Yamnaya Samara as a proxy for steppe-related component as well as a set of right populations composed of Mbuti.DG, Papuan.DG, Han.DG, Karitiana.DG, CHG, Belgium_UP_GoyetQ116_1_published_all, Ethiopia_4500BP_published.SG, Russia_Ust_Ishim_HG_published.DG, Czech_Vestonice, Russia_MA1_HG.SG, Israel_Natufian, Jordan_PPNB_published, Russia_EHG, Anatolia_N (Model 2, Table 13, Figure 2).

F-statistics

We conducted f3-statistics using qp3pop and f4-statistics using qpDstat applying f4 mode from ADMIXTOOLS (SE mode = YES, default block jackknife).

We first conducted a pairwise outgroup-f3 statistics in the form f3(Mbuti; Ind1, Ind2) in order to assess genomic affinities between Late Neolithic and Bronze Age individuals from France. We constructed a heatmap from the f3 values recovered using heatmap3 R-package (Zhao *et al.*, 2014). From each close relative pairs (1st degree or 2nd degree) we removed individuals presenting the lowest coverage, keeping only “unrelated individuals” to plot f3 results (Table 10).

To test for differentiation between LN and BA individuals from France and Western Europe regarding affinities with the steppe component, we performed outgroup-f3 statistics of the form f3(Mbuti; Russia_Samara_EBA_Yamnaya, Ind) (Table 10). We also conducted a variation of this test in order to explore the potential sex-biased admixture process related to the diffusion of the steppe genetic component. To do so, we compared the patterns of allele frequencies for each individual tested on the autosomes and on the X-chromosome by conducting outgroup-f3 statistics of the form f3-autosomes(Mbuti; Samara_EBA_Yamnaya, Test) and f3-Xchrom(Mbuti; Samara_EBA_Yamnaya, Test) with qp3pop option “chrom : 23”. Results are presented in table 10 and are described by Figure D13.

We also performed f4 statistics in the form f4(Mbuti, Russia_Samara_EBA_Yamnaya; Test1, Test2), where Test1 and Test2 represent different chronological and regional groups from Late Neolithic and Bronze Age contexts in Western Europe dated between 3,000 and 800 BCE (Table 11). A regional and chronological differentiation with respect to the Yamnaya-like ancestry is illustrated by the results of this test. Bell Beaker associated groups/individuals originating from Northern (CBV95, Haut-de-France) and Eastern France (Alsace), as well as EBA, Bell Beaker and Corded Ware groups from Central Europe display significant positive f4 values and are genetically differentiated from BA groups from Southern France according to the steppe component (Table 11; Figure D14).

In order to assess the evolution of genetic affinities between Late Neolithic and Late Bronze Age among French groups relating to the diffusion of steppe-related ancestry we also performed an f4-test of the form f4(Anatolia_Neolithic, *test*; Yamnaya_Samara, Mbuti). To represent *test,* we iterated different individuals dated between 3,000 BCE and 800 BCE (Table 11).

DATES

We used the linkage disequilibrium (LD)-decay method DATES to estimate the dates of admixture events between the Western European Neolithic component and the Yamnaya component illustrated by LN and BA individuals from Southern France (Narasimhan *et al*., 2019; Chintalapati *et al*., 2022). We used the same ancestral populations defined in our qpAdm model 1: France_MN and Russia_EBA_Yamnaya_Samara. Dates were estimated on LN and BA individuals from France in order to explore the potential inter-individuals variability in admixture dynamics. All tests were conducted using parameters binsize: 0.001; maxdis: 1; seed: 77; jackknife: YES; qbin: 10; runfit: YES; afffit: YES; lovalfit: 0.45 and minparentcount: 1.

To convert the estimated times of admixture given by DATES we assumed a number of 25, 28 and 30 years per generation (Fenner, 2005). Preliminary results of admixture dates estimations are provided in Table 14.

Inbreeding and population size

In order to investigate potential inbreeding and past limitations of effective population size among newly typed individuals, we used the 1000 Genome as a reference panel and called SNPs for each individual chromosome by chromosome, through hapROH (Ringbauer *et al.*, 2021). We used this software to compute the length of runs of homozygosity (ROH) on all individuals. Results are presented in Table 15 (Figure D15).

References

ALCANTARA A., KNOCKAERT J., KIRSCHENBILDER B., DELSOL N., ROUSSEAU C. RUZZU F. (2015), Sépultures collectives et dépôts de faune au Bronze ancien à Castelnaudary (Aude, Languedoc-Roussillon), *Bulletin de l'APRAB*, n° 13, 2015, p. 17-22

ALEXANDER D.H., NOVEMBRE J., LANGE K. (2009) – Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals, *Genome Research*, 19, 9, p. 1655-1664.

ALLENTOFT M.E., SIKORA M., SJÖGREN K.-G., RASMUSSEN S., RASMUSSEN M., STENDERUP J., DAMGAARD P.B., SCHROEDER H., AHLSTRÖM T., VINNER L., MALASPINAS A.-S., MARGARYAN A., HIGHAM T., CHIVALL D., LYNNERUP N., HARVIG L., BARON J., CASA P.D., DĄBROWSKI P., DUFFY P.R., *et al.* (2015) – Population genomics of Bronze Age Eurasia, *Nature*, 522, 7555, p. 167-172.

ARZELIER A., RIVOLLAT M., DE BELVALET H., PEMONGE M.-H., BINDER

D., CONVERTINI F., DUDAY H., GANDELIN M., GUILAINE J., HAAK W., DEGUILLOUX M.-F., PRUVOST M. (2022) – Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities, *iScience*, 25, 11, p. 105387.

BONNERY, B. (1991) – L'allée couverte mégalithique de Pépieux, *Bulletin de la Société Scientifique, Historique et Archéologique de la Corrèze*, 113, p. 31-46.

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., THE GENOGRAPHIC CONSORTIUM (2013) – Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity, *Science*, 342, 6155, p. 257-261.

BRANDT G., SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROTH C., ALT K.W., HAAK W. (2015) – Human paleogenetics of Europe – The known knowns and the known unknowns, *Journal of Human Evolution*, 79, p. 73-92.

BRUNEL S., BENNETT E.A., CARDIN L., GARRAUD D., BARRAND EMAM H., BEYLIER A., BOULESTIN B., CHENAL F., CIESIELSKI E., CONVERTINI F., DEDET B., DESBROSSE-DEGOBERTIERE S., DESENNE S., DUBOULOZ J., DUDAY H., ESCALON G., FABRE V., GAILLEDRAT E., GANDELIN M., GLEIZE Y., *et al.* (2020) – Ancient genomes from present-day France unveil 7,000 years of its demographic history, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 23, p. 12791-12798.

CARDOSO J.L. (2014) – Absolute chronology of the beaker phenomenon North of the Tagus estuary : demographic and social implications, *Trabajos de Prehistoria*, p. 56-75.

CHINTALAPATI M., PATTERSON N., MOORJANI P. (2022) – The spatiotemporal patterns of major human admixture events during the European Holocene, *eLife*, 11, p. e77625.

DAMGAARD P. DE B., MARCHI N., RASMUSSEN S., PEYROT M., RENAUD G., KORNELIUSSEN T., MORENO-MAYAR J.V., PEDERSEN M.W., GOLDBERG A., USMANOVA E., BAIMUKHANOV N., LOMAN V., HEDEAGER L., PEDERSEN A.G., NIELSEN K., AFANASIEV G., AKMATOV K., ALDASHEV A., ALPASLAN A., BAIMBETOV G., *et al.* (2018) – 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes, *Nature*, 557, 7705, p. 369-374.

DEDET B., MAZIERE F. (2016) – Aperçu des pratiques funéraires entre Rhône et Pyrénées au Bronze moyen et au début du Bronze final, *in* T. Lachenal, C. Mordant, T. Nicolas, C. Véber (dir.) – *Le Bronze moyen et l'origine du Bronze final en Europe occidentale, de la Méditerranée aux pays nordiques (xviie -xiiie siècle avant notre ère)*, *Colloque APRAB "Bronze 2014", Strasbourg 17 au 20 juin 2014*, Strasbourg, p. 793-813 (Mémoires d'Archéologie du Grand-Est 1).

PEAKE R., DELATTRE V. (2018) – Chapitre 7. Mourir à l'âge du Bronze, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 325-338.

DEMANGEOT, C. (2008) – *Le dénombrement des défunts dans les ensembles funéraires: problèmes théoriques, paramètres quantitatifs: application à la sépulture collective du dolmen des Peirières à Villedubert (Aude, France)* (Thèse de doctorat, Bordeaux 1).

DUDAY, H. (2009) – *The archaeology of the dead: lectures in archaeothanatology* (Vol. 3), Oxbow book, 158 p.

DUDAY H., DEMANGEOT C., HÉROUIN S. (2011) – Quelques aspects du fonctionnement des sépultures collectives néolithiques : approches comparées de l'aven de la Boucle à Corconne (Gard) et du dolmen de Peirières à Villedubert (Aude), *in* D. Castex, P. Courtaud, H. Duday, F. Le Mort, A.-M. Tillier (dir.), *Regroupement des morts. Genèse et diversité en archéologie*, p. 41 54.

FENNER J.N. (2005) – Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population

divergence studies, *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 2, p. 415-423.

FERNANDES D.M., MITTNIK A., OLALDE I., LAZARIDIS I., CHERONET O., ROHLAND N., MALLICK S., BERNARDOS R., BROOMANDKHOSHBACHT N., CARLSSON J., CULLETON B.J., FERRY M., GAMARRA B., LARI M., MAH M., MICHEL M., MODI A., NOVAK M., OPPENHEIMER J., SIRAK K.A., *et al.* (2020) – The spread of steppe and Iranian-related ancestry in the islands of the western Mediterranean, Nature Ecology & Evolution, 4, 3, p. 334-345.

FERNANDES, D. M., CHERONET, O., GELABERT, P., & PINHASI, R. (2021) – TKGWV2: An ancient DNA relatedness pipeline for ultra-low coverage whole genome shotgun data, *Scientific Reports*, 11, 1, p. 21262.

FISCHER C.-E., PEMONGE M.-H., DUCOUSSAU I., ARZELIER A., RIVOLLAT M., SANTOS F., BARRAND EMAM H., BERTAUD A., BEYLIER A., CIESIELSKI E., DEDET B., DESENNE S., DUDAY H., CHENAL F., GAILLEDRAT E., GOEPFERT S., GORGÉ O., GORGUES A., KUHNLE G., LAMBACH F., *et al.* (2022) – Origin and mobility of Iron Age Gaulish groups in present-day France revealed through archaeogenomics, *iScience*, 25, 4, p. 104094.

FOKKENS H., NICOLIS F., FOKKENS H., EUROPEAN ASSOCIATION OF ARCHAEOLOGISTS (dir.) (2012) – *Background to beakers: inquiries in Regional Cultural Backgrounds of the Bell Beaker complex*, Leiden, Sidestone Press, 203 p.

FOWLER C., HARDING J., HOFMANN D., VANDER LINDEN M. (2015) – Bell Beaker Pottery and Society, *in* C. Fowler, J. Harding, et D. Hofmann (dir.), *The Oxford Handbook of Neolithic Europe*, Oxford University Press, p. 605-620.

FOWLER C., OLALDE I., CUMMINGS V., ARMIT I., BÜSTER L., CUTHBERT S., ROHLAND N., CHERONET O., PINHASI R., REICH D. (2022) – A high-resolution picture of kinship practices in an Early Neolithic tomb, *Nature*, 601, 7894, p. 584-587.

FURHOLT M. (2018) – Massive Migrations? The Impact of Recent aDNA Studies on our View of Third Millennium Europe, *European Journal of Archaeology*, 21, 2, p. 159-191.

FURHOLT M. (2019) – Re-integrating Archaeology: A Contribution to aDNA Studies and the Migration Discourse on the 3rd Millennium BC in Europe, *Proceedings of the Prehistoric Society*, 85, p. 115-129.

FURHOLT M. (2020) – Social Worlds and Communities of Practice: a polythetic culture model for 3rd millennium BC Europe in the light of current migration debates, *Préhistoires Méditerranéennes*, 8, p. 1- 24.

FURHOLT M. (2021) – Mobility and Social Change: Understanding the European Neolithic Period after the Archaeogenetic Revolution, *Journal of Archaeological Research*, 29, 4, p. 481-535.

FURTWÄNGLER A., ROHRLACH A.B., LAMNIDIS T.C., PAPAC L., NEUMANN G.U., SIEBKE I., REITER E., STEURI N., HALD J., DENAIRE A., SCHNITZLER B., WAHL J., RAMSTEIN M., SCHUENEMANN V.J., STOCKHAMMER P.W., HAFNER A., LÖSCH S., HAAK W., SCHIFFELS S., KRAUSE J. (2020) – Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland, *Nature Communications*, 11, 1, p. 1915.

GORGÉ O., BENNETT E.A., MASSILANI D., DALIGAULT J., PRUVOST M., GEIGL E.-M., GRANGE T. (2016) – Analysis of Ancient DNA in Microbial Ecology, *in* F. Martin et S. Uroz (dir.), *Microbial Environmental Genomics* (MEG), New York, Springer (Methods in Molecular Biology), p. 289-315.

GUILAINE, J. (1998) – *Au temps des dolmens: mégalithes et vie quotidienne en France méditerranéenne il y a 5000 ans*, Privat, 166 p.

GUILAINE J. (2004) – Les Campaniformes et la Méditerranée, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 101, 2, p. 239 249.

GUILAINE J. (2018) – Siret's smile, *Antiquity*, 92, 365, p. 1247-1259.

GUILAINE J. (2019) – La question campaniforme : sur quelques débats d'hier et d'aujourd'hui, *Estudos arqueologicos de Oeiras*, 25, p. 9-46.

GUILAINE J. (2022) – Le Campaniforme : services de table, coupes à socle et symposion, *in* R.-M. Arbogast, A. Denaire, S. Grando-Válečková , P. Lefranc, M. Mauvilly, S. van Willigen (dir.), *D'Oberlarg à Wesaluri, itinéraire d'un préhistorien*. *Mélanges offerts à Christian Jeunesse*, AVAGE, Strasbourg, p. 363-374

HAAK W., LAZARIDIS I., PATTERSON N., ROHLAND N., MALLICK S., LLAMAS B., BRANDT G., NORDENFELT S., HARNEY E., STEWARDSON K., FU Q., MITTNIK A., BÁNFFY E., ECONOMOU C., FRANCKEN M., FRIEDERICH S., PENA R.G., HALLGREN F., KHARTANOVICH V., KHOKHLOV A., *et al.* (2015) – Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe, *Nature*, 522, 7555, p. 207-211.

HARNEY É., PATTERSON N., REICH D., WAKELEY J. (2021) – Assessing the performance of qpAdm: a statistical tool for studying population admixture J. Novembre (dir.), *Genetics*, 217, 4, p. iyaa045.

JEUNESSE C. (2015) – The dogma of the Iberian origin of the Bell Beaker: attempting its deconstruction, *Journal of Neolithic Archaeology*, p. 158-166.

KEARSE M., MOIR R., WILSON A., STONES-HAVAS S., CHEUNG M., STURROCK S., BUXTON S., COOPER A., MARKOWITZ S., DURAN C., THIERER T., ASHTON B., MEINTJES P., DRUMMOND A. (2012) – Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data, *Bioinformatics*, 28, 12, p. 1647-1649.

KORNELIUSSEN T. S., ALBRECHTSEN A., & NIELSEN R. (2014) – ANGSD: analysis of next generation sequencing data, *BMC bioinformatics*, 15, 1, p. 1-13.

LACHENAL T., VITAL J., MAZIERE F., DEDET B., MERCURIN R., NERE É., CAMPMAJO P., CRABOL D., RENDU C., BOUSQUET D. (2017). – Du Bronze moyen au début du Bronze final dans le Sud-Est de la France Provence-Alpes-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon, sud de Rhône-Alpes et de l'Auvergne, *in* T. Lachenal, C. Mordant, T. Nicolas, C. Véber (dir.) – *Le Bronze moyen et l'origine du Bronze final en Europe occidentale, de la Méditerranée aux pays nordiques (xviie - xiiie siècle avant notre ère)*, *Colloque APRAB "Bronze 2014", Strasbourg 17 au 20 juin 2014*, Strasbourg, p. 463-495

LACHENAL T. (2022) – La chronologie absolue de l'âge du Bronze en France méditerranéenne Modélisation bayésienne des datations par le radiocarbone, *in* C. Marcigny, T. Lachenal, P.-Y Milcent, C. Mordant, R. Peake, M. Talon (dir.), *Mesurer le temps de l'âge du Bronze*, *Bulletin de l'APRAB*, supplément n° 8., p.129-147.

LAZARIDIS I., NADEL D., ROLLEFSON G., MERRETT D.C., ROHLAND N., MALLICK S., FERNANDES D., NOVAK M., GAMARRA B., SIRAK K., CONNELL S., STEWARDSON K., HARNEY E., FU Q., GONZALEZ-FORTES G., JONES E.R., ROODENBERG S.A., LENGYEL G., BOCQUENTIN F., GASPARIAN B., *et al.* (2016) – Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East, *Nature*, 536, 7617, p. 419-424.

LEMERCIER O. (2007) – La fin du Néolithique dans le sud-est de la France. Concepts techniques, culturels et chronologiques de 1954 à 2004, *in* J. Evin (dir.), *Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire, Actes du XXVIe Congrès Préhistorique de France, Avignon, 21-25 septembre 2004, Volume I*, Paris, Société Préhistorique Française, p. 485-500.

LEMERCIER O., BLAISE E., CATTIN F., CONVERTINI F., DESIDERI J., GABOIS-LANGEVIN R., FURESTIER R., LABAUNE M. (2014) – 2500 avant notre ère : l'implantation campaniforme en France méditerranéenne, in L. Mercuri, R.G. Villaescusa, F. Bertoncello (dir.), *Implantations humaines en milieu littoral*

méditerranéen : facteurs d'installation et processus d'appropriation de l'espace (Péhistoire, Antiquité, Moyen-Age), actes des XXXIVe Rencontres internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes (Antibes, 15-17 octobre 2013), Editions APDCA, p. 191-203.

LEMERCIER O. (2018) – La question campaniforme, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 205-217.

LI H., DURBIN R. (2009) – Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform, *Bioinformatics*, 25, 14, p. 1754-1760.

MALLICK S., MICCO A., MAH M., RINGBAUER H., LAZARIDIS I., OLALDE I., PATTERSON N., REICH D. (2023) – The Allen Ancient DNA Resource (AADR): A curated compendium of ancient human genomes, Genomics, *bioRxiv*, p. 1-8.

MARTINIANO R., DE SANCTIS B., HALLAST P., DURBIN R. (2022) – Placing Ancient DNA Sequences into Reference Phylogenies, *Molecular Biology and Evolution*, 39, 2, p. msac017.

MATHIESON I., LAZARIDIS I., ROHLAND N., MALLICK S., PATTERSON N., ROODENBERG S.A., HARNEY E., STEWARDSON K., FERNANDES D., NOVAK M., SIRAK K., GAMBA C., JONES E.R., LLAMAS B., DRYOMOV S., PICKRELL J., ARSUAGA J.L., DE CASTRO J.M.B., CARBONELL E., GERRITSEN F., *et al.* (2015) – Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians, *Nature*, 528, 7583, p. 499-503.

MATHIESON I., ROODENBERG S.A., POSTH C., SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROHLAND N., MALLICK S., OLALDE I., BROOMANDKHOSHBACHT N., CANDILI O F., CHERONET O., FERNANDES D., FERRY M., GAMARRA B., FORTES G.G., HAAK W., HARNEY E., JONES E., KEATING D., KRAUSE-KYORA B., KUCUKKALIPCI I., *et al.* (2018) – The Genomic History of Southeastern Europe, *Nature*, 555, 7695, p. 197-203.

MONROY KUHN J.M., JAKOBSSON M., GÜNTHER T. (2018) – Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations, *PloS ONE*, 13, 4, p. e0195491.

NARASIMHAN V.M., PATTERSON N., MOORJANI P., ROHLAND N., BERNARDOS R., MALLICK S., LAZARIDIS I., NAKATSUKA N., OLALDE I., LIPSON M., KIM A.M., OLIVIERI L.M., COPPA A., VIDALE M., MALLORY J., MOISEYEV V., KITOV E., MONGE J., ADAMSKI N., ALEX N., *et al.* (2019) – The formation of human populations in South and Central Asia, *Science*, 365, 6457, p. eaat7487.

NAVARRO-GOMEZ D., LEIPZIG J., SHEN L., LOTT M., STASSEN A.P.M., WALLACE D.C., WIGGS J.L., FALK M.J., VAN OVEN M., GAI X. (2015) – Phy-Mer: a novel alignment-free and reference-independent mitochondrial haplogroup classifier, *Bioinformatics*, 31, 8, p. 1310-1312.

OLALDE I., BRACE S., ALLENTOFT M.E., ARMIT I., KRISTIANSEN K., BOOTH T., ROHLAND N., MALLICK S., SZÉCSÉNYI-NAGY A., MITTNIK A., ALTENA E., LIPSON M., LAZARIDIS I., HARPER T.K., PATTERSON N., BROOMANDKHOSHBA CHT N., DIEKMANN Y., FALTYSKOVA Z., FERNANDES D., FERRY M., *et al.* (2018) – The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe, *Nature*, 555, 7695, p. 190-196.

OLALDE I., MALLICK S., PATTERSON N., ROHLAND N., VILLALBA-MOUCO V., SILVA M., DULIAS K., EDWARDS C.J., GANDINI F., PALA M., SOARES P., FERRANDO-BERNAL M., ADAMSKI N., BROOMANDKHOSHBACHT N., CHERON ET O., CULLETON B.J., FERNANDES D., LAWSON A.M., MAH M., OPPENHEIMER J., *et al.* (2019) – The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years, *Science*, 363, 6432, p. 1230-1234.

PATTERSON N., MOORJANI P., LUO Y., MALLICK S., ROHLAND N., ZHAN Y., GENSCHORECK T., WEBSTER T., REICH D. (2012) – Ancient Admixture in Human History, *Genetics*, 192, 3, p. 1065-1093.

PATTERSON N., ISAKOV M., BOOTH T., BÜSTER L., FISCHER C.-E., OLALDE I., RINGBAUER H., AKBARI A., CHERONET O., BLEASDALE M., ADAMSKI N., ALTENA E., BERNARDOS R., BRACE S., BROOMANDKHOSHBACHT N., CALLAN K., CANDILIO F., CULLETON B., CURTIS E., DEMETZ L., *et al.* (2022) – Large-Scale Migration into Britain During the Middle to Late Bronze Age, *Nature*, 601, 7894, p. 588-594.

PELTZER A., JÄGER G., HERBIG A., SEITZ A., KNIEP C., KRAUSE J., NIESELT K. (2016) – EAGER: efficient ancient genome reconstruction, *Genome Biology*, 17, 1, p. 60.

POPLI D., PEYRÉGNE S., PETER B.M. (2023) – KIN: a method to infer relatedness from low-coverage ancient DNA, *Genome Biology*, 24, 1, p. 10.

RACIMO F., SIKORA M., VANDER LINDEN M., SCHROEDER H., LALUEZA-FOX C. (2020) – Beyond broad strokes: sociocultural insights from the study of ancient genomes, *Nature Reviews Genetics*, 21, 6, p. 355-366.

RALF A., MONTIEL GONZÁLEZ D., ZHONG K., KAYSER M. (2018) – Yleaf: Software for Human Y-Chromosomal Haplogroup Inference from Next-Generation Sequencing Data B. Su (dir.), *Molecular Biology and Evolution*, 35, 5, p. 1291-1294.

RINGBAUER H., NOVEMBRE J., STEINRÜCKEN M. (2021) – Parental relatedness through time revealed by runs of homozygosity in ancient DNA, *Nature Communications*, 12, 1, p. 5425.

RIVOLLAT M., THOMAS A., GHESQUIÈRE E., ROHRLACH A.B., SPÄTH E., PEMONGE M.-H., HAAK W., CHAMBON P., DEGUILLOUX M.-F. (2022) – Ancient DNA gives new insights into a Norman Neolithic monumental cemetery dedicated to male elites, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119, 18, p. e2120786119.

ROHLAND N., HARNEY E., MALLICK S., NORDENFELT S., REICH D. (2015) – Partial uracil–DNA–glycosylase treatment for screening of ancient DNA, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 370, 1660, p. 20130624.

ROUDIL J.-L. (1978) – Abri de Brugas (Vallabrix, Gard). Informations archéologiques, *Gallia Préhistoire*, 21, 2, p.676-678.

SALANOVA L., TCHEREMISSINOFF Y. (dir.) (2011) – *Les sépultures individuelles campaniformes en France*, CNRS Éditions, 240 p.

SAUZADE G., SCHMITT A. (2020) – *Le dolmen du Villard au Lauzet-Ubaye (Alpes-de-Haute-Provence) et le contexte funéraire au Néolithique dans les Alpes méridionales. Réflexions sur le mobilier et les pratiques funéraires au Campaniforme en Provence*, Presses Universitaires de Provence, 222 p.

SCHUBERT M., LINDGREEN S., ORLANDO L. (2016) – AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging, *BMC Research Notes*, 9, 1, p. 88.

SCORRANO G., YEDIAY F.E., PINOTTI T., FEIZABADIFARAHANI M., KRISTIANSEN K. (2021) – The genetic and cultural impact of the Steppe migration into Europe, *Annals of Human Biology*, 48, 3, p. 223-233.

SEGUIN-ORLANDO A., DONAT R., DER SARKISSIAN C., SOUTHON J., THÈVES C., MANEN C., TCHÉRÉMISSINOFF Y., CRUBÉZY E., SHAPIRO B., DELEUZE J.-F., DALÉN L., GUILAINE J., ORLANDO L. (2021) – Heterogeneous Hunter-Gatherer and Steppe-Related Ancestries in Late Neolithic and Bell Beaker Genomes from Present-Day France, *Current Biology*, 31, 5, p. 1072-1083.e10.

SENDRA B., BLAISE E., LACHENAL T., MAGNIN F., MACHADO-YANES M.-C., MICHELJ., MOQUEL J., ONFRAY M., ORGEVAL M.,PROVENZANO N., REMICOURT M. (2013) – *ZAC Mitra 3, Garons, Gard, Languedoc-Roussillon, RFO de fouilles archéologiques préventives, Chronoterre Archéologie, SRALanguedoc-Roussillon*, 2 vol., 560 p.

SENDRA, B., LACHENAL, T., MICHEL, J., & MOQUEL, J. (2016) – La cellule funéraire du Bronze ancien 3 de Mitra à Garons (Gard, France). De la tombe au territoire & actualité de la recherche, actes des 11e rencontres méridionales de préhistoire récente (Montpellier, 25-27 septembre 2014), Toulouse, Archives d'Écologie préhistorique, p. 363-383.

SKOGLUND P., STORÅ J., GÖTHERSTRÖM A., JAKOBSSON M. (2013) – Accurate sex identification of ancient human remains using DNA shotgun sequencing, *Journal of Archaeological Science*, 40, 12, p. 4477-4482.

SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROTH C., BRANDT G., RIHUETE-HERRADA C., TEJEDOR-RODRÍGUEZ C., HELD P., GARCÍA-MARTÍNEZ-DE-LAGRÁN Í., ARCUSA MAGALLÓN H., ZESCH S., KNIPPER C., BÁNFFY E., FRIEDERICH S., MELLER H., BUENO RAMÍREZ P., BARROSO BERMEJO R., DE BALBÍN BEHRMANN R., HERRERO-CORRAL A.M., FLORES FERNÁNDEZ R., ALONSO FERNÁNDEZ C., JIMÉNEZ ECHEVARRIA J., *et al.* (2017) – The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age, *Scientific Reports*, 7, 1, p. 15644.

VANDER LINDEN M. (2006) – *Le phénomène campaniforme dans l'Europe du 3ème millénaire avant notre ère: Synthèse et nouvelles perspectives: Synthèse et nouvelles perspectives*, Bar International Series, 248 p.

VANDER LINDEN M. (2007) – What linked the Bell Beakers in third millennium BC Europe?, *Antiquity*, 81, 312, p. 343-352.

VANDER LINDEN M. (2016) – Population history in third-millennium-BC Europe: assessing the contribution of genetics, *World Archaeology*, 48, 5, p. 714-728.

VAN OVEN M., KAYSER M. (2009) – Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation, *Human Mutation*, 30, 2, p. E386-E394.

VILLALBA- MOUCO V., OLIART C., RIHUETE-HERRADA C., CHILDEBAYEVA A., ROHRLACH A.B., FREGEIRO M.I., CELDRÁN BELTRÁN E., VELASCO- FELIPE C., ARON F., HIMMEL M., FREUND C., ALT K.W., SALAZAR- GARCÍA D.C., GARCÍA ATIÉNZAR G., DE MIGUEL IBÁÑEZ MA.P., HERNÁNDEZ PÉREZ M.S., BARCIELA V., ROMERO A., PONCE J., MARTÍNEZ A., *et al.* (2021) – Genomic transformation and social organization during the Copper Age–Bronze Age transition in southern Iberia, *Science Advances*, 7, 47, p. eabi7038.

WEISSENSTEINER H., PACHER D., KLOSS-BRANDSTÄTTER A., FORER L., SPECHT G., BANDELT H.J., KRONENBERG F., SALAS A., SCHÖNHERR S. (2016) – HaploGrep 2: mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing, *Nucleic acids research*, 44, W1, p. W58-W63.

ZHAO S., GUO Y., SHENG Q., SHYR Y. (2014) – Heatmap3: an improved heatmap package with more powerful and convenient features, BMC *Bioinformatics*, 15, S10, p. P16

Acknowledgement

The authors thank Olivier Gorgé and the Molecular Biology team of the Département des Plateformes et Recherche Technologique at Institut de Recherche Biomédicale des Armées for processing samples for Next-generation sequencing. We are grateful to the genotoul bioinformatics platform Toulouse Occitanie (Bioinfo Genotoul, https://doi.org/10.15454/1.5572369328961167E12) for providing help, computing, and storage resources. We thank Wolfgang Haak for providing funding for radiocarbon dating of samples from Les Peirières. We are grateful to Frédéric Santos at PACEA for discussions and insights into computational analysis.

We are grateful to Vincent Ard for discussions regarding archaeological data and cultural background. We thank Etienne Patin at the Institut Pasteur for discussion and insights into computational analysis. The authors are grateful to Dominique Castex, Fanny Mendisco, Juliette Henrion, Eliza Orellana-González as well as other members from PACEA lab for discussions.

The authors thank the Service Régional de l'Archéologie Occitanie as well as the Institut National de Recherches Archéologiques Préventives through the PAS ANCESTRA (Coord. M. Pruvost and F. Maziere) for granting access to archaeological material.

This project is a part of a PhD Research project carried out at the University of Bordeaux, supervised by Marie-France Deguilloux and Mélanie Pruvost and funded by the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. Research was conducted in the PACEA lab (UMR 5199 CNRS). For radiocarbon dating, this study received funding from the PACEA lab following the ANCOR actions (Actions Nouvelles et COllectives de Recherche).

This project has received funding from the French National Research Agency (ANR) and Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) under both the ANR project ANCESTRA, Grant ANR15-CE27-0001 coordinated by Mélanie Pruvost and the Franco-German Call in Humanities and Social Sciences project ANR-DFG INTERACT, grant ANR-17-FRAL-0010, DFG-HA-5407/4-1, 2018-2023, coordinated by Marie-France Deguilloux and Wolfgang Haak. This research benefited from the scientific framework of the University of Bordeaux's IdEx "Investments for the Future" program / GPR "Human Past".

Author contributions

A.A., M.F.D., M.P. conceived the project and carried out research. H.D., J.G., A.Al, M.G. and F.M. provided samples and information about archaeological contexts and cultural aspects.
M.H.P, H.D.B., A.A and M.P. carried out aDNA laboratory work. A.A., M.P. and M.F.D. supervised radiocarbon dating. A.A. carried out computational analysis with input from M.F.D. and M.P.
A.A. wrote the paper with input from all co-authors.

III. Discussion, limites et perspectives

Les données génomiques obtenues sur un premier corpus de 25 individus ont permis de mieux caractériser la structure génétique des groupes humains installés dans la région du Languedoc entre 2 800 et 1 000 BCE, une région qui présentait jusqu'alors une documentation génomique lacunaire pour l'intervalle chronologique considéré et ne comptait aucune étude à l'échelle locale.

Rejoignant les observations précédemment effectuées sur les groupes d'Europe occidentale au IIIe millénaire, ces données ont permis de préciser la temporalité et l'impact de la diffusion de l'ancestralité génétique des steppes au sein du territoire français et complète ainsi l'image précédemment documentée d'un gradient nord-sud à l'échelle de l'Europe occidentale entre la péninsule Ibérique et l'Europe Centrale.

Autour de 2 500 BCE, période coïncidant avec la phase de diffusion initiale du Campaniforme et les premières occurrences détectées de la composante steppique en France, une dichotomie entre les régions nord et sud est visible au niveau génétique, illustrée à la fois par les niveaux estimés d'ascendance génétique des steppes et par les marqueurs uniparentaux des individus analysés au niveau génomique. En effet, un impact plus faible et plus tardif de la diffusion de cette ancestralité est visible au sein des groupes du sud de la France. Ceci contraste nettement avec les premières manifestations de cette ancestralité génétique en Alsace et au nord de la France, apparaissant plus anciennement et en plus fortes proportions parmi les groupes documentés.

En France, nous pouvons également noter qu'autour de 2 500 BCE, les données actuellement disponibles soulignent des proportions plus élevées d'ascendance dérivée des populations Yamanya chez les individus de sexe masculin. Les proportions les plus élevées sont plus particulièrement observées dans le nord-est de la France et notamment chez des individus provenant de sépultures individuelles associées à du mobilier campaniforme (Olalde *et al.*, 2018 ; Patterson *et al.*, 2022). Cependant pour étudier la diffusion initiale de cette ancestralité génétique et son articulation avec le fond culturel campaniforme, il convient de tenir compte de la représentation potentiellement biaisée des restes actuellement ciblés pour analyses génomiques.

En effet, une documentation de plus en plus abondante a permis de caractériser la variabilité génétique des groupes néolithiques français de la fin du IVe millénaire et de la première moitié du IIIe millénaire avant notre ère (Olalde *et al.*, 2018 ; Rivollat *et al.*, 2020 ; Brunel *et al.*, 2020 ;

Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Rivollat *et al.*, 2022 ; Patterson *et al.*, 2022 ; Arzelier *et al.*, 2022). Concernant la deuxième moitié du IIIe millénaire, une vingtaine d'individus ont jusqu'ici été analysés au niveau génomique, en grande majorité découverts en association avec du mobilier campaniforme, au sein de sépultures individuelles de la région Grand Est ou au sein de sépultures collectives dans la moitié sud de la France (Olalde *et al.*, 2018 ; Brunel *et al.*, 2020 ; Seguin-Orlando *et al.*, 2021 ; Patterson *et al.*, 2022). En France, une majorité des contextes funéraires associés aux phases les plus anciennes du Campaniforme correspond à des réutilisations de sépultures collectives implantées au cours du Néolithique récent et final tandis que les sépultures individuelles concernent principalement la moitié nord du territoire (Lemercier & Tchérémissinoff, 2011).

De par la pluralité des pratiques funéraires observées et la dichotomie entre les pratiques funéraires individuelles prépondérantes au nord et le réemploi de contextes collectifs au sud, la question d'un biais potentiel d'échantillonnage doit être soulevée. Premièrement, la nature même des ensembles collectifs, et leur réemploi sur plusieurs siècles limite fortement la possibilité de discuter des associations entre mobilier et individus échantillonnés, à plus forte raison de l'articulation entre ascendance génétique et attribution culturelle.

Par ailleurs, concernant les sépultures collectives qui ont actuellement fait l'objet d'analyses génomiques dans le sud de la France, il convient de noter que seulement quelques individus ont généralement été ciblés par sépulture, et ne représentent ainsi qu'un très faible échantillon de la diversité biologique locale.

Ceci est d'autant plus important à noter que les groupes du sud de la France paraissent également illustrer une hétérogénéité très localisée des niveaux d'ascendance steppique, ce qui est par exemple représenté par les individus analysés au sein du dolmen des Peirières (N=7 ; Brunel *et al.*, 2020, cette étude) et également au niveau micro-régionale.

Afin d'examiner la diversité génétique des groupes de la seconde moitié du IIIe millénaire, une caractérisation plus fine de la variabilité locale et régionale serait nécessaire. Ceci permettrait ainsi de clarifier davantage le cadre temporel et spatial de la diffusion de la composante génétique des steppes au sein du territoire et en fonction des contextes funéraires.

Concernant les individus représentés au sein du dolmen des Peirières, il est par ailleurs intéressant de souligner l'hétérogénéité identifiée des niveaux d'ancestralité génétique au regard des dynamiques d'utilisation du site. L'implantation du dolmen des Peirières se place dans la première moitié du IIIe millénaire BCE, en lien avec le Vérazien. Ceci est notamment

confirmé par des datations radiocarbone obtenues récemment sur des restes humains analysés au niveau génomique (PEI10, 2 894-2 678 cal BCE ; 4 200 +/- 30 BP ; Brunel *et al.*, 2020). Cependant, le monument a subi de profondes transformations après cette première phase d'utilisation : l'architecture du dolmen a été complètement réorganisée au cours de la seconde moitié du IIIe millénaire pour installer une "maison des morts" et les dépôts funéraires originels ont été enlevés, alors que les corps étaient encore en cours de décomposition, ce qui montre que l'utilisation de la sépulture était encore active (Duday, 2009). Du fait de la vidange de la chambre funéraire et de la restructuration drastique du dolmen, l'ampleur des dépôts attribuables à la première phase d'utilisation (couche 2) peut difficilement être établie. Les observations anthropologiques ont permis de dénombrer une centaine d'individus au sein du monument (Demangeot, 2008 ; Duday., 2009, Duday *et al.*, 2011). L'hypothèse selon laquelle les activités de curage de la chambre funéraire précédente et la réappropriation du monument aient été réalisées par les groupes campaniformes a été soulevée (Duday, 2009, Duday *et al.*, 2011). La présence d'une occupation campaniforme au sein du monument est en effet signalée par différents éléments : un peigne en os servant à la décoration de la céramique, des éléments céramiques à décors réalisés au peigne ou par impressions de cordelettes, ou encore des boutons à perforation en V (Demangeot, 2008 ; Duday, 2009, Duday *et al.*, 2011).

Malgré un échantillonnage extensif ayant ciblé plus de 40 pétreux, la mauvaise conservation de l'ADN au Dolmen des Peirières limite fortement la possibilité de mener une caractérisation génomique exhaustive de cet ensemble funéraire. Si des données génomiques ont pu dès lors être obtenues pour sept individus du monument, la faible représentativité de ce corpus par rapport au NMI identifié totalisant une centaine d'individus nous oblige ainsi à nuancer la possibilité d'apporter des éléments de discussion autour des dynamiques d'utilisation du monument et du recrutement funéraire. La représentativité des couches sépulcrales parmi les individus analysés est aussi trop partielle. Pour la couche de base (couche 2), un seul individu a pu être analysé au niveau génomique et daté, à partir d'un pétreux fragmentaire, correspondant à l'échantillon PEI 17 qui se trouvait sous un orthostate et dont l'attribution à cette couche de base est dès lors hautement probable. Cependant, ceci ne représente pas suffisamment d'arguments pour spéculer sur la différentiation ou non des phases d'utilisation du monument, au niveau chronologique, comme génétique. Il parait toutefois intéressant de noter, que le seul représentant de la couche de base, supposément Néolithique final et pré-campaniforme, correspond à l'individu PEI17, qui est par ailleurs l'individu portant le plus fort pourcentage

d'héritage génétique steppique. Des datations radiocarbone sont actuellement en attente pour cet échantillon.

Le séquençage de dix individus supplémentaires est actuellement en cours dans le but d'obtenir une meilleure résolution pour décrire la variabilité de l'ancestralité génétique des individus sur le site et compléter la documentation de la diversité génétique des groupes du sud de la France à la fin du Néolithique.

Les données acquises dans le cadre de ce travail ont par ailleurs permis d'augmenter significativement la documentation disponible pour les groupes français entre l'Âge du Bronze Moyen et l'Âge du Bronze final. Après un renouvellement important du pool génétique local suivant la diffusion de la composante des steppes au cours de la deuxième moitié du IIIe millénaire, la structure génétique des groupes du sud de la France illustre une certaine continuité au cours de l'Âge du Bronze. En effet, les données acquises ne permettent pas d'identifier un apport important de population, ou du moins un renouvellement du pool génétique entre le début et la fin du IIe millénaire. Nous pouvons cependant noter que ces observations reposent sur un faible nombre d'individus à l'échelle du territoire français concernant la fin du IIe millénaire. Les données d'ores et déjà acquises seront ainsi complétées très prochainement par l'analyse génomique de 14 échantillons datés du Bronze final pour les sites de Redessan et Mitra (2 et 3) localisés dans la région du Gard. Il serait par ailleurs nécessaire d'étendre la caractérisation génomique des groupes français en dehors des régions les plus méridionales et septentrionales. Des lacunes importantes sont en effet à noter concernant le reste du territoire, notamment concernant la façade atlantique et le centre du pays. Une caractérisation génétique plus dense des groupes français de l'Âge du Bronze, couplée à des datations C14, offrirait ainsi la possibilité de représenter les affinités génétiques entre les groupes français et les territoires voisins, régionalement et diachroniquement, au regard des patterns de mobilité décrits récemment (Patterson *et al.*, 2022).

Un autre axe de ce projet s'est focalisé sur l'étude génomique des individus identifiés dans l'occupation mortuaire de Quinquiris à Castelnaudary.

Au sein des fosses mortuaires de Quinquiris, la conservation macroscopique des ossements est relativement mauvaise, et s'accompagne d'une conservation de l'ADN endogène assez médiocre. De ce fait, nous avons privilégié un échantillonnage sur les restes crâniens (os pétreux et dents) et pour optimiser l'obtention de résultats génomiques exploitables, nous avons combiné le séquençage shotgun et la capture. Ceci a permis d'obtenir des données génomiques

pour 17 individus au sein des secteurs 5 (N=2) et 7 (N=15), sur un NMI de 33 individus identifiés sur ces mêmes secteurs.

Si la totalité des défunts identifiés n'est pas représentée au niveau génomique, les résultats obtenus soulèvent toutefois plusieurs éléments de discussion autour du fonctionnement de l'espace mortuaire. En effet, plusieurs liens de parenté biologique ont été mis en évidence, représentés à la fois au sein d'une même fosse mais également entre plusieurs individus déposés dans des fosses distinctes du secteur 7 dont l'occupation se trouve à l'intermédiaire entre l'Âge du Bronze ancien et l'Âge du Bronze moyen. Les relations biologiques identifiées sont à la fois maternelles et paternelles. Les données disponibles ne permettent pas d'exclure les associations paternelles entre les individus et un système de descendance patrilinéaire, mais au moins deux occurrences d'associations maternelles entre les individus sont visibles. Les relations de parenté biologique proche liant les individus des fosses 7114 et 7038 ainsi que les individus des fosses 7035 et 7039 indiqueraient un fonctionnement concomitant de ces structures. Toutefois il est nécessaire de soulever qu'on ne peut exclure ni pour l'individu 7114-2, ni pour les individus 7039-26 et 7039-27, qu'il ne s'agisse de dépôts secondaires de restes crâniens, et leur récupération dans les fosses voisines.

Il convient de noter que des datations radiocarbone complémentaires, actuellement en cours, seront primordiales afin de préciser la chronologie des occupations mortuaires, au sein des fosses et entre les fosses et également l'articulation entre les dépôts humains et les dépôts de faune pour lesquels plusieurs dates sont d'ores et déjà disponibles.

En effet, la destination première de ces structures n'est pas nécessairement sépulcrale, une question qui a notamment été soulevée dans le cas des dépôts de la structure 7114 (Alcantara *et al.*, 2015). À Quinquiris, les fosses contenant des dépôts humains se trouvent régulièrement au voisinage de structures similaires à usage domestique, dans des secteurs de concentration de vestiges d'habitat. Par ailleurs les défunts ne reposent pas systématiquement sur le fond des fosses et ne constituent pas nécessairement les premiers dépôts réalisés dans ces structures. C'est par exemple le cas pour la structure 7114, où un dépôt important de faune précède les premiers dépôts de restes humains (incluant notamment deux canidés, un chat, trois porcs, deux caprinés et un bovin). Toutefois, de par la quantité de faune présente et par le fait que ces animaux n'ont pas été consommés, ce dépôt donne dès lors un caractère très atypique à la fosse et pourrait éventuellement constituer un acte consacrant l'espace (Alcantara *et al.*, 2015 ; Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3, Figure D2).

Actuellement moins d'une dizaine de sites archéologiques a révélé la présence de dépôts de restes humains comparables au sein de fosses circulaires accompagnés ou non de restes de faune entre l'Aude et les Bouches du Rhône (Figure 49, Lachenal *et al.*, 2017). Concernant les structures associant des dépôts importants de faune et de restes humains, des parallèles ont également été faits avec des pratiques observées au nord de la péninsule Ibérique en Catalogne, sur le site de Can Roqueta par exemple (Alcantara *et al.*, 2015 ; Albizuri *et al*., 2015).

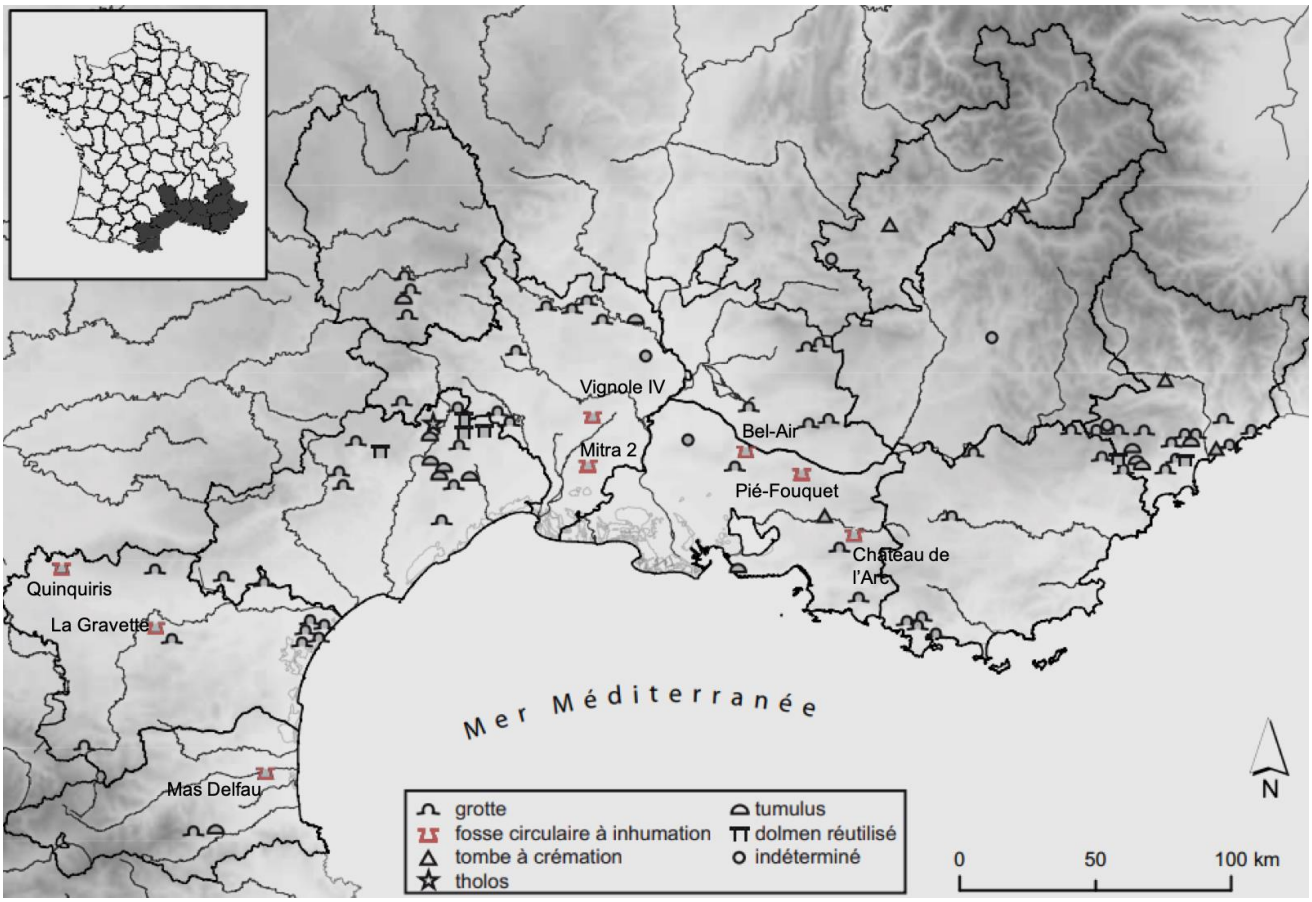


Figure 49 : Carte de répartition des types de structures mortuaires du Bronze moyen et du Bronze final dans le sud de la France et localisation des fosses circulaires à inhumation (modifié d'après Lachenal et al., 2017).

Les modalités des dépôts de corps humains sont variables entre les gisements et les fosses. En dehors des dépôts pluriels successifs, des inhumations individuelles ont également été mises en évidence au sein de ce type de structures, ce qui est par exemple attesté à Mas Delfau (Pyrénées-Orientales), Mitra 2 (Gard) et Pié-Fouquet (Bouches-du-Rhône ; Figure 49).

Ainsi, 14 individus originaires des sites de Redessan et Mitra dans le Gard sont actuellement en cours d'analyse afin de compléter les résultats déjà obtenus pour l'occupation de Quinquiris. La conservation de l'ADN endogène pour ces sites est encourageante et ceci permettra prochainement d'interroger la variabilité des fosses mortuaires, notamment dans les modes de recrutement, au sein de l'espace géographique de distribution de cette pratique, d'ouest en est mais également entre le Bronze ancien et moyen (Quinquiris, Mitra 3) et le Bronze final (Redessan, Mitra 2).

Résumé du chapitre

- Données génomiques 25 individus du Languedoc, ~2 800 -1000 BCE.
- Augmente significativement le nombre d'individus pour l'Âge du Bronze en France.
- Double approche populationnelle et locale.

- Turnover génétique ~2 500 BCE : diffusion de l'ancestralité steppique.
- Diffusion plus tardive et moins prononcée dans le sud de la France vs nord du pays.
- Continuité génétique au cours du second millénaire BCE dans sud de la France.
- Dolmen des Peirières : étude à poursuivre mais limitée par mauvaise conservation de l'ADN, hétérogénéité très localisée de l'ancestralité génétique.
- **Quinquiris** : Liens de parenté au sein des fosses mortuaires et entre les fosses compatibles avec fonctionnement concomitant, relations maternelles et paternelles identifiées.

Perspectives :

- Nécessité d'une caractérisation plus fine de la variabilité génétique des groupes du IIIe millénaire BCE considérant autres régions et variabilité des contextes funéraires.
- Etendre caractérisation génomique des groupes de l'Âge du Bronze à d'autres régions de France et comparer affinités génétiques avec les territoires voisins.
- Compléter l'analyse des fosses mortuaires par d'autres sites.

Chapter highlights

- Genomic data of 25 individuals from Languedoc, ~2800-1000 BCE.
- Significantly increases the number of individuals for the Bronze Age in France.
- Dual population and local approach.

- Genetic turnover around 2500 BCE: diffusion of steppe ancestry.
- Later and less pronounced diffusion in southern France compared to the northern part of the territory.
- Genetic continuity during the IInd millennium BCE in southern France
- Dolmen des Peirières: undergoing study limited by poor DNA preservation, results point to localized heterogeneity in genetic ancestry.
- **Quinquiris:** Biological relatedness within and between mortuary pits compatible with co-occurring use, maternal and paternal links identified.

Perspectives:

- Need for detailed characterization of genetic variability among groups of the third mill. BCE, considering other regions and variability of funerary contexts.
- Expand genomic characterization of Bronze Age groups to other regions of France and compare genetic affinities with neighboring territories.
- Supplement the analysis of Bronze Age mortuary pits with other sites.

Conclusions & perspectives

L'objectif principal de ce projet était de poursuivre la documentation génomique des groupes du Néolithique et de l'Âge du Bronze au sein du sud de la France, région qui n'était alors que très peu documentée. Au cours de ce travail, 184 échantillons au total ont pu être prélevés et ont pu faire l'objet d'un « screening » via un séquençage shotgun à faible profondeur. Ce premier niveau d'analyse a ainsi permis d'évaluer la conservation de l'ADN ancien sur ces différents restes humains, provenant de 11 sites archéologiques de la région Occitanie. Au sein de ce corpus, l'échantillonnage a été réalisé sur des restes pétreux, dentaires et infra-crâniens provenant de contextes variés (cavités, abris, dolmens, nécropoles ouvertes). La conservation de l'ADN présente ainsi une grande variabilité. Cette hétérogénéité est visible aussi bien d'un site à l'autre qu'au sein d'un même site (Figure 50 A et B).

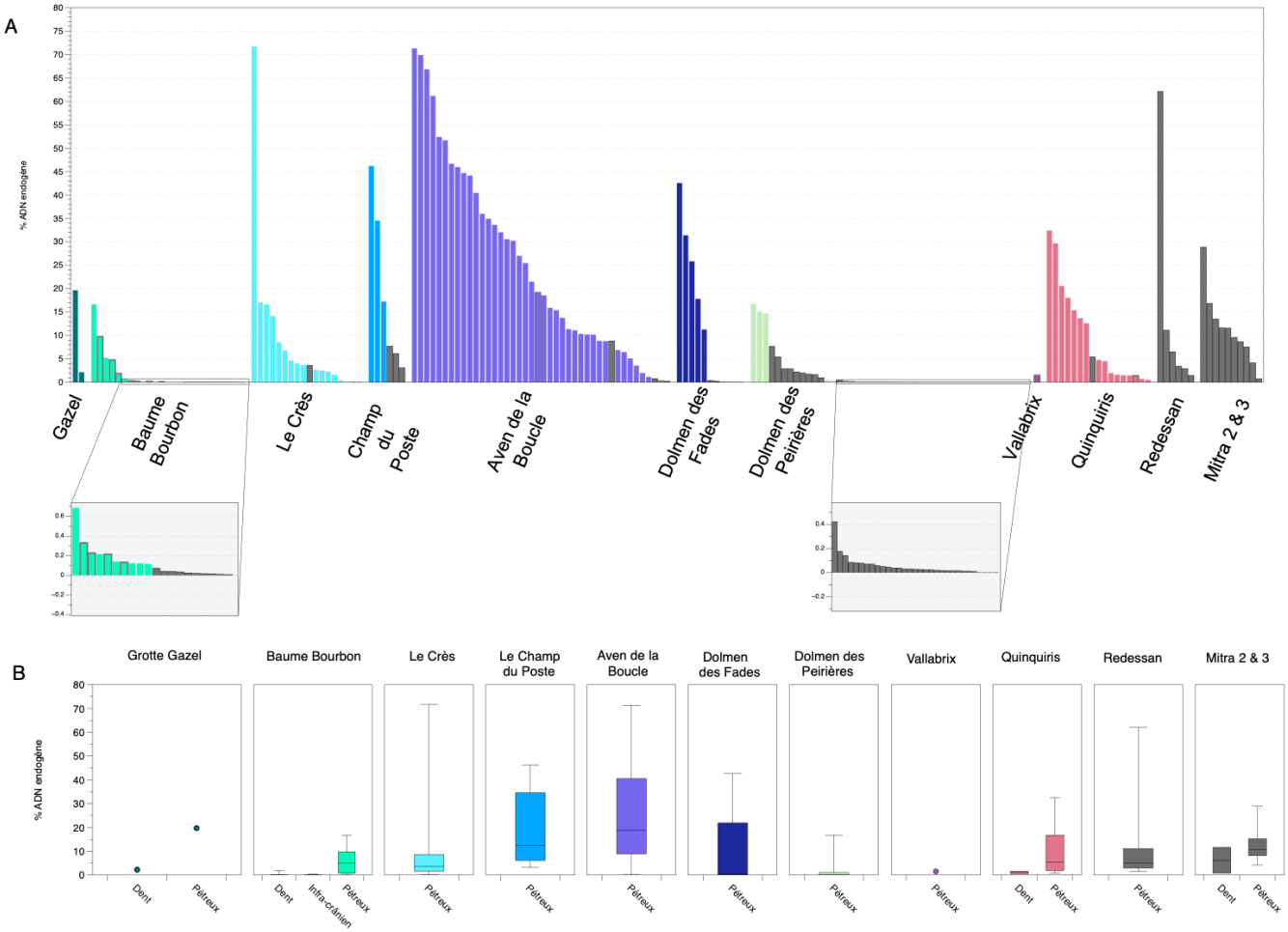


Figure 50 : Résultats du séquençage shotgun à faible profondeur présentant la conservation de l'ADN endogène au sein du copus. A) Conservation par échantillon, les échantillons en gris n'ont pas été séquencés au niveau génomique. B) Conservation par site et par région anatomique échantillonnée.

De manière attendue, les échantillons prélevés sur les restes pétreux ont une nette tendance à donner de meilleurs résultats (12.3 % d'ADN endogène en moyenne) que les autres régions anatomiques (1.7 % en moyenne pour les dents et 0.1 pour les restes infra-crâniens). Il ne fait aucun doute que dans des contextes où les sujets sont individualisés et représentés par des restes crâniens, un échantillonnage ciblant en priorité les restes pétreux permet d'optimiser les prélèvements et l'obtention de résultats exploitables.

Au cours de ce travail, nous avons eu l'opportunité de réaliser des analyses sur plusieurs sépultures collectives, au sein desquelles l'individualisation des sujets peut être perdue suite aux divers processus taphonomiques et à la remobilisation des restes humains. Par ailleurs, pour ce type d'ensembles collectifs, où les sujets en connexion ou proximité anatomique sont peu nombreux, un écart important entre les restes pétreux et le NMI peut exister. Dans ce cas, un échantillonnage exclusif des os temporaux n'est pas nécessairement avisé, ou en tout cas peut limiter le nombre de données accessibles. Pour ces contextes, nous avons ainsi dû penser différemment la stratégie d'échantillonnage, et l'adapter en fonction des sites et des problématiques qui en émergent. L'intérêt de cibler des restes dentaires, voir dans une moindre mesure infra-crâniens peut par exemple être illustré par la Baume Bourbon. Pour ce site, présentant les plus anciennes sépultures néolithiques de notre corpus, et ainsi une rare opportunité de caractériser ce type de population, cette stratégie d'échantillonnage a permis d'obtenir des données génomiques pour trois individus supplémentaires et une meilleure résolution de la variabilité génétique locale ainsi que des liens de parentés entre les individus.

Toutefois, ce type d'approche ne peut être systématisé sur tous les contextes collectifs, dans la mesure où une telle stratégie doit aussi tenir compte de la composition de l'assemblage osseux et du nombre d'individu minimum identifié et de la possibilité de conduire les analyses. Pour les sépultures collectives ayant accueilli plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'individus, cette stratégie ne peut être envisagée à des coûts raisonnables, aussi bien en termes de coûts d'analyses que de nombre de prélèvements invasifs réalisés. Les restes dentaires sont souvent très bien représentés au sein des sépultures collectives, cependant les dents isolées présentent l'inconvénient de garantir peu de fiabilité concernant la position des vestiges par exemple, car plus sujettes aux déplacements. Par ailleurs, les os longs présentant une zone corticale dense préférentiellement ciblée pour les prélèvements, comme les fémurs, humérus ou tibia, peuvent également faire l'objet de remobilisations, comme illustré à l'Aven de la Boucle. La conservation de l'ADN sur les os longs étant généralement moins bonne, il est d'abord nécessaire d'évaluer à l'échelle du site la conservation de l'ADN et l'opportunité d'entreprendre

ces analyses. Systématiquement, un premier screening a été réalisé sur un sous-échantillon de vestiges. Cette stratégie nous a permis d'entrevoir la faisabilité des analyses sur les sites et de confronter la conservation de l'ADN aux questions soulevées par les contextes, en concertation étroite avec les anthropologues et archéologues. Il en ressort que toute stratégie de prélèvement doit impérativement être pensée en fonction des caractéristiques des assemblages osseux, discutée avec les archéologues et idéalement être précédée d'une étude anthropologique complète.

Ainsi, concernant l'Aven de la Boucle, le Dolmen des Peirières, et le Dolmen des Fades nous avons privilégié l'échantillonnage des pétreux, tout en ayant conscience de ne pouvoir accéder qu'à une part limitée des populations étudiées.

Par ailleurs, l'emploi combiné du shotgun et de la capture pour obtenir des données génomiques au cours de ce travail, nous a également permis d'augmenter significativement le nombre d'individus analysables et d'ouvrir des questions supplémentaires à l'échelle des ensembles sépulcraux. Lorsque la commercialisation du kit de capture MyBaits Expert Human Affinities a été lancée en 2021 par Arbor Biosciences, nous avons pu reconsidérer le séquençage d'un certain nombre d'échantillons ce qui a permis de développer des approches plus complètes qu'initialement envisagé pour certains sites.

Cette approche combinée a permis en l'état, d'analyser des données génomiques pour 78 individus. Les résultats obtenus ont permis de répondre à plusieurs problématiques, que nous avons développées dans ce manuscrit en trois axes. Par ailleurs, ce travail a permis d'envisager différentes extensions, dont certaines suivent déjà leur cours à l'heure actuelle, et d'autres constituent des perspectives qui seront traitées ultérieurement. Cette documentation visait à en premier lieu à évaluer les caractéristiques génétiques des groupes néolithiques à l'échelle régionale et de décrire leur évolution jusqu'à l'Âge du Bronze.

Dans un premier axe, un corpus de 28 individus, complété récemment par un génome supplémentaire pour la grotte Gazel, a donné une première impulsion à ces problématiques en examinant la variabilité génétique des groupes du sud de la France entre les VIe et IIIe millénaire avant notre ère. Nous avons ainsi pu préciser les processus de néolithisation au sein du territoire français en replaçant les groupes du sud de la France dans le paysage européen et au sein des courants de néolithisation. Nos résultats ont notamment pu compléter la documentation existante, en montrant que des groupes de taille plus restreinte ont été associés à la diffusion néolithique méditerranéenne et en illustrant l'existance de contacts biologiques prononcés avec

les groupes mésolithiques. Par ailleurs, le corpus étudié nous a permis d'examiner la variabilité génétique régionale entre la seconde phase de néolithisation et le développement du Cardial jusqu'à la première moitié du IIIe millénaire avant notre ère. Ce transect a permis d'illustrer une relative continuité génétique au sein des groupes du sud de la France, en dépit des transformations culturelles documentées. L'obtention toute récente de données génomiques pour 12 individus supplémentaires pour le site du Crès, constitue également un prolongement de ce travail. Il sera ainsi possible d'explorer la variabilité génétique locale et de confronter la diversité des caractères génétiques identifiés à la diversité des pratiques funéraires d'ores et déjà mise en évidence.

Ce premier axe d'étude a permis d'ouvrir des questionnements préliminaires autour de la diversité génétique locale des communautés étudiées, à l'échelle des sites archéologiques, notamment illustrée par les dix premiers individus analysés provenant de l'Aven de la Boucle. La conservation de l'ADN sur ce site, la richesse de documentation archéo-anthropologique ainsi que les questions émergentes nous ont ainsi encouragé à poursuivre l'échantillonnage sur ce site, constituant le deuxième axe de ce travail.

Dans le chapitre 2, nous nous sommes ainsi intéressés à une autre échelle, menant une étude archéogénomique extensive sur l'ensemble funéraire de l'Aven de la Boucle à Corconne (Gard).

Cette étude a combiné données génomiques, données archéo-anthropologiques et modélisations bayésiennes à partir des dates radiocarbone afin d'examiner le recrutement funéraire et les dynamiques d'occupation de la sépulture. Nous avons pu analyser les données génomiques de 37 individus, et générer des datations pour 27 d'entre eux. Ce chapitre a permis d'explorer l'intérêt de ce type d'approche combinée, incrémentant différents proxy et méthodes d'analyses, et son application aux contextes sépulcraux collectifs. Les analyses génétiques ont permis de renforcer plusieurs hypothèses émises au cours de l'étude archéo-anthropologique de la cavité, identifiant des liens de parenté ainsi qu'une nette sélection basée sur le sexe, dénotée par la surreprésentation des hommes dans la sépulture collective. Comme nous l'avons observé de manière récurrente au sein des communautés composant notre corpus d'étude, les analyses ont indiqué l'existence d'un système patrilinéaire. Dans le cas de l'Aven de la Boucle, le rôle joué par l'appartenance à un lignage paternel spécifique dans l'accès à la sépulture ressort assez nettement. La présence de femmes incluses dans ce système de filiation est également plausible, même si ces observations sont uniquement fondées sur les restes crâniens étant présents dans la cavité. Les datations et les modélisations bayésiennes développées par D. Binder et P. Garberi

ont permis d'examiner l'articulation entre les caractéristiques génétiques identifiées et le phasage chronologique de l'utilisation de la cavité. Les modélisations tendent ainsi à montrer une certaine continuité, dans la mesure où aucun hiatus n'est détectable entre les phases, tandis que certaines modifications dans la composition du groupe peuvent être mises en avant. L'étude a également révélé des dépôts d'individus à l'Âge du Bronze, mais sans lien évident avec la sépulture néolithique.

Cette approche, et ce dernier point notamment, appuie également sur l'importance d'accompagner de datations radiocarbone l'étude archéogénomique de tels ensembles funéraires collectifs. Les sépultures collectives, notamment les dolmens, peuvent faire l'objet de réutilisation sur des périodes plus ou moins longues. Au cours de ces périodes d'utilisation, de nombreuses transformations peuvent avoir lieu. Par exemple, l'identité biologique même du groupe utilisant la structure est susceptible de changer, ce qu'il est possible de percevoir au niveau génomique notamment en cas de réappropriation de structures plus anciennes par des groupes campaniformes ou à l'Âge du Bronze. Mais des transformations peuvent également concerner les règles de recrutement de la sépulture, qui au cours d'une utilisation ne sont pas nécessairement rigides et peuvent évoluer sur un temps plus court. L'analyse génomique des sépultures collectives permet de dessiner un certain nombre de caractéristiques biologiques qui décrivent l'assemblage osseux étudié : liens de parenté, sexe, lignées paternelles et maternelles, affinités géographiques, ancestralité génétique. Cependant seule une approche combinée à des datations fines, permet de replacer ces caractéristiques dans le temps et de les évaluer avec un regard critique, voir de discuter de leur phasage.

La poursuite de cette approche s'est vue limitée dans le cadre de ce travail par une conservation relativement médiocre de l'ADN dans les assemblages osseux provenant des dolmens audois étudiés (Dolmen des Fades, Dolmen des Peirières) ne permettant pas une résolution suffisante pour aborder ces questions. Cependant nous ne pouvons être qu'enthousiaste vis-à-vis du potentiel qu'offre l'application de ce type d'approche à d'autres contextes sépulcraux collectifs.

Une étude combinant datations radiocarbone, analyses génomiques et modélisations bayésiennes pourrait notamment présenter un intérêt pour comparer, à l'échelle locale ou micro-régionale, le fonctionnement de plusieurs entités funéraires collectives au sein d'une même zone, en interrogeant par exemple leur simultanéité et leurs caractéristiques respectives, notamment dans le cas où la question d'une inter-visibilité des monuments est soulevée.

Dans un troisième axe, nous avons présenté les résultats préliminaires d'une étude génomique portant sur 25 individus du Languedoc datés entre 2 800 et 1 000 avant notre ère. Cet échantillon amorce ainsi le comblement d'une lacune temporelle et spatiale pour les groupes du territoire français entre le IIIe millénaire et le Ier millénaire avant notre ère. Dans cet axe, nous avons combiné les deux échelles d'études précédemment entreprises, en menant une documentation populationnelle à l'échelle régionale et en conduisant un examen plus local de l'occupation mortuaire de Quinquiris. À l'échelle populationnelle, les premières analyses réalisées ont permis de mieux décrire la structure génétique des populations de cette période et la temporalité de la diffusion de l'ancestralité génétique steppique sur le territoire. Les résultats complètent et confortent les observations précédentes effectuées à l'échelle de l'Europe occidentale, révélant une dichotomie entre le nord et le sud du pays, avec une diffusion plus tardive et moins marquée dans le sud de cet ancestralité génétique. Cette discussion mérite cependant d'être complétée, en étendant une documentation génomique fine à d'autres régions. Il convient en effet de clarifier la diffusion de l'ancestralité génétique des steppes et son articulation avec la diffusion du Campaniforme ainsi que l'avènement des sociétés de l'Âge du Bronze ancien. Pour éclaircir les liens entre ces phénomènes, nous soulignons la nécessité de dater précisément les individus analysés afin d'établir une chronologie de l'afflux de ce signal génétique dans le territoire de la France actuelle. Certaines zones restent par ailleurs totalement dépourvues à ce jour d'études génomiques pour la transition entre le Néolithique et l'Âge du Bronze, c'est par exemple le cas de la façade atlantique.

Ce dernier point constitue un des objectifs du projet ANR LINK (coord. M. Pruvost), dont le développement permettra de compléter significativement cette documentation lacunaire, à la fois pour la façade atlantique et la région Occitanie. Dans ce cadre, les résultats génomiques d'ores et déjà acquis pour les quatre sites étudiés dans ce dernier axe seront complétés par des données supplémentaires, actuellement en cours d'acquisition. Ceci concerne par exemple le Dolmen des Peririères, pour lequel 13 échantillons supplémentaires sont en cours d'analyse en vue de leur séquençage via la méthode de capture. Ces analyses permettront ainsi une clarification de la variabilité génétique locale, déjà abordée au cours de ce travail.

Concernant la mise en perspective des données génomiques acquises et des contextes sépulcraux étudiés, nous avons pu conduire une étude spécifique sur les structures mortuaires Âge du Bronze ancien-Âge du Bronze moyen de Quinquiris à Castelnaudary, mettant en évidence des liens de parenté biologique entre certains individus au sein des fosses plurielles mais également entre les fosses, soulevant des questions sur l'organisation de l'espace

mortuaire. Ce travail amorce la documentation de ces contextes mortuaires atypiques au niveau génomique, actuellement poursuivi par le séquençage de 14 échantillons supplémentaires pour deux sites du Gard (Cureboussot à Redessan et Mitra 2 et 3, à Garons et Saint-Gilles).

Ces différents prolongements envisagés permettront ainsi de préciser les questionnements soulevés dans le cadre de ce travail, ayant dès lors permis d'explorer le potentiel d'une approche archéogénomique diachronique et régionale.

Bibliographie

References

ABBO S., GOPHER A. (2017) – Near Eastern Plant Domestication: A History of Thought, *Trends in Plant Science*, 22, 6, p. 491-511.

ALBIZURI S., MAROTO J., NADAL J., MAJÓ T., SÁNCHEZ MARCO A.,CARLÚS X., RODRÍGUEZ A., PALOMO A. (2015) – Wild carnivore and wild bird deposits in an agro-pastoral community during the Bronze Age: Can Roqueta II (northeast Iberian Peninsula), *Munibe Antropologia-Arkeologia*, 66, p. 163-184.

ALCANTARA A., KNOCKAERT J., KIRSCHENBILDER B., DELSOL N., ROUSSEAU C. RUZZU F. (2015) - Sépultures collectives et dépôts de faune au Bronze ancien à Castelnaudary (Aude, Languedoc-Roussillon), *Bulletin de l'APRAB*, n° 13, 2015, p. 17-22

ALEXANDER D.H., NOVEMBRE J., LANGE K. (2009) – Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals, *Genome Research*, 19, 9, p. 1655-1664.

ALLENTOFT M.E., SIKORA M., SJÖGREN K.-G., RASMUSSEN S., RASMUSSEN M., STENDERUP J., DAMGAARD P.B., SCHROEDER H., AHLSTRÖM T., VINNER L., MALASPINAS A.-S., MARGARYAN A., HIGHAM T., CHIVALL D., LYNNERUP N., HARVIG L., BARON J., CASA P.D., DĄBROWSKI P., DUFFY P.R., *et al.* (2015) – Population genomics of Bronze Age Eurasia, *Nature*, 522, 7555, p. 167-172.

ALLENTOFT M.E., SIKORA M., REFOYO-MARTÍNEZ A., IRVING-PEASE E.K., FISCHER A., BARRIE W., INGASON A., STENDERUP J., SJÖGREN K.-G., PEARSON A., DA MOTA B.S., PAULSSON B.S., HALGREN A., MACLEOD R., SCHJELLERUP JØRKOV M.L., DEMETER F., NOVOSOLOV M., SØRENSEN L., NIELSEN P.O., HENRIKSEN R.H.A., *et al*. (2022) – *Population Genomics of Stone Age Eurasia*, bioRxiv

ALTINIŞIK N.E., KAZANCI D.D., AYDOĞAN A., GEMICI H.C., ERDAL Ö.D., SARIALTUN S., VURAL K.B., KOPTEKIN D., GÜRÜN K., SAĞLICAN E., FERNANDES D., ÇAKAN G., KORUYUCU M.M., LAGERHOLM V.K., KARAMURAT C., ÖZKAN M., KILINÇ G.M., SEVKAR A., SÜRER E., GÖTHERSTRÖM A., *et al.* (2022) – A genomic snapshot of demographic and cultural dynamism in Upper Mesopotamia during the Neolithic Transition, *Science Advances*, 8, 44, p. eabo3609.

AMMERMAN A.J., CAVALLI-SFORZA L.L. (1984) – *The neolithic transition and the genetics of populations in Europe*, Princeton, Princeton University Press, 176 p.

ANDERSON S., BANKIER A.T., BARRELL B.G., DE BRUIJN M.H.L., COULSON A.R., DROUIN J., EPERON I.C., NIERLICH D.P., ROE B.A., SANGER F., SCHREIER P.H., SMITH A.J.H., STADEN R., YOUNG I.G. (1981) – Sequence and organization of the human mitochondrial genome, *Nature*, 290, 5806, p. 457-465.

ANDREWS R.M., KUBACKA I., CHINNERY P.F., LIGHTOWLERS R.N., TURNBULL D.M., HOWELL N. (1999) – Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA, *Nature Genetics*, 23, 2, p. 147-147.

ANTONIO M.L., GAO Z., MOOTS H.M., LUCCI M., CANDILIO F., SAWYER S., OBERREITER V., CALDERON D., DEVITOFRANCESCHI K., AIKENS R.C., ANELI S., BARTOLI F., BEDINI

A., CHERONET O., COTTER D.J., FERNANDES D.M., GASPERETTI G., GRIFONI R., GUIDI A., LA PASTINA F., *et al.* (2019) – Ancient Rome: A genetic crossroads of Europe and the Mediterranean, *Science*, 366, 6466, p. 708-714.

ARMELAGOS G.J., GOODMAN A.H., JACOBS K.H. (1991) – The origins of agriculture: Population growth during a period of declining health, *Population and Environment*, 13, 1, p. 9-22.

ARNAUTOU, J. P., BLONDIAUX, J., COINDRE, J. M., DUDAY, H. (2011) – Aux origines de la maladie osseuse de Paget. Un nouveau cas néolithique dans le sud de la France. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, *23*,1, p. 94-104.

ARON F., U NEUMANN G., BRANDT G. (2020) – *Half-UDG treated double-stranded ancient DNA library preparation for Illumina sequencing v1*

ARZELIER A., RIVOLLAT M., DE BELVALET H., PEMONGE M.-H., BINDER D., CONVERTINI F., DUDAY H., GANDELIN M., GUILAINE J., HAAK W., DEGUILLOUX M.-F., PRUVOST M. (2022) – Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities, *iScience*, 25, 11, p. 105387.

ASH, A., FRANCKEN, M., PAP, I., TVRDÝ, Z., WAHL, J., & PINHASI, R. (2016) – Regional differences in health, diet and weaning patterns amongst the first Neolithic farmers of central Europe. *Scientific reports*, *6*, 1, p. 1-10.

AUBRY T., COSTAMAGNO S., GONZALEZ S. (dir.) (2016) – *Le Chasséen, des Chasséens... Retour sur une culture nationale et ses parallèles, Sepulcres de fossa, Cortaillod, Lagozza*, (actes coll. int. Paris, nov. 2014), Paris, Mémoires de la Société préhistorique française, 556 p.

BALARESQUE P., BOWDEN G.R., ADAMS S.M., LEUNG H.-Y., KING T.E., ROSSER Z.H., GOODWIN J., MOISAN J.-P., RICHARD C., MILLWARD A., DEMAINE A.G., BARBUJANI G., PREVIDERÈ C., WILSON I.J., TYLER-SMITH C., JOBLING M.A. (2010) – A Predominantly Neolithic Origin for European Paternal Lineages, *PLoS Biology*, 8, 1, p. e1000285.

BARRETT R., KUZAWA C.W., MCDADE T., ARMELAGOS G.J. (1998) – Emerging and Re-Emerging Infectious Diseases: The Third Epidemiologic Transition, *Annual Review of Anthropology*, 27, 1, p. 247-271.

BAR-YOSEF O. (1998) – The Natufian culture in the Levant, threshold to the origins of agriculture, *Evolutionary Anthropology*, 6, 5, p. 159-177.

BEECHING, A. (1995) – Nouveau regard sur le Néolithique ancien et moyen du Bassin rhodanien. *Chronologies néolithiques*, *6000*, p. 93-111.

BEECHING, A. (2003) – Mobilité et société néolithiques dans les Alpes occidentales et la France méridionale, *Preistoria alpina*, *39*, p. 175-187.

BELFER-COHEN A., BAR-YOSEF O. (2002) – Early Sedentism in the Near East, in I. Kuijt (dir.), *Life in Neolithic Farming Communities*, Boston, Kluwer Academic Publishers (Fundamental Issues in Archaeology), p.19-38.

BENTLEY R.A., LAYTON R.H., TEHRANI J. (2009) – Kinship, marriage, and the genetics of past human dispersals, *Human Biology*, 81, 2-3, p. 159-179.

BERGER, J. F., METALLINOU, G., & GUILAINE, J. (2013) – Vers une révision de la transition méso-néolithique sur le site de Sidari (Corfou, Grèce), Nouvelles données géoarchéologiques et radiocarbone, évaluation des processus post-dépositionnels, *colloque Transition en Préhistoire*, p. 213-232.

BERGSTRÖM A., FRANTZ L., SCHMIDT R., ERSMARK E., LEBRASSEUR O., GIRDLAND-FLINK L., LIN A.T., STORÅ J., SJÖGREN K.-G., ANTHONY D., ANTIPINA E., AMIRI S., BAR-OZ G., BAZALIISKII V.I., BULATOVIC J., BROWN D., CARMAGNINI A., DAVY T., FEDOROV S., FIORE I., *et al.* (2020) – Origins and genetic legacy of prehistoric dogs, *Science*, 370, 6516, p. 557-564.

BESSE M. (2015) – Territorialités, transferts, interculturalités dans les contextes de la diffusion du Campaniforme en Europe, *in Les systèmes de mobilité de la préhistoire au Moyen Âge : XXXVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*, Editions APDCA, p. 419-430.

BEYNEIX A. (1997) – Les sépultures cardiales et épicardiales de France méridionale, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 94, 2, p. 191-197.

BIAGI P., SPATARO M. (2005) – New observations on the radiocarbon chronology of the Starčevo-Criş and Körös cultures, *in* L. Nikolova, J. Fritz, J. Higgins, (dir.) *Prehistoric Archaeology and Anthropological Theory and Education: Reports of Prehistoric Research Projects*, p. 6-7.

BINDER D., BROCHIER J.-É., DUDAY H., HELMER D., MARINVAL P., THIEBAULT S., WATTEZ J. (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* T. D. Price (dir.), *Europe's First Farmers*, Cambridge University Press, p.117-143.

BINDER D., LEPERE C., MAGGI R. (2008) – Épipaléolithique et Néolithique dans l'arc liguro-provençal : Bilan et perspectives de recherche, *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, supplément 1, p. 49-62.

BINDER D., BATTENTIER J., DELHON C., SÉNÉPART I. (2017a) – In pursuit of a missing transition: the Mesolithic and Neolithic radiocarbon chronology at La Font-aux-Pigeons rockshelter, *Antiquity*, 91, 357, p. 605-620.

BINDER D., LANOS P., ANGELI L., GOMART L., GUILAINE J., MANEN C., MAGGI R., MUNTONI I.M., PANELLI C., RADI G., TOZZI C., AROBBA D., BATTENTIER J., BRANDAGLIA M., BOUBY L., BRIOIS F., CARRE A., DELHON C., GOURICHON L., MARINVAL P., *et al.* (2017b) – Modelling the earliest north-western dispersal of Mediterranean Impressed Wares: new dates and Bayesian chronological model, *Documenta Praehistorica*, 44, p. 54-77.

BINFORD L.H. (1968) – Post-Pleistocene Adaptations, *in* S. R. Binford, Sally, L. H. Binford, (dir.), *Archeology in Cultural Systems*, Routledge, p. 313-341.

BOCQUET-APPEL, J. P. (2002) – Paleoanthropological traces of a Neolithic demographic transition, *Current anthropology*, 43,4, p. 637-650.

BOCQUET-APPEL J.-P. (2008) – Explaining the Neolithic Demographic Transition, *in* J.-P. Bocquet-Appel, O. Bar-Yosef (dir.), *The Neolithic Demographic Transition and its Consequences*, Springer, Dordrecht, Netherlands, p. 35-55.

BOCQUET-APPEL J.-P., BAR-YOSEF O. (2008) – *The Neolithic Demographic Transition and its Consequences*, Springer, Dordrecht, Netherlands, 542 p.

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, p. 479-481.

BOUDADI-MALIGNE M., 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.

BOULESTIN B. (2019) – Faut-il en finir avec la sépulture collective (et sinon qu'en faire) ?, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 116, 4, p. 705-723.

BOURGEOIS Q. (2013) – *Monuments on the Horizon: The Formation of the Barrow Landscape Throughout the 3rd and 2nd Millennium BC*, Sidestone Press, Leiden, 252 p.

BOURGEOIS Q., KROON E. (2017) – The impact of male burials on the construction of Corded Ware identity: Reconstructing networks of information in the 3rd millennium BC, *PLoS ONE*, 12, 10, p. e0185971.

BOSTYN F., VAQUER J. (2018) – Matériaux, échanges, circulations au Néolithique, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 111-125.

BRACE S., DIEKMANN Y., BOOTH T.J., VAN DORP L., FALTYSKOVA Z., ROHLAND N., MALLICK S., OLALDE I., FERRY M., MICHEL M., OPPENHEIMER J., BROOMANDKHOSHBACHT N., STEWARDSON K., MARTINIANO R., WALSH S., KAYSER M., CHARLTON S., HELLENTHAL G., ARMIT I., SCHULTING R., *et al.* (2019) – Ancient genomes indicate population replacement in Early Neolithic Britain, *Nature Ecology & Evolution*, 3, 5, p. 765-771.

BRAIDWOOD R.J., WILLEY G.R. (dir.) (1962) – *Courses toward Urban Life: Archeological considerations of some cultural alternates*, Chicago, Aldine Publishing Company, 171 p.

BRAMANTI B., THOMAS M.G., HAAK W., UNTERLAENDER M., JORES P., TAMBETS K., ANTANAITIS-JACOBS I., HAIDLE M.N., JANKAUSKAS R., KIND C.-J., LUETH F., TERBERGER T., HILLER J., MATSUMURA S., FORSTER P., BURGER J. (2009) – Genetic Discontinuity Between Local Hunter-Gatherers and Central Europe's First Farmers, *Science*, 326, 5949, p. 137-140.

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., THE GENOGRAPHIC CONSORTIUM (2013) – Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity, *Science*, 342, 6155, p. 257-261.

BRANDT G., SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROTH C., ALT K.W., HAAK W. (2015) – Human paleogenetics of Europe – The known knowns and the known unknowns, *Journal of Human Evolution*, 79, p. 73-92.

BROCHIER J.-É. (1987) – Un apport de sédiment en milieu sépulcral : le « sédiment jaune» de l'aven de la Boucle à Corconne (Gard), *in* H. Duday et C. Masset (dir.), *Anthropologie physique et archéologie : méthodes d'étude des sépultures, Actes du colloque (Toulouse, 1982)*, Paris, CNRS Éditions, p. 105-109.

BROUSHAKI F., THOMAS M.G., LINK V., LÓPEZ S., VAN DORP L., KIRSANOW K., HOFMANOVÁ Z., DIEKMANN Y., CASSIDY L.M., DÍEZ-DEL-MOLINO D., KOUSATHANAS A., SELL C., ROBSON H.K., MARTINIANO R., BLÖCHER J., SCHEU A., KREUTZER S., BOLLONGINO R., BOBO D., DAVOUDI H., *et al.* (2016) – Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent, *Science*, 353, 6298, p. 499-503.

BRUNEL S., BENNETT E.A., CARDIN L., GARRAUD D., BARRAND EMAM H., BEYLIER A., BOULESTIN B., CHENAL F., CIESIELSKI E., CONVERTINI F., DEDET B., DESBROSSE-DEGOBERTIERE S., DESENNE S., DUBOULOZ J., DUDAY H., ESCALON G., FABRE V., GAILLEDRAT E., GANDELIN M., GLEIZE Y., *et al.* (2020) – Ancient genomes from present-day France unveil 7,000 years of its demographic history, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 23, p. 12791-12798.

CARDOSO J. (2014) – Absolute chronology of the Beaker phenomenon North of the Tagus estuary: demographic and social implications, *Trabajos de Prehistoria*, 71, nº 1, p. 56-75.

CARDOSO J. (2019) – Os mais antigos vasos marítimos e sua difusão a partir do estuário do Tejo (Portugal) / The oldest maritime vessels and their diffusion from the estuary of the Tagus (Portugal), *Estudos Arqueológicos de Oeiras*, 25, p. 47-74.

CAROZZA L., MARCIGNY C. (2007) – *L'âge du bronze en France*, Paris, France, La Découverte, 155 p.

CASSIDY L.M., MARTINIANO R., MURPHY E.M., TEASDALE M.D., MALLORY J., HARTWELL B., BRADLEY D.G. (2016) – Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 2, p. 368-373.

CASSIDY L.M., MAOLDÚIN R.Ó., KADOR T., LYNCH A., JONES C., WOODMAN P.C., MURPHY E., RAMSEY G., DOWD M., NOONAN A., CAMPBELL C., JONES E.R., MATTIANGELI V., BRADLEY D.G. (2020) – A dynastic elite in monumental Neolithic society, *Nature*, 582, 7812, p. 384-388.

CAUVIN J. (1994) – *Naissance des divinités, naissance de l'agriculture: la révolution des symboles au Néolithique*, Paris, France, CNRS éditions, 304 p.

CAUWE N. (2005) – L'importance des morts au Mésolithique, *Anthropologica et Praehistorica*, 116, p. 149-164.

CAUWE N., DOLUKHANOV P., KOZLOWZKI P., VAN BERG P.-L. (2007) – *Le néolithique en Europe*, Paris, Colin (Collection U Histoire), 381 p.

CAVALLI-SFORZA L.L., MENOZZI P., PIAZZA A. (1994) – *The history and geography of human genes*, Princeton, Princeton University Press, 518 p.

CHAMBON P. (2003) – *Les morts dans les sépultures collectives néolithiques en France : du cadavre aux restes ultimes*, Paris, CNRS Éditions (Gallia Préhistoire 35).

CHARLTON S., BRACE S., HAJDINJAK M., KEARNEY R., BOOTH T., READE H., TRIPP J.A., SAYLE K.L., GRIMM S.B., BELLO S.M., WALKER E.A., GILARDET A., EAST P., GLOCKE I., LARSON G., HIGHAM T., STRINGER C., SKOGLUND P., BARNES I., STEVENS R.E. (2022) – Dual ancestries and ecologies of the Late Glacial Palaeolithic in Britain, *Nature Ecology & Evolution*, 6, 11, p. 1658-1668.

CHILDE V.G. (1925) – *The dawn of European civilization*, London, Kegan Paul-Trench-Trubner, 328 p.

CHILDEBAYEVA A., ROHRLACH A.B., BARQUERA R., RIVOLLAT M., ARON F., SZOLEK A., KOHLBACHER O., NICKLISCH N., ALT K.W., GRONENBORN D., MELLER H., FRIEDERICH S., PRÜFER K., DEGUILLOUX M.-F., KRAUSE J., HAAK W. (2022) – Population Genetics and Signatures of Selection in Early Neolithic European Farmers, *Molecular Biology and Evolution*, 39, 6, p. msac108.

CHINTALAPATI M., PATTERSON N., MOORJANI P. (2022) – The spatiotemporal patterns of major human admixture events during the European Holocene, *eLife*, 11, p. e77625.

CLÉMENT N. (2020) – Le prestige des guerriers : équipements d'archers campaniformes en Europe centrale, *Préhistoires Méditerranéennes*, 8, p. 1-67.

CLEMENTE F., UNTERLÄNDER M., DOLGOVA O., AMORIM C.E.G., COROADO-SANTOS F., NEUENSCHWANDER S., GANIATSOU E., CRUZ DAVALOS D.I., ANCHIERI L., MICHAUD F., WINKELBACH L., BLÖCHER J., ARIZMENDI CARDENAS Y.O., SOUSA DA MOTA B., KALLIGA E., SOULELES A., KONTOPOULOS I., KARAMITROU-MENTESSIDI G., PHILANIOTOU O., SAMPSON A., *et al.* (2021) – The genomic history of the Aegean palatial civilizations, *Cell*, 184, 10, p. 2565-2586.e21.

CONVERTINI F. (1996) – *Production et signification de la céramique campaniforme à la fin du 3ème millénaire av. J.-C. dans le sud et le centre-ouest de la France et en Suisse occidentale*, Oxford, Tempus Reparatum, 362 p.

CONVERTINI F. (2009) – Céramiques campaniformes et sépultures collectives de l'Aude : origine et statut du standard., *in De Méditerranée et d'ailleurs... Mélanges offerts à Jean Guilaine*, Toulouse, p. 221-234.

COURS S., DUDAY H., VITAL J. (1999) – Une occupation du Bronze final 2 dans l'aven de la Boucle à Corconne (Gard), *in* A. Beeching et J. Vital (dir.), *Préhistoire de l'espace habité en France du sud, actualité de la recherche, Actes des 1res Rencontres méridionales de Préhistoire récente (Valence, 1994)*, Valence, Centre d'archéologie préhistorique (Travaux du Centre d'archéologie préhistorique de Valence 1), p. 257-262

COSTE, A., DUDAY, H., GUTHERZ, X., ROUDIL, J. L. (1987) – Les sépultures de la baume Bourbon à Cabrières (Gard), *Premières communautés paysannes en Méditerranée occidentale*, p. 531-535.

DABNEY J., MEYER M., PAABO S. (2013) – Ancient DNA Damage, *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 5, 7, p. a012567-a012567.

DAMGAARD P.B., MARGARYAN A., SCHROEDER H., ORLANDO L., WILLERSLEV E., ALLENTOFT M.E. (2015) – Improving access to endogenous DNA in ancient bones and teeth, *Scientific Reports*, 5, 1, p. 11184.

DAMGAARD P. DE B., MARCHI N., RASMUSSEN S., PEYROT M., RENAUD G., KORNELIUSSEN T., MORENO-MAYAR J.V., PEDERSEN M.W., GOLDBERG A., USMANOVA E., BAIMUKHANOV N., LOMAN V., HEDEAGER L., PEDERSEN A.G., NIELSEN K., AFANASIEV G., AKMATOV K., ALDASHEV A., ALPASLAN A., BAIMBETOV G., *et al.* (2018) – 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes, *Nature*, 557, 7705, p. 369-374.

DEDET B., MAZIERE F. (2016) – Aperçu des pratiques funéraires entre Rhône et Pyrénées au Bronze moyen et au début du Bronze final, in T. Lachenal, C. Mordant, T. Nicolas, C. Véber (dir.), *Le Bronze moyen et l'origine du Bronze final en Europe occidentale, de la Méditerranée aux pays nordiques (xviie -xiiie siècle avant notre ère)*, Colloque APRAB "Bronze 2014", Strasbourg, p. 793-813.

DEGUILLOUX M-F, SOLER L, PEMONGE M-H, SCARRE C, JOUSSAUME R, 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., LEAHY R., PEMONGE M.-H., ROTTIER S. (2012) – European Neolithization and Ancient DNA: An Assessment, *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21, 1, p. 24-37.

DEMANGEOT C. (2008) – *Le dénombrement des défunts dans les ensembles funéraires : problèmes théoriques, paramètres quantitatifs: application à la sépulture collective du dolmen des Peirières à Villedubert (Aude, France)*, Thèse de Doctorat, Bordeaux 1, 844 p.

DEMOULE J.-P. (2007) – *L'archéologie préventive dans le monde: apports de l'archéologie préventive à la connaissance du passé*, Paris, Ed. La Découverte, 286 p.

DEMOULE, J.-P. (2010) – *La révolution néolithique dans le monde*, Paris, CNRS éditions, 488 p.

DOUKA K., EFSTRATIOU N., HALD M.M., HENRIKSEN P.S., KARETSOU A. (2017) – Dating Knossos and the arrival of the earliest Neolithic in the southern Aegean, *Antiquity*, 91, 356, p. 304-321.

DUDAY H., GUILAINE J. (1975) – Les rites funéraires en Languedoc et Roussillon du Néolithique au Premier Age du Fer, *Cahiers ligures de préhistoire et d'archéologie*, 24, p. 140-151.

DUDAY H., GUILAINE J. (1980) – Deux sépultures à la grotte Gazel, *Les dossiers de l'archéologie*, p. 88-97.

DUDAY H. (1981) – La place de l'anthropologie dans l'étude des sépultures anciennes, *Cahiers d'Anthropologie Paris*, 1, p. 27-42.

DUDAY H. (1987a) – Contribution des observations ostéologiques à la chronologie interne des sépultures collectives, *Anthropologie Physique et Archaeologie*, p. 51-61.

DUDAY H. (1987b) – Organisation et fonctionnement d'une sépulture collective néolithique, l'aven de la Boucle à Corconne (Gard), *in* H. Duday et C. Masset (dir.), *Anthropologie physique et archéologie : méthodes d'étude des sépultures, Actes du colloque (Toulouse, 1982)*, Paris, CNRS Éditions, p. 89-104.

DUDAY H. (2009) – *The Archaeology of the Dead: Lectures in Archaeothanatology*, Oxbow Books, 252 p.

DUDAY H., DEMANGEOT C., HÉROUIN S. (2011) – Quelques aspects du fonctionnement des sépultures collectives néolithiques : approches comparées de l'aven de la Boucle à Corconne (Gard) et du dolmen de Peirières à Villedubert (Aude), *in* D. Castex, P. Courtaud, H. Duday, F. Le Mort, A.-M. Tillier (dir.), *Regroupement des morts. Genèse et diversité en archéologie*, p. 41-54.

DUDAY H. (2021) – Quelques réflexions pour une synthèse au colloque « Grottes et Dolmens : relations entre les sépultures collectives de la fin du Néolithique dans le Sud de la France », *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 181-191.

DULIAS K., FOODY M.G.B., JUSTEAU P., SILVA M., MARTINIANO R., OTEO-GARCIA G., FICHERA A., RODRIGUES S., GANDINI F., MEYNERT A., DONNELLY K., AITMAN TIMOTHY J., THE SCOTTISH GENOMES PARTNERSHIP, CHAMBERLAIN A., LELONG O., KOZIKOWSKI G., POWLESLAND D., WADDINGTON C., MATTIANGELI V., BRADLEY D.G., *et al.* (2022) – Ancient DNA at the edge of the world: Continental immigration and the persistence of Neolithic male lineages in Bronze Age Orkney, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119, 8, p. e2108001119.

EGFJORD A.F.-H., MARGARYAN A., FISCHER A., SJÖGREN K.-G., PRICE T.D., JOHANNSEN N.N., NIELSEN P.O., SØRENSEN L., WILLERSLEV E., IVERSEN R., SIKORA M., KRISTIANSEN K., ALLENTOFT M.E. (2021) – Genomic Steppe ancestry in skeletons from the Neolithic Single Grave Culture in Denmark, *PLoS ONE*, 16, 1, p. e0244872.

EVANS J.D., CANN J.R., RENFREW A.C., CORNWALL I.W., WESTERN A.C. (1964) – Excavations in the Neolithic Settlement of Knossos, 1957-60. Part I, *The Annual of the British School*

at Athens, 59, p. 132-240.

FELDMAN M., FERNÁNDEZ-DOMÍNGUEZ E., REYNOLDS L., BAIRD D., PEARSON J., HERSHKOVITZ I., MAY H., GORING-MORRIS N., BENZ M., GRESKY J., BIANCO R.A., FAIRBAIRN A., MUSTAFAOĞLU G., STOCKHAMMER P.W., POSTH C., HAAK W., JEONG C., KRAUSE J. (2019) – Late Pleistocene human genome suggests a local origin for the first farmers of central Anatolia, *Nature Communications*, 10, 1, p. 1218.

FELDMAN M., GNECCHI-RUSCONE G.A., LAMNIDIS T.C., POSTH C. (2021) – Where Asia meets Europe – recent insights from ancient human genomics, *Annals of Human Biology*, 48, 3, p. 191-202.

FERNANDES D.M., STRAPAGIEL D., BORÓWKA P., MARCINIAK B., ŻĄDZIŃSKA E., SIRAK K., SISKA V., GRYGIEL R., CARLSSON J., MANICA A., LORKIEWICZ W., PINHASI R. (2018) – A genomic Neolithic time transect of hunter-farmer admixture in central Poland, *Scientific Reports*, 8, 1, p. 14879.

FERNANDES D.M., MITTNIK A., OLALDE I., LAZARIDIS I., CHERONET O., ROHLAND N., MALLICK S., BERNARDOS R., BROOMANDKHOSHBACHT N., CARLSSON J., CULLETON B.J., FERRY M., GAMARRA B., LARI M., MAH M., MICHEL M., MODI A., NOVAK M., OPPENHEIMER J., SIRAK K.A., *et al.* (2020) – The spread of steppe and Iranian-related ancestry in the islands of the western Mediterranean, *Nature Ecology & Evolution*, 4, 3, p. 334-345.

FERNANDES D.M., CHERONET O., GELABERT P., PINHASI R. (2021) – TKGWV2: an ancient DNA relatedness pipeline for ultra-low coverage whole genome shotgun data, *Scientific Reports*, 11, 1, p. 21262.

FERNÁNDEZ E., PÉREZ-PÉREZ A., GAMBA C., PRATS E., CUESTA P., ANFRUNS J., MOLIST M., ARROYO-PARDO E., TURBÓN D. (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 S. M. Williams (dir.), *PLoS Genetics*, 10, 6, p. e1004401.

FISCHER C.-E., PEMONGE M.-H., DUCOUSSAU I., ARZELIER A., RIVOLLAT M., SANTOS F., BARRAND EMAM H., BERTAUD A., BEYLIER A., CIESIELSKI E., DEDET B., DESENNE S., DUDAY H., CHENAL F., GAILLEDRAT E., GOEPFERT S., GORGÉ O., GORGUES A., KUHNLE G., LAMBACH F., *et al.* (2022) – Origin and mobility of Iron Age Gaulish groups in present-day France revealed through archaeogenomics, *iScience*, 25, 4, p. 104094.

FLANNERY K. (1969) – Origins and ecological effects of early domestication in Iran and the Near East, *in* P. J. Ucko, G. W. Dimbleby (dir), *The domestication and exploitation of plants and animals*, Chicago, Aldine, p. 73–100.

FLEGONTOV P., ALTINIŞIK N.E., CHANGMAI P., ROHLAND N., MALLICK S., ADAMSKI N., BOLNICK D.A., BROOMANDKHOSHBACHT N., CANDILIO F., CULLETON B.J., FLEGONTOVA O., FRIESEN T.M., JEONG C., HARPER T.K., KEATING D., KENNETT D.J., KIM A.M., LAMNIDIS T.C., LAWSON A.M., OLALDE I., *et al.* (2019) – Palaeo-Eskimo genetic ancestry and the peopling of Chukotka and North America, *Nature*, 570, 7760, p. 236-240.

FOWLER C., OLALDE I., CUMMINGS V., ARMIT I., BÜSTER L., CUTHBERT S., ROHLAND N., CHERONET O., PINHASI R., REICH D. (2022) – A high-resolution picture of kinship practices in an Early Neolithic tomb, *Nature*, 601, 7894, p. 584-587.

FRANTZ L.A.F., MULLIN V.E., PIONNIER-CAPITAN M., LEBRASSEUR O., OLLIVIER M., PERRI A., LINDERHOLM A., MATTIANGELI V., TEASDALE M.D., DIMOPOULOS E.A., TRESSET A., DUFFRAISSE M., MCCORMICK F., BARTOSIEWICZ L., GÁL E., NYERGES É.A., SABLIN M.V., BRÉHARD S., MASHKOUR M., BĂLĂŞESCU A., *et al.* (2016) – Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs, *Science*, 352, 6290, p. 1228-1231.

FREEMAN L., BRIMACOMBE C.S., ELHAIK E. (2020) – aYChr-DB: a database of ancient human Y haplogroups, *NAR Genomics and Bioinformatics*, 2, 4, p. lqaa081.

FU Q., LI H., MOORJANI P., JAY F., SLEPCHENKO S.M., BONDAREV A.A., JOHNSON P.L.F., AXIMU-PETRI A., PRÜFER K., DE FILIPPO C., MEYER M., ZWYNS N., SALAZAR-GARCÍA D.C., KUZMIN Y.V., KEATES S.G., KOSINTSEV P.A., RAZHEV D.I., RICHARDS M.P., PERISTOV N.V., LACHMANN M., *et al.* (2014) – Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia, *Nature*, 514, 7523, p. 445-449.

FU Q., HAJDINJAK M., MOLDOVAN O.T., CONSTANTIN S., MALLICK S., SKOGLUND P., PATTERSON N., ROHLAND N., LAZARIDIS I., NICKEL B., VIOLA B., PRÜFER K., MEYER M., KELSO J., REICH D., PÄÄBO S. (2015) – An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor, *Nature*, 524, 7564, p. 216-219.

FU Q., POSTH C., HAJDINJAK M., PETR M., MALLICK S., FERNANDES D., FURTWÄNGLER A., HAAK W., MEYER M., MITTNIK A., NICKEL B., PELTZER A., ROHLAND N., SLON V., TALAMO S., LAZARIDIS I., LIPSON M., MATHIESON I., SCHIFFELS S., SKOGLUND P., *et al.* (2016) – The genetic history of Ice Age Europe, *Nature*, 534, 7606, p. 200-205.

FURHOLT M. (2018) – Massive Migrations? The Impact of Recent aDNA Studies on our View of Third Millennium Europe, *European Journal of Archaeology*, 21, 2, p. 159-191.

FURHOLT M. (2019) – Re-integrating Archaeology: A Contribution to aDNA Studies and the Migration Discourse on the 3rd Millennium BC in Europe, *Proceedings of the Prehistoric Society*, 85, p. 115-129.

FURHOLT M. (2020) – Social Worlds and Communities of Practice: a polythetic culture model for 3rd millennium BC Europe in the light of current migration debates, *Préhistoires Méditerranéennes*, 8, p. 1-25.

FURHOLT M. (2021) – Mobility and Social Change: Understanding the European Neolithic Period after the Archaeogenetic Revolution, *Journal of Archaeological Research*, 29, 4, p. 481-535.

FURTWÄNGLER A., ROHRLACH A.B., LAMNIDIS T.C., PAPAC L., NEUMANN G.U., SIEBKE I., REITER E., STEURI N., HALD J., DENAIRE A., SCHNITZLER B., WAHL J., RAMSTEIN M., SCHUENEMANN V.J., STOCKHAMMER P.W., HAFNER A., LÖSCH S., HAAK W., SCHIFFELS S., KRAUSE J. (2020) – Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland, *Nature Communications*, 11, 1, p. 1915.

GAMBA C., FERNÁNDEZ E., TIRADO M., DEGUILLOUX M.F., PEMONGE M.H., UTRILLA P., EDO M., MOLIST M., RASTEIRO R., CHIKHI L., ARROYO-PARDO E. (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 E.R., TEASDALE M.D., MCLAUGHLIN R.L., GONZALEZ-FORTES G., MATTIANGELI V., DOMBORÓCZKI L., KŐVÁRI I., PAP I., ANDERS A., WHITTLE A., DANI J., RACZKY P., HIGHAM T.F.G., HOFREITER M., BRADLEY D.G., PINHASI R. (2014) – Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory, *Nature Communications*, 5, 1, p. 5257.

GERNIGON K., FOUERE P., SAINT-SEVER G., VERGNAUD L. (2008) – La Perte du Cros (Saillac, Lot) et les termes de passage du Néolithique final à l'Âge du bronze en bordure occidentale du Massif central, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 105, 3, p. 479-499.

GERNIGON K. (2012) – Le Chasséen entre temps et espace: 20 ans de périodisations des assemblages céramiques et le retour de l'identité chasséenne, *in* I. Sénépart, F. Leandri, J. Cauliez, T. Perrin, E.

Thirault (dir.), *Chronologie de la Préhistoire récente dans le Sud de la France Acquis 1992-2012 Actualité de la recherche*, Ajaccio, p. 37-62.

GILES R.E., BLANC H., CANN H.M., WALLACE D.C. (1980) – Maternal inheritance of human mitochondrial DNA, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77, 11, p. 6715-6719.

GILIGNY F., SENEPART I. (2018) – Construire et habiter au Néolithique, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p.27-51.

GODELIER, M. (2004) – *Métamorphoses de la parenté*, Fayard, 680 p.

GODELIER, M. (2014) – Systèmes de parenté et formes de famille. *Recherches de science religieuse*, 102, 3, p. 357-372.

GOLDBERG A., GÜNTHER T., ROSENBERG N.A., JAKOBSSON M. (2017) – Reply to Lazaridis and Reich: Robust model-based inference of male-biased admixture during Bronze Age migration from the Pontic-Caspian Steppe, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 20, p. E3875-E3877.

GONZÁLEZ-FORTES G., JONES E.R., LIGHTFOOT E., BONSALL C., LAZAR C., GRANDAL-D'ANGLADE A., GARRALDA M.D., DRAK L., SISKA V., SIMALCSIK A., BORONEANT A., VIDAL ROMANI J.R., VAQUEIRO RODRIGUEZ M., ARIAS P., PINHASI R., MANICA A., HOFREITER M. (2017) – Paleogenomic Evidence for Multi-generational Mixing between Neolithic Farmers and Mesolithic Hunter-Gatherers in the Lower Danube Basin, *Current Biology*, 27, 12, p. 1801-1810.e10.

GORGUES A., MILCENT P.-Y. (2018) – Circulations et modalités d'échanges à l'âge du Bronze en France, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 265-282.

GORING-MORRIS A.N., BELFER-COHEN A. (2011) – Neolithization Processes in the Levant: The Outer Envelope, *Current Anthropology*, 52, S4, p. S195-S208.

GREEN R.E., KRAUSE J., BRIGGS A.W., MARICIC T., STENZEL U., KIRCHER M., PATTERSON N., LI H., ZHAI W., FRITZ M.H.-Y., HANSEN N.F., DURAND E.Y., MALASPINAS A.-S., JENSEN J.D., MARQUES-BONET T., ALKAN C., PRÜFER K., MEYER M., BURBANO H.A., GOOD J.M., *et al*. (2010) – A Draft Sequence of the Neandertal Genome, *Science*, 328, 5979, p. 710-722.

GRONENBORN D. (2007) – Beyond the models: Neolithisation in Central Europe, *in* A. Wittle, V. Cummings (dir.), *Going over: the Mesolithic-Neolithic transition in north-west Europe*, London, p. 72-98.

GRONENBORN D. (2014) – The persistence of hunting and gathering: Neolithic western temperate and Central Europe, in V. Cummings, P. Jordan, M. Zvelebil (dir.), *The Oxford Handbook of the Archaeology and Anthropology of Hunter-Gatherers*, p. 787-804.

GUILAINE J. (1966) – Recherches sur la Préhistoire récente en Languedoc occidental, *Cahiers Ligures de Préhistoire et d'Archéologie*, 15, p. 366-376.

GUILAINE J. (1967) – *La civilisation du vase campaniforme dans les Pyrénées françaises*, Carcassonne, France, 240 p.

GUILAINE J. (1972) – L'Âge du bronze en Languedoc occidental, Roussillon, Ariège, *Mémoires de la Société préhistorique française*, 9, 460 p.

GUILAINE J. (1976) – La civilisation des vases campaniformes dans le Midi de la France, *in Glockenbechersymposion, Oberried 1974, Bussum 1976*, p. 351-370.

GUILAINE J. (2001) – La diffusion de l'agriculture en Europe: une hypothèse arythmique, *Zephyrus*, 53-54, p. 267-272.

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. (2004) – Les Campaniformes et la Méditerranée, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 101, 2, p. 239-249.

GUILAINE J. (2005) – Du Proche-Orient à l'Atlantique. Actualité de la recherche sur le Néolithique, *Annales. Histoire, Sciences Sociales*, 60e année, 5, p. 925-952.

GUILAINE J., MANEN C. (2007) – Du Mésolithique au Néolithique en Méditerranée de l'Ouest : aspects culturels, *in* J. Guilaine, C. Manen C., J.-D. Vigne (dir.), *Pont de Roque-Haute (Portiragnes, Hérault). Nouveaux regards sur la néolithisation de la France méditerranéenne*, Toulouse, Archives d'Ecologie préhistorique, p. 303-322.

GUILAINE J. (2016) – La diffusion du Néolithique en Méditerranée, *Géoarchéologie des îles de Méditerranée*, Paris, France, CNRS Editions, p. 23-32.

GUILAINE J. (2018a) – A personal view of the neolithisation of the Western Mediterranean, *Quaternary International*, 470, p. 211-225.

GUILAINE J. (2018b) – A new hypothesis on the Emergence of the Early Neolithic Cardial Culture, *in* P. ValdeNowak, K. Sobczyk, M. Nowak, J. Zralka (dir), *Multas per Gentes et Multa per Secula, Mélanges J.K. Kozlowski,* Krakow, p. 295-300.

GUILAINE J. (2018c) – Siret's smile, *Antiquity*, 92, 365, p. 1247-1259.

GUILAINE J. (2019) – La question campaniforme : sur quelques débats d'hier et d'aujourd'hui, *Estudos arqueologicos de Oeiras*, 25, p. 9-46.

GUILAINE J. (2021) – Mégalithes et grottes funéraires, *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 11-20.

GUILAINE J. (2022) – Le Campaniforme : services de table, coupes à socle et symposion, *in* R.-M. Arbogast, A. Denaire, Š. Grando-Válečková, P. Lefranc, M. Mauvilly, S. van Willigen (dir.), *D'Oberlarg à Wesaluri, itinéraire d'un préhistorien. Mélanges offerts à Christian Jeunesse*, AVAGE, Strasbourg, p. 363-374.

GÜNTHER T., MALMSTRÖM H., SVENSSON E.M., OMRAK A., SANCHEZ-QUINTO F., KILINÇ G.M., KRZEWINSKA M., ERIKSSON G., FRASER M., EDLUND H., MUNTERS A.R., COUTINHO A., SIMÕES L.G., VICENTE M., SJÖLANDER A., JANSEN SELLEVOLD B., JØRGENSEN R., CLAES P., SHRIVER M.D., VALDIOSERA C., *et al.* (2018) – Population genomics of Mesolithic Scandinavia: Investigating early postglacial migration routes and high-latitude adaptation N. Barton (dir.), *PLOS Biology*, 16, 1, p. e2003703.

GÜNTHER T., JAKOBSSON M. (2019) – Population genomic analyses of DNA from ancient remains, *Handbook of Statistical Genomics*, p. 295-40.

GOODWIN S., MCPHERSON J.D., MCCOMBIE W.R. (2016) – Coming of age: ten years of next-generation sequencing technologies, *Nature Reviews Genetics*, 17, 6, p. 333-351.

GUO X., DAI X., ZHOU T., WANG H., NI J., XUE J., WANG X. (2020) – Mosaic loss of human Y chromosome: what, how and why, *Human Genetics*, 139, 4, p. 421-446.

GUROVA M., BONSALL C. (2014) – 'Pre-Neolithic' in Southeast Europe: a Bulgarian perspective, *Documenta Praehistorica*, 41, p. 95-109.

HAAK W., BALANOVSKY O., SANCHEZ J.J., KOSHEL S., ZAPOROZHCHENKO V., ADLER C.J., DER SARKISSIAN C.S.I., BRANDT G., SCHWARZ C., NICKLISCH N., DRESELY V., FRITSCH B., BALANOVSKA E., VILLEMS R., MELLER H., ALT K.W., COOPER A., THE GENOGRAPHIC CONSORTIUM (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., BRANDT G., NORDENFELT S., HARNEY E., STEWARDSON K., FU Q., MITTNIK A., BÁNFFY E., ECONOMOU C., FRANCKEN M., FRIEDERICH S., PENA R.G., HALLGREN F., KHARTANOVICH V., KHOKHLOV A., *et al.* (2015) – Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe, *Nature*, 522, 7555, p. 207-211.

HAJDINJAK M., MAFESSONI F., SKOV L., VERNOT B., HÜBNER A., FU Q., ESSEL E., NAGEL S., NICKEL B., RICHTER J., MOLDOVAN O.T., CONSTANTIN S., ENDAROVA E., ZAHARIEV N., SPASOV R., WELKER F., SMITH G.M., SINET-MATHIOT V., PASKULIN L., FEWLASS H., *et al.* (2021) – Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry, *Nature*, 592, 7853, p. 253-257.

HARRIS E. E. (2017) – Demic and cultural diffusion in prehistoric Europe in the age of ancient genomes. *Evolutionary Anthropology*, *26*, 5, p. 228-241.

HAYDEN B. (1990) – Nimrods, piscators, pluckers, and planters: The emergence of food production, *Journal of Anthropological Archaeology*, 9, 1, p. 31-69.

HELMER D. (1992) – *La domestication des animaux par les hommes préhistoriques*, Paris, France, 184 p.

HERVELLA M., IZAGIRRE N., ALONSO S., FREGEL R., ALONSO A., CABRERA V.M., RÚA C. DE LA (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.

HEYD V. (2017) – Kossinna's smile, *Antiquity*, 91, 356, p. 348-359.

HEYD V. (2021) – Yamnaya, Corded Wares and Bell Beakers on the Move: International Workshop held in Helsinki, 25-26 April 2019, *in* V. Heyd, G. Kulcsár, et B. Preda-Balanica (dir.), *Yamnaya Interactions*, Budapest, Archaeolingua (The Yamnaya Impact on Prehistoric Europe.), p. 383-414.

HEYD V., KULCSÁR G., PREDA-BALANICA B. (2021) –*Yamnaya Interactions: Proceedings of the International Workshop held in Helsinki, 25-26 April 2019*, vol. 44, Budapest, Archaeolingua (The Yamnaya Impact on Prehistoric Europe).

HIGUCHI R., BOWMAN B., FREIBERGER M., RYDER O.A., WILSON A.C. (1984) – DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family, *Nature*, 312, 5991, p. 282-284.

HOFMANOVÁ Z., KREUTZER S., HELLENTHAL G., SELL C., DIEKMANN Y., DÍEZ-DEL-MOLINO D., VAN DORP L., LÓPEZ S., KOUSATHANAS A., LINK V., KIRSANOW K., CASSIDY L.M., MARTINIANO R., STROBEL M., SCHEU A., KOTSAKIS K., HALSTEAD P., TRIANTAPHYLLOU S., KYPARISSI-APOSTOLIKA N., UREM-KOTSOU D., *et al.* (2016) – Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 25, p. 6886-6891.

HOREJS B. (2019) – Long and short revolutions towards the Neolithic in western Anatolia and Aegean, *Documenta Praehistorica*, 46, p. 68-83.

HUBLIN J.-J., SIRAKOV N., ALDEIAS V., BAILEY S., BARD E., DELVIGNE V., ENDAROVA E., FAGAULT Y., FEWLASS H., HAJDINJAK M., KROMER B., KRUMOV I., MARREIROS J.,

MARTISIUS N.L., PASKULIN L., SINET-MATHIOT V., MEYER M., PÄÄBO S., POPOV V., REZEK Z., *et al.* (2020) – Initial Upper Palaeolithic Homo sapiens from Bacho Kiro Cave, Bulgaria, *Nature*, 581, 7808, p. 299-302.

IMMEL A., PIERINI F., RINNE C., MEADOWS J., BARQUERA R., SZOLEK A., SUSAT J., BÖHME L., DOSE J., BONCZAROWSKA J., DRUMMER C., FUCHS K., ELLINGHAUS D., KÄSSENS J.C., FURHOLT M., KOHLBACHER O., SCHADE-LINDIG S., FRANKE A., SCHREIBER S., KRAUSE J., *et al.* (2021) – Genome-wide study of a Neolithic Wartberg grave community reveals distinct HLA variation and hunter-gatherer ancestry, *Communications Biology*, 4, 1, p. 113.

JALLET F., DUDAY H., COURS S. (2010) – Néolithique récent et Néolithique final de l'aven de la Boucle (Corconne, Gard), regards d'archéologues, *in* J. Jaubert, N. Fourment et P. Depaepe (dir.), *Transitions, Ruptures et Continuité en Préhistoire: XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010*, Paris: Société Préhistorique Française, p. 243-256.

JEUNESSE C. (1997) – *Pratiques funéraires au néolithique ancien – Sépultures et nécropoles des sociétés danubiennes (5500/4900 av. J.-C.)*, Paris, Errance, Collection des Hesperides, 168 p.

JEUNESSE C. (2015) – The dogma of the Iberian origin of the Bell Beaker: attempting its deconstruction, *Journal of Neolithic Archaeology*, p. 158-166.

JONES E.R., GONZALEZ-FORTES G., CONNELL S., SISKA V., ERIKSSON A., MARTINIANO R., MCLAUGHLIN R.L., GALLEGO LLORENTE M., CASSIDY L.M., GAMBA C., MESHVELIANI T., BAR-YOSEF O., MÜLLER W., BELFER-COHEN A., MATSKEVICH Z., JAKELI N., HIGHAM T.F.G., CURRAT M., LORDKIPANIDZE D., HOFREITER M., *et al.* (2015) – Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians, *Nature Communications*, 6, 1, p. 8912.

JONES E.R., ZARINA G., MOISEYEV V., LIGHTFOOT E., NIGST P.R., MANICA A., PINHASI R., BRADLEY D.G. (2017) – The Neolithic Transition in the Baltic Was Not Driven by Admixture with Early European Farmers, *Current Biology*, 27, 4, p. 576-582.

JOYCE, R. A., GILLESPIE, S. D. (2015) – *Beyond kinship: Social and material reproduction in house societies*, University of Arizona Press, 280 p.

JU D., MATHIESON I. (2021) – The evolution of skin pigmentation-associated variation in West Eurasia, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, 1, p. e2009227118.

JURAS A., CHYLENSKI M., EHLER E., MALMSTRÖM H., ŻURKIEWICZ D., WLODARCZAK P., WILK S., PESKA J., FOJTIK P., KRALIK M., LIBERA J., BAGINSKA J., TUNIA K., KLOCHKO V.I., DABERT M., JAKOBSSON M., KOSKO A. (2018) – Mitochondrial genomes reveal an east to west cline of steppe ancestry in Corded Ware populations, *Scientific Reports*, 8, 1, p. 11603.

KABUKCU C., ASOUTI E., PÖLLATH N., PETERS J., KARUL N. (2021) – Pathways to plant domestication in Southeast Anatolia based on new data from aceramic Neolithic Gusir Höyük, *Scientific Reports*, 11, 1, p. 2112.

KAISER E., WINGER K. (2015) – Pit graves in Bulgaria and the Yamnaya Culture, *Praehistorische Zeitschrift*, 90, 1-2, p. 114-140.

KEARSE M., MOIR R., WILSON A., STONES-HAVAS S., CHEUNG M., STURROCK S., BUXTON S., COOPER A., MARKOWITZ S., DURAN C., THIERER T., ASHTON B., MEINTJES P., DRUMMOND A. (2012) – Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data, *Bioinformatics*, 28, 12, p. 1647-1649.

KERTÉSZ R., SÜMEGI P. (2001) – Theories, Critiques and a Model: Why Did Expansion of the Körös–Starčevo Culture Stop in the Centre of the Carpathian Basin?, *in* R. Kertész, J. Makkay (dir.), *From the Mesolithic to the Neolithic*, Budapest, p. 225-246.

KEY F.M., POSTH C., ESQUIVEL-GOMEZ L.R., HÜBLER R., SPYROU M.A., NEUMANN G.U., FURTWÄNGLER A., SABIN S., BURRI M., WISSGOTT A., LANKAPALLI A.K., VÅGENE Å.J., MEYER M., NAGEL S., TUKHBATOVA R., KHOKHLOV A., CHIZHEVSKY A., HANSEN S., BELINSKY A.B., KALMYKOV A., *et al.* (2020) – Emergence of human-adapted Salmonella enterica is linked to the Neolithization process, *Nature Ecology & Evolution*, 4, 3, p. 324-333.

KHORSANDI S.E., SALEHI S., CORTES M., VILCA-MELENDEZ H., MENON K., SRINIVASAN P., PRACHALIAS A., JASSEM W., HEATON N. (2018) – An in silico argument for mitochondrial microRNA as a determinant of primary non function in liver transplantation, *Scientific Reports*, 8, 1, p. 3105.

KILINÇ G.M., OMRAK A., ÖZER F., GÜNTHER T., BÜYÜKKARAKAYA A.M., BIÇAKÇI E., BAIRD D., DÖNERTAŞ H.M., GHALICHI A., YAKA R., KOPTEKIN D., AÇAN S.C., PARVIZI P., KRZEWIŃSKA M., DASKALAKI E.A., YÜNCÜ E., DAĞTAŞ N.D., FAIRBAIRN A., PEARSON J., MUSTAFAOĞLU G., *et al.* (2016) – The Demographic Development of the First Farmers in Anatolia, *Current Biology*, 26, 19, p. 2659-2666.

KILINÇ G.M., KOPTEKIN D., ATAKUMAN Ç., SÜMER A.P., DÖNERTAS H.M., YAKA R., BILGIN C.C., BÜYÜKKARAKAYA A.M., BAIRD D., ALTINISIK E., FLEGONTOV P., GÖTHERSTRÖM A., TOGAN İ., SOMEL M. (2017) – Archaeogenomic analysis of the first steps of Neolithization in Anatolia and the Aegean, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 1867, p. 20172064.

KILINÇ G.M., KASHUBA N., KOPTEKIN D., BERGFELDT N., DÖNERTAŞ H.M., RODRÍGUEZ-VARELA R., SHERGIN D., IVANOV G., KICHIGIN D., PESTEREVA K., VOLKOV D., MANDRYKA P., KHARINSKII A., TISHKIN A., INESHIN E., KOVYCHEV E., STEPANOV A., DALÉN L., GÜNTHER T., KIRDÖK E., *et al.* (2021) – Human population dynamics and *Yersinia pestis* in ancient northeast Asia, *Science Advances*, 7, 2, p. eabc4587.

KISTLER L., WARE R., SMITH O., COLLINS M., ALLABY R.G. (2017) – A new model for ancient DNA decay based on paleogenomic meta-analysis, *Nucleic Acids Research*, 45, 11, p. 6310-6320.

KOPTEKIN D., YÜNCÜ E., RODRÍGUEZ-VARELA R., ALTINIŞIK N.E., PSONIS N., KASHUBA N., YORULMAZ S., GEORGE R., KAZANCI D.D., KAPTAN D., GÜRÜN K., VURAL K.B., GEMICI H.C., VASSOU D., DASKALAKI E., KARAMURAT C., LAGERHOLM V.K., ERDAL Ö.D., KIRDÖK E., MARANGONI A., *et al.* (2023) – Spatial and temporal heterogeneity in human mobility patterns in Holocene Southwest Asia and the East Mediterranean, *Current Biology*, 33, 1, p. 41-57.

KORNELIUSSEN T.S., ALBRECHTSEN A., NIELSEN R. (2014) – ANGSD: Analysis of Next Generation Sequencing Data, *BMC Bioinformatics*, 15, 1, p. 356.

KOZŁOWSKI J.K., RACZKY PÁL. (2010) – *Neolithization of the Carpathian Basin: northernmost distribution of the Starčevo/Körös culture*, Kraków, Budapest, Polish Academy of Arts and Sciences ; Institute of Archaeological Sciences of the Eötvös Loránd University, 363 p.

KRAUSE J., FU Q., GOOD J.M., VIOLA B., SHUNKOV M.V., DEREVIANKO A.P., PÄÄBO S. (2010) – The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia, *Nature*, 464, 7290, p. 894-897.

KRISTIANSEN K., ALLENTOFT M.E., FREI K.M., IVERSEN R., JOHANNSEN N.N., KROONEN G., POSPIESZNY Ł., PRICE T.D., RASMUSSEN S., SJÖGREN K.-G., SIKORA M., WILLERSLEV E. (2017) – Re-theorising mobility and the formation of culture and language among the Corded Ware

Culture in Europe, *Antiquity*, 91, 356, p. 334-347.

KUIJT I. (2000) – People and Space in Early Agricultural Villages: Exploring Daily Lives, Community Size, and Architecture in the Late Pre-Pottery Neolithic, *Journal of Anthropological Archaeology*, 19, 1, p. 75-102.

LACAN M., KEYSER C., RICAUT F.-X., BRUCATO N., TARRÚS J., BOSCH A., GUILAINE J., CRUBÉZY E., LUDES B. (2011) – 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.

LACHENAL T., VITAL J., MAZIERE F., DEDET B., MERCURIN R., NERE É., CAMPMAJO P., CRABOL D., RENDU C., BOUSQUET D. (2017) – Du Bronze moyen au début du Bronze final dans le Sud-Est de la France Provence-Alpes-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon, sud de Rhône-Alpes et de l'Auvergne, *in* T. Lachenal, C. Mordant, T. Nicolas, C. Véber (dir.), *Le Bronze moyen et l'origine du Bronze final en Europe occidentale, de la Méditerranée aux pays nordiques (XVIIE-XIIIE siècle avant notre ère)*, Colloque APRAB "Bronze 2014", Strasbourg 17 au 20 juin 2014, Strasbourg, p. 463-495

LACHENAL T. (2022) – La chronologie absolue de l'âge du Bronze en France méditerranéenne Modélisation bayésienne des datations par le radiocarbone, *in* C. Marcigny, T. Lachenal, P.-Y. Milcent, C. Mordant, R. Peake, M. Talon (dir.), *Mesurer le temps de l'âge du Bronze*, Bulletin de l'APRAB, supplément n° 8., p.129-147.

LANDER E.S., LINTON L.M., BIRREN B., NUSBAUM C., ZODY M.C., BALDWIN J., DEVON K., DEWAR K., DOYLE M., FITZHUGH W., FUNKE R., GAGE D., HARRIS K., HEAFORD A., HOWLAND J., KANN L., LEHOCZKY J., LEVINE R., MCEWAN P., MCKERNAN K., *et al*. (2001) – Initial sequencing and analysis of the human genome, *Nature*, 409, 6822, p. 860-921.

LARSON G., KARLSSON E.K., PERRI A., WEBSTER M.T., HO S.Y.W., PETERS J., STAHL P.W., PIPER P.J., LINGAAS F., FREDHOLM M., COMSTOCK K.E., MODIANO J.F., SCHELLING C., AGOULNIK A.I., LEEGWATER P.A., DOBNEY K., VIGNE J.-D., VILÀ C., ANDERSSON L., LINDBLAD-TOH K. (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., MITTNIK A., RENAUD G., MALLICK S., KIRSANOW K., SUDMANT P.H., SCHRAIBER J.G., CASTELLANO S., LIPSON M., BERGER B., ECONOMOU C., BOLLONGINO R., FU Q., BOS K.I., NORDENFELT S., LI H., DE FILIPPO C., PRÜFER K., SAWYER S., *et al*. (2014) – Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans, *Nature*, 513, 7518, p. 409-413.

LAZARIDIS I., NADEL D., ROLLEFSON G., MERRETT D.C., ROHLAND N., MALLICK S., FERNANDES D., NOVAK M., GAMARRA B., SIRAK K., CONNELL S., STEWARDSON K., HARNEY E., FU Q., GONZALEZ-FORTES G., JONES E.R., ROODENBERG S.A., LENGYEL G., BOCQUENTIN F., GASPARIAN B., *et al.* (2016) – Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East, *Nature*, 536, 7617, p. 419-424.

LAZARIDIS I., MITTNIK A., PATTERSON N., MALLICK S., ROHLAND N., PFRENGLE S., FURTWÄNGLER A., PELTZER A., POSTH C., VASILAKIS A., MCGEORGE P.J.P., KONSOLAKI-YANNOPOULOU E., KORRES G., MARTLEW H., MICHALODIMITRAKIS M., ÖZSAIT M., ÖZSAIT N., PAPATHANASIOU A., RICHARDS M., ROODENBERG S.A., *et al*. (2017) – Genetic origins of the Minoans and Mycenaeans, *Nature*, 548, 7666, p. 214-218.

LAZARIDIS I., REICH D. (2017) – Failure to replicate a genetic signal for sex bias in the steppe migration into central Europe, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 20, p. E3873-E3874.

LAZARIDIS I., BELFER-COHEN A., MALLICK S., PATTERSON N., CHERONET O., ROHLAND N., BAR-OZ G., BAR-YOSEF O., JAKELI N., KVAVADZE E., LORDKIPANIDZE D., MATZKEVICH Z., MESHVELIANI T., CULLETON B.J., KENNETT D.J., PINHASI R., REICH D. (2018) – Paleolithic DNA from the Caucasus reveals core of West Eurasian ancestry, *bioRxiv*, p. 1-26.

LAZARIDIS I., ALPASLAN-ROODENBERG S., ACAR A., AÇIKKOL A., AGELARAKIS A., AGHIKYAN L., AKYÜZ U., ANDREEVA D., ANDRIJAŠEVIĆ G., ANTONOVIĆ D., ARMIT I., ATMACA A., AVETISYAN P., AYTEK A.İ., BACVAROV K., BADALYAN R., BAKARDZHIEV S., BALEN J., BEJKO L., BERNARDOS R., *et al.* (2022) – The genetic history of the Southern Arc: A bridge between West Asia and Europe, *Science*, 377, 6609, p. eabm4247.

LE BRUN A. (2002) – Neolithic Society in Cyprus: a tentative analysis, *in* D. Bolger, N. Serwint (dir.), *Engendering Aphrodite. Women and Society in Ancient Cyprus*, Boston, p. 23-31.

LE MORT F., DUDAY H. (1987) – Traces de décharnement sur un humérus dysmorphique néolithique, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 4, 1, p. 17-23.

LE MORT F. (2008) – Infant burials in Pre-Pottery Neolithic Cyprus: Evidence from Khirokitia, *Babies Reborn: Infant/Child Burials in Pre- and Protohistory*, Oxford (BAR International Series), p. 23-32.

LE MORT F., TILLIER A.-M. (2013) – Pratiques funéraires et néolithisation du Proche-Orient : rupture ou continuités ?, *in* J. Jaubert, N. Fourment et P. Depaepe (dir.), *Transitions, Ruptures et Continuité en Préhistoire: XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010*, Paris: Société Préhistorique Française, p. 201-212.

LE MORT F. (2021) – Les pratiques funéraires, *in Shillourokambos, un établissement néolithique pré-céramique à Chypre. Les fouilles du secteur 3*, p. 681-692.

LEFRANC P., DENAIRE A., CHENAL F., NILLES R. (2016) – Une sépulture tardive du campaniforme régional à Rouffach « rue de Pfaffenheim » (Haut-Rhin), *Revue archéologique de l'Est*, 65, p. 269-278.

LEHÖERFF A. (2018) – La métallurgie du bronze: techniques, usages et sociétés, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 252-264.

LEMERCIER O., TCHEREMISSINOFF Y. (2011) – Du Néolithique final au Bronze ancien : les sépultures individuelles campaniformes dans le sud de la France, *in* L. Salanova L., Y. Tcheremissinoff (dir.), *Les sépultures individuelles campaniformes en France*, Paris, CNRS Editions, (Gallia Préhistoire), p.177-194.

LEMERCIER O. (2018) – La question campaniforme. The bell beaker question, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 205-217.

LEMERCIER O. (2020) – The Bell Beaker question: from historical-cultural approaches to aDNA analyses, in T. Lachenal, R. Roure, O. Lemercier, *Demography and Migration: Population trajectories from the Neolithic to the Iron Age: Proceedings of the XVIII UISPP World Congress (4-9 June 2018, Paris, France)*, 5, p.116-140.

LEPPARD T. P. (2022) – Process and dynamics of Mediterranean Neolithization (7000–5500 BC), *Journal of Archaeological Research*, 30, 2, p. 231-283.

LE ROY M., RECCHIA-QUINIOU J. (2021) – Multidisciplinary approach to collective burials in caves and in dolmens at the end of the Neolithic period in Eastern Languedoc and the southern part of the Cévennes—abridged version, *Préhistoires Méditerranéennes*, 9, 2, p. 97-118.

LICHARDUS J., LICHARDUS-ITTEN M., BAILLOUD G., CAUVIN J. (1985) – *La Protohistoire de*

l'Europe: le néolithique et le chalcolithique entre la Méditerranée et la mer Baltique, Paris, Presses universitaires de France, 640 p.

LINDAHL T. (1993) – Instability and decay of the primary structure of DNA, *Nature*, 362, 6422, p. 709-715.

LINDERHOLM A., KILINÇ G.M., SZCZEPANEK A., WLODARCZAK P., JAROSZ P., BELKA Z., DOPIERALSKA J., WERENS K., GORSKI J., MAZUREK M., HOZER M., RYBICKA M., OSTROWSKI M., BAGINSKA J., KOMAN W., RODRIGUEZ-VARELA R., STORÅ J., GÖTHERSTRÖM A., KRZEWINSKA M. (2020) – Corded Ware cultural complexity uncovered using genomic and isotopic analysis from south-eastern Poland, *Scientific Reports*, 10, 1, p. 6885.

LIPSON M., SZECSENYI-NAGY A., MALLICK S., POSA A., STEGMAR B., KEERL V., ROHLAND N., STEWARDSON K., FERRY M., MICHEL M., OPPENHEIMER J., BROOMANDKHOSHBACHT N., HARNEY E., NORDENFELT S., LLAMAS B., GUSZTAV MENDE B., KÖHLER K., OROSS K., BONDAR M., MARTON T., *et al*. (2017) – Parallel palaeogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers, *Nature*, 551, 7680, p. 368-372.

LLAMAS B., VALVERDE G., FEHREN-SCHMITZ L., WEYRICH L.S., COOPER A., HAAK W. (2017) – From the field to the laboratory: Controlling DNA contamination in human ancient DNA research in the high-throughput sequencing era, *STAR: Science & Technology of Archaeological Research*, 3, 1, p. 1-14.

LOISON G., SCHMITT A. (2009) – Diversité des pratiques funéraires et espaces sépulcraux sectorisés au Chasséen ancien sur le site du Crès à Béziers (Hérault). Croisements de données archéologiques et anthropologiques, *Gallia préhistoire*, 51, 1, p. 245-272.

LOOSDRECHT, M. S. V. D. (2021) – *Archaeogenetic perspectives on the hunter-gatherers and prehistoric farmers of the Mediterranean*, Thèse de Doctorat, Friedrich Schiller University Jena, Faculty of Biological Sciences Jena, 265 p.

MACA-MEYER N., GONZÁLEZ A.M., LARRUGA J.M., FLORES C., CABRERA V.M. (2001) – Major genomic mitochondrial lineages delineate early human expansions, *BMC genetics*, 2, 13, p. 1-7.

MALLICK S., MICCO A., MAH M., RINGBAUER H., LAZARIDIS I., OLALDE I., PATTERSON N., REICH D. (2023) –The Allen Ancient DNA Resource (AADR): A curated compendium of ancient human genomes, Genomics, *bioRxiv*, p. 1-8.

MALMSTRÖM H., GÜNTHER T., SVENSSON E.M., JURAS A., FRASER M., MUNTERS A.R., POSPIESZNY Ł., TÕRV M., LINDSTRÖM J., GÖTHERSTRÖM A., STORÅ J., JAKOBSSON M. (2019) – The genomic ancestry of the Scandinavian Battle Axe Culture people and their relation to the broader Corded Ware horizon, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 1912, p. 20191528.

MANEN C., HAMON C. (2018) – Les mécanismes de la néolithisation de la France, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 11-26.

MANEN C., PERRIN T., RAUX A., BINDER D., LE BOURDONNEC F.-X., BRIOIS F., CONVERTINI F., DUBERNET S., ESCALLON G., GOMART L., GUILAINE J., HAMON C., PHILIBERT S., QUEFFELEC A. (2019a) – Le sommet de l'iceberg ? Colonisation pionnière et néolithisation de la France méditerranéenne, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 116, 2, p. 317-361.

MANEN C., PERRIN T., GUILAINE J., BOUBY L., BRÉHARD S., BRIOIS F., DURAND F., MARINVAL P., VIGNE J.-D. (2019b) – The Neolithic Transition in the Western Mediterranean: a

Complex and Non-Linear Diffusion Process—The Radiocarbon Record Revisited, *Radiocarbon*, 61, 2, p. 531-571.

MARCHAND G. (2022) - Contre le Mésolithique, *in* R.-M. Arbogast, A. Denaire, Š. Grando-Válečková, P. Lefranc, M. Mauvilly, S. van Willigen (dir.), *D'Oberlarg à Wesaluri, itinéraire d'un préhistorien. Mélanges offerts à Christian Jeunesse*, AVAGE, Strasbourg, 8, p. 13-24.

MARCIGNY C. (2011) – Les relations transmanche durant l'Âge du Bronze entre 2300 et 800 avant notre ère, *in* Fédération des sociétés historiques et archéologiques de Normandie (dir.), *Les Anglais en Normandie : actes du 45e Congrès... Saint-Sauveur-le-Vicomte, 20-24 octobre 2010*, p. 47-54.

MARCIGNY C., BOURGEOIS J., TALON M. (2017) – Rythmes et contours de la géographie culturelle sur le littoral de la Manche entre le IIIe et le début du Ier millénaire, *in Movement, Exchange and Identity in Europe in the 2nd and 1st Millennia BC: Beyond Frontiers*, Oxford, Oxbow Books, p. 63-72.

MARCUS J.H., POSTH C., RINGBAUER H., LAI L., SKEATES R., SIDORE C., BECKETT J., FURTWÄNGLER A., OLIVIERI A., CHIANG C.W.K., AL-ASADI H., DEY K., JOSEPH T.A., LIU C.-C., DER SARKISSIAN C., RADZEVICIUTE R., MICHEL M., GRADOLI M.G., MARONGIU P., RUBINO S., *et al.* (2020) – Genetic history from the Middle Neolithic to present on the Mediterranean island of Sardinia, *Nature Communications*, 11, 1, p. 939.

MARTINIANO R., DE SANCTIS B., HALLAST P., DURBIN R. (2022) – Placing Ancient DNA Sequences into Reference Phylogenies, *Molecular Biology and Evolution*, 39, 2, p. msac017.

MATHIESON I., LAZARIDIS I., ROHLAND N., MALLICK S., PATTERSON N., ROODENBERG S.A., HARNEY E., STEWARDSON K., FERNANDES D., NOVAK M., SIRAK K., GAMBA C., JONES E.R., LLAMAS B., DRYOMOV S., PICKRELL J., ARSUAGA J.L., DE CASTRO J.M.B., CARBONELL E., GERRITSEN F., *et al.* (2015) – Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians, *Nature*, 528, 7583, p. 499-503.

MATHIESON I., ROODENBERG S.A., POSTH C., SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROHLAND N., MALLICK S., OLALDE I., BROOMANDKHOSHBACHT N., CANDILIO F., CHERONET O., FERNANDES D., FERRY M., GAMARRA B., FORTES G.G., HAAK W., HARNEY E., JONES E., KEATING D., KRAUSE-KYORA B., KUCUKKALIPCI I., *et al.* (2018) – The Genomic History of Southeastern Europe, *Nature*, 555, 7695, p. 197-203.

MEYER M., KIRCHER M. (2010) – Illumina Sequencing Library Preparation for Highly Multiplexed Target Capture and Sequencing, *Cold Spring Harbor Protocols*, 2010, 6, p. pdb.prot5448.

MEYER M., KIRCHER M., GANSAUGE M.-T., LI H., RACIMO F., MALLICK S., SCHRAIBER J.G., JAY F., PRÜFER K., DE FILIPPO C., SUDMANT P.H., ALKAN C., FU Q., DO R., ROHLAND N., TANDON A., SIEBAUER M., GREEN R.E., BRYC K., BRIGGS A.W., *et al.* (2012) – A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual, *Science*, 338, 6104, p. 222-226.

MITTNIK A., WANG C.-C., PFRENGLE S., DAUBARAS M., ZARIŅA G., HALLGREN F., ALLMÄE R., KHARTANOVICH V., MOISEYEV V., TÕRV M., FURTWÄNGLER A., ANDRADES VALTUEÑA A., FELDMAN M., ECONOMOU C., OINONEN M., VASKS A., BALANOVSKA E., REICH D., JANKAUSKAS R., HAAK W., *et al.* (2018) – The genetic prehistory of the Baltic Sea region, *Nature Communications*, 9, 1, p. 442.

MITTNIK A., MASSY K., KNIPPER C., WITTENBORN F., FRIEDRICH R., PFRENGLE S., BURRI M., CARLICHI-WITJES N., DEEG H., FURTWÄNGLER A., HARBECK M., VON HEYKING K., KOCIUMAKA C., KUCUKKALIPCI I., LINDAUER S., METZ S., STASKIEWICZ A., THIEL A., WAHL J., HAAK W., *et al.* (2019) – Kinship-based social inequality in Bronze Age Europe, *Science*, 366, 6466, p. 731-734.

MONROY KUHN J.M., JAKOBSSON M., GÜNTHER T. (2018) – Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations, *PLoS ONE*, 13, 4, p. e0195491.

MOORE A.M.T., HILLMAN G.C., LEGGE A.J. (2000) – *Village on the Euphrates*, London, 585 p.

NÄGELE K., RIVOLLAT M., YU H., WANG K. (2022) – Ancient genomic research - From broad strokes to nuanced reconstructions of the past, *Journal of Anthropological Sciences*, 100, p. 193-230.

NARASIMHAN V.M., PATTERSON N., MOORJANI P., ROHLAND N., BERNARDOS R., MALLICK S., LAZARIDIS I., NAKATSUKA N., OLALDE I., LIPSON M., KIM A.M., OLIVIERI L.M., COPPA A., VIDALE M., MALLORY J., MOISEYEV V., KITOV E., MONGE J., ADAMSKI N., ALEX N., *et al.* (2019) – The formation of human populations in South and Central Asia, *Science*, 365, 6457, p. eaat7487.

NAVARRO-GOMEZ D., LEIPZIG J., SHEN L., LOTT M., STASSEN A.P.M., WALLACE D.C., WIGGS J.L., FALK M.J., VAN OVEN M., GAI X. (2015) – Phy-Mer: a novel alignment-free and reference-independent mitochondrial haplogroup classifier, *Bioinformatics*, 31, 8, p. 1310-1312.

NORDQVIST K., KRIISKA A. (2015) – Towards Neolithisation: the Mesolithic-Neolithic transition in the central area of the eastern part of the Baltic Sea, *in* J. Kabaciński, S. Hartz, D. C. M. Raemaekers, T. Terberger (dir.), *The Dąbki Site in Pomerania and the Neolithisation of the North European Lowlands (c. 5000–3000 calBC)*, 8, p. 537-556

OLALDE I., ALLENTOFT M.E., SÁNCHEZ-QUINTO F., SANTPERE G., CHIANG C.W.K., DEGIORGIO M., PRADO-MARTINEZ J., RODRÍGUEZ J.A., RASMUSSEN S., QUILEZ J., RAMÍREZ O., MARIGORTA U.M., FERNÁNDEZ-CALLEJO M., PRADA M.E., ENCINAS J.M.V., NIELSEN R., NETEA M.G., NOVEMBRE J., STURM R.A., SABETI P., *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., CIVIT S., GARCÍA BORJA P., SALAZAR-GARCÍA D.C., TALAMO S., MARÍA FULLOLA J., XAVIER OMS F., PEDRO M., MARTÍNEZ P., SANZ M., DAURA J., ZILHÃO J., MARQUÈS-BONET T., GILBERT M.T.P., LALUEZA-FOX C. (2015) – A Common Genetic Origin for Early Farmers from Mediterranean Cardial and Central European LBK Cultures, *Molecular Biology and Evolution*, p. msv181.

OLALDE I., BRACE S., ALLENTOFT M.E., ARMIT I., KRISTIANSEN K., BOOTH T., ROHLAND N., MALLICK S., SZÉCSÉNYI-NAGY A., MITTNIK A., ALTENA E., LIPSON M., LAZARIDIS I., HARPER T.K., PATTERSON N., BROOMANDKHOSHBACHT N., DIEKMANN Y., FALTYSKOVA Z., FERNANDES D., FERRY M., *et al.* (2018) – The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe, *Nature*, 555, 7695, p. 190-196.

OLALDE I., MALLICK S., PATTERSON N., ROHLAND N., VILLALBA-MOUCO V., SILVA M., DULIAS K., EDWARDS C.J., GANDINI F., PALA M., SOARES P., FERRANDO-BERNAL M., ADAMSKI N., BROOMANDKHOSHBACHT N., CHERONET O., CULLETON B.J., FERNANDES D., LAWSON A.M., MAH M., OPPENHEIMER J., *et al.* (2019) – The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years, Science, 363, 6432, p. 1230-1234.

ORLANDO L., GINOLHAC A., ZHANG G., FROESE D., ALBRECHTSEN A., STILLER M., SCHUBERT M., CAPPELLINI E., PETERSEN B., MOLTKE I., JOHNSON P.L.F., FUMAGALLI M., VILSTRUP J.T., RAGHAVAN M., KORNELIUSSEN T., MALASPINAS A.-S., VOGT J., SZKLARCZYK D., KELSTRUP C.D., VINTHER J., *et al.* (2013) – Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse, *Nature*, 499, 7456, p. 74-78.

ORLANDO L., ALLABY R., SKOGLUND P., DER SARKISSIAN C., STOCKHAMMER P.W., ÁVILA-ARCOS M.C., FU Q., KRAUSE J., WILLERSLEV E., STONE A.C., WARINNER C. (2021) – Ancient DNA analysis, *Nature Reviews Methods Primers*, 1, 1, p. 14.

ÖZDOĞAN, A. (1999) – Çayönü, in M. ÖZDOĞAN, N. BASGELEN (dir.), *Neolithic in Turkey, The Cradle of Civilization*, Istanbul, Arkeoloji ve Sanat Yayınları, p. 35-63.

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.

PACCARD M. (1987) – Sépultures du Néolithique ancien à Unang (Malemort-du-Comtat) et structures associées, *in* J. Guilaine, J. Courtin, J.-L. Roudil, j.-L. Vernet (dir.), *Premières communautés paysannes en Méditerranée occidentale*, Montpellier, 26-29 avril 1983, p. 507-512.

PALMISANO A., LAWRENCE D., DE GRUCHY M.W., BEVAN A., SHENNAN S. (2021) – Holocene regional population dynamics and climatic trends in the Near East: A first comparison using archaeo-demographic proxies, *Quaternary Science Reviews*, 252, p. 106739.

PAPAC L., ERNÉE M., DOBEŠ M., LANGOVÁ M., ROHRLACH A.B., ARON F., NEUMANN G.U., SPYROU M.A., ROHLAND N., VELEMÍNSKÝ P., KUNA M., BRZOBOHATÁ H., CULLETON B., DANĚČEK D., DANIELISOVÁ A., DOBISÍKOVÁ M., HLOŽEK J., KENNETT D.J., KLEMENTOVÁ J., KOSTKA M., *et al*. (2021) – Dynamic changes in genomic and social structures in third millennium BCE central Europe, *Science Advances*, 7, 35, p. eabi6941.

PAPATHANASIOU A., GALATY M. L., PULLEN D. J., PARKINSON W. A. (2018) – *Neolithic Alepotrypa Cave in the Mani, Greece*, Oxbow Books, 488 p.

PATTERSON N., MOORJANI P., LUO Y., MALLICK S., ROHLAND N., ZHAN Y., GENSCHORECK T., WEBSTER T., REICH D. (2012) – Ancient Admixture in Human History, *Genetics*, 192, 3, p. 1065-1093.

PATTERSON N., ISAKOV M., BOOTH T., BÜSTER L., FISCHER C.-E., OLALDE I., RINGBAUER H., AKBARI A., CHERONET O., BLEASDALE M., ADAMSKI N., ALTENA E., BERNARDOS R., BRACE S., BROOMANDKHOSHBACHT N., CALLAN K., CANDILIO F., CULLETON B., CURTIS E., DEMETZ L., *et al.* (2022) – Large-Scale Migration into Britain During the Middle to Late Bronze Age, *Nature*, 601, 7894, p. 588-594.

PELTZER A., JÄGER G., HERBIG A., SEITZ A., KNIEP C., KRAUSE J., NIESELT K. (2016) – EAGER: efficient ancient genome reconstruction, *Genome Biology*, 17, 1, p. 60.

PEAKE R., DELATTRE, V. (2018) – Mourir à l'âge du Bronze, Death in the Bronze Age, *in* J. Guilaine, D. Garcia (dir.), *La Protohistoire de la France*, Paris, Hermann, p. 325-338.

PERRI A.R., FEUERBORN T.R., FRANTZ L.A.F., LARSON G., MALHI R.S., MELTZER D.J., WITT K.E. (2021) – Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, 6, p. e2010083118.

PERRIN T. (2003) – Mesolithic and Neolithic cultures co-existing in the upper Rhône valley, *Antiquity*, 77, 298, p. 732-739.

PERRIN, T., ALLARD, P., MARCHAND, G., BINDER, D., GARCIA-PUCHOL, O., VALDEYRON, N. (2010) – The late Mesolithic of Western Europe: origins and diffusion of blade and trapeze industries, in *Meso 2010 - The 8th International Conference on the Mesolithic in Europe - Santander, Septembre 2010*, p. 1-12.

PERRIN T. (2013) – Potentialités de contacts entre mésolithiques et néolithiques dans le sud de la France, in T. Perrin, C. Manen, G. Marchand, P. Allard, D. Binder et M. Ilett (dir.), Autour du Néolithique ancien. Les outils du changement : critique des méthodes (session H), *in* J. Jaubert, N. Fourment et P. Depaepe (dir.), *Transitions, ruptures et continuités en Préhistoire, Actes du XXVIIe congrès Préhistorique de France (Bordeaux – Les Eyzies, 31 mai au 5 juin 2010)*, Paris, Société préhistorique française, p. 357-372.

PERRIN T. (2018) – L'hypothèse de l'acculturation dans le processus de néolithisation : approche logiciste de quelques exemples, *Préhistoires méditerranéennes*, 6, p. 1-22.

PERRIN T., MANEN C. (2021) – Potential interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers in the Western Mediterranean: The geochronological data revisited, *PLoS ONE*, 16, 3, p. e0246964.

PONS F., GANDELIN M. (dir.) (2018) – *Le rempart chasséen de Château-Percin à Seilh (Haute-Garonne): une architecture monumentale de terre et de bois*, Paris, CNRS (Recherches archéologiques), 14, 313 p.

POPLI D., PEYRÉGNE S., PETER B.M. (2023) – KIN: a method to infer relatedness from low-coverage ancient DNA, *Genome Biology*, 24, 1, p. 10.

PORČIĆ M., BLAGOJEVIĆ T., STEFANOVIĆ S. (2016) – Demography of the Early Neolithic Population in Central Balkans: Population Dynamics Reconstruction Using Summed Radiocarbon Probability Distributions, *PLoS ONE*, 11, 8, p. e0160832.

POSTH C., RENAUD G., MITTNIK A., DRUCKER D.G., ROUGIER H., CUPILLARD C., VALENTIN F., THEVENET C., FURTWÄNGLER A., WIßING C., FRANCKEN M., MALINA M., BOLUS M., LARI M., GIGLI E., CAPECCHI G., CREVECOEUR I., BEAUVAL C., FLAS D., GERMONPRÉ M., *et al.* (2016) – Pleistocene Mitochondrial Genomes Suggest a Single Major Dispersal of Non-Africans and a Late Glacial Population Turnover in Europe, *Current Biology*, 26, 6, p. 827-833.

POSTH C., YU H., GHALICHI A., ROUGIER H., CREVECOEUR I., HUANG Y., RINGBAUER H., ROHRLACH A.B., NÄGELE K., VILLALBA-MOUCO V., RADZEVICIUTE R., FERRAZ T., STOESSEL A., TUKHBATOVA R., DRUCKER D.G., LARI M., MODI A., VAI S., SAUPE T., SCHEIB C.L., *et al.* (2023) – Palaeogenomics of Upper Palaeolithic to Neolithic European hunter-gatherers, *Nature*, 615, 7950, p. 117-126.

PRIETO-MARTÍNEZ M.P., SALANOVA L. (dir.) (2015) – *The Bell beaker transition in Europe: mobility and local evolution during the 3rd millennium BC*, Oxford, Philadelphia, Oxbow Books, 214 p.

PROVOST S., BINDER D., DUDAY H., DURRENMATH G., GOUDE G., GOURICHON L., DELHON C., GENTILE I., VUILLIEN M., ZEMOUR A. (2017) – *Une sépulture collective à la transition des VIe et Ve millénaires BCE : Mougins – Les Bréguières (Alpes-Maritimes, France) : Fouilles Maurice Sechter 1966-1967, Gallia Préhistoire*, 57, p. 289-336.

PRÜFER K., RACIMO F., PATTERSON N., JAY F., SANKARARAMAN S., SAWYER S., HEINZE A., RENAUD G., SUDMANT P.H., DE FILIPPO C., LI H., MALLICK S., DANNEMANN M., FU Q., KIRCHER M., KUHLWILM M., LACHMANN M., MEYER M., ONGYERTH M., SIEBAUER M., *et al.* (2014) – The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains, *Nature*, 505, 7481, p. 43-49.

PRÜFER K., DE FILIPPO C., GROTE S., MAFESSONI F., KORLEVIĆ P., HAJDINJAK M., VERNOT B., SKOV L., HSIEH P., PEYRÉGNE S., REHER D., HOPFE C., NAGEL S., MARICIC

T., FU Q., THEUNERT C., ROGERS R., SKOGLUND P., CHINTALAPATI M., DANNEMANN M., *et al.* (2017) – A high-coverage Neandertal genome from Vindija Cave in Croatia, *Science*, 358, 6363, p. 655-658.

RACIMO F., SIKORA M., VANDER LINDEN M., SCHROEDER H., LALUEZA-FOX C. (2020) – Beyond broad strokes: sociocultural insights from the study of ancient genomes, *Nature Reviews Genetics*, 21, 6, p. 355-366.

RADCLIFFE- BROWN A. R., FORDE D. (1950) – *African systems of kinship and marriage*, Oxford University Press, 421 p.

RAGHAVAN M., SKOGLUND P., GRAF K.E., METSPALU M., ALBRECHTSEN A., MOLTKE I., RASMUSSEN S., STAFFORD JR T.W., ORLANDO L., METSPALU E., KARMIN M., TAMBETS K., ROOTSI S., MÄGI R., CAMPOS P.F., BALANOVSKA E., BALANOVSKY O., KHUSNUTDINOVA E., LITVINOV S., OSIPOVA L.P., *et al.* (2014) – Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans, *Nature*, 505, 7481, p. 87-91.

RALF A., MONTIEL GONZÁLEZ D., ZHONG K., KAYSER M. (2018) – Yleaf: Software for Human Y-Chromosomal Haplogroup Inference from Next-Generation Sequencing Data B. Su (dir.), *Molecular Biology and Evolution*, 35, 5, p. 1291-1294.

RAMACHANDRAN S., DESHPANDE O., ROSEMAN C.C., ROSENBERG N.A., FELDMAN M.W., CAVALLI-SFORZA L.L. (2005) – Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 44, p. 15942-15947.

RASMUSSEN M., LI Y., LINDGREEN S., PEDERSEN J.S., ALBRECHTSEN A., MOLTKE I., METSPALU M., METSPALU E., KIVISILD T., GUPTA R., BERTALAN M., NIELSEN K., GILBERT M.T.P., WANG Y., RAGHAVAN M., CAMPOS P.F., KAMP H.M., WILSON A.S., GLEDHILL A., TRIDICO S., *et al.* (2010) – Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo, *Nature*, 463, 7282, p. 757-762.

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, p. e60944.

REICH D., GREEN R.E., KIRCHER M., KRAUSE J., PATTERSON N., DURAND E.Y., VIOLA B., BRIGGS A.W., STENZEL U., JOHNSON P.L.F., MARICIC T., GOOD J.M., MARQUES-BONET T., ALKAN C., FU Q., MALLICK S., LI H., MEYER M., EICHLER E.E., STONEKING M., *et al.* (2010) – Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia, *Nature*, 468, 7327, p. 1053-1060.

REINGRUBER A., THISSEN L. (2009) – Depending on 14C Data: Chronological Frameworks in the Neolithic and Chalcolithic of Southeastern Europe, *Radiocarbon*, 51, 2, p. 751-770.

REINGRUBER A., TOUFEXIS G., KYPARISSI N., ANETAKIS M., MANIATIS Y., FACORELLIS Y. (2017) – Neolithic Thessaly: radiocarbon dated periods and phases, *Documenta Praehistorica*, p. 34-53.

RINGBAUER H., NOVEMBRE J., STEINRÜCKEN M. (2021) – Parental relatedness through time revealed by runs of homozygosity in ancient DNA, *Nature Communications*, 12, 1, p. 5425.

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, p. e0125521.

RIVOLLAT M. (2016) – *Du fonctionnement des sites funéraires aux processus de néolithisation sur le territoire français (néolithique ancien et moyen) : premiers apports de l'approche paléogénétique*, Thèse de doctorat, Université de Bordeaux, 330 p.

RIVOLLAT, M., DEGUILLOUX, M. F. (2020) – Diversité génomique des groupes mésolithiques en Europe: origine, évolution et métissages. *Bulletin de la société archéologique champenoise, 113*, 2-3, p. 375-394.

RIVOLLAT M., JEONG C., SCHIFFELS S., KÜÇÜKKALIPÇI İ., PEMONGE M.-H., ROHRLACH A.B., ALT K.W., BINDER D., FRIEDERICH S., GHESQUIÈRE E., GRONENBORN D., LAPORTE L., LEFRANC P., MELLER H., RÉVEILLAS H., ROSENSTOCK E., ROTTIER S., SCARRE C., SOLER L., WAHL J., *et al.* (2020) – Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers, *Science Advances*, 6, 22, p. eaaz5344.

RIVOLLAT M., THOMAS A., GHESQUIÈRE E., ROHRLACH A.B., SPÄTH E., PEMONGE M.-H., HAAK W., CHAMBON P., DEGUILLOUX M.-F. (2022) – Ancient DNA gives new insights into a Norman Neolithic monumental cemetery dedicated to male elites, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119, 18, p. e2120786119.

ROHLAND N., HARNEY E., MALLICK S., NORDENFELT S., REICH D. (2015) – Partial uracil–DNA–glycosylase treatment for screening of ancient DNA, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 1660, p. 20130624.

ROHRLACH A.B., PAPAC L., CHILDEBAYEVA A., RIVOLLAT M., VILLALBA-MOUCO V., NEUMANN G.U., PENSKE S., SKOURTANIOTI E., VAN DE LOOSDRECHT M., AKAR M., BOYADZHIEV K., BOYADZHIEV Y., DEGUILLOUX M.-F., DOBEŠ M., ERDAL Y.S., ERNÉE M., FRANGIPANE M., FURMANEK M., FRIEDERICH S., GHESQUIÈRE E., *et al.* (2021) – Using Y-chromosome capture enrichment to resolve haplogroup H2 shows new evidence for a two-path Neolithic expansion to Western Europe, *Scientific Reports*, 11, 1, p. 15005.

ROJO-GUERRA M.Á., GARRIDO-PENA R., GARCÍA-MARTÍNEZ-DE-LAGRÁN Í., JUAN-TRESERRAS J., MATAMALA J.C. (2006) – Beer and Bell Beakers: Drinking Rituals in Copper Age Inner Iberia, *Proceedings of the Prehistoric Society*, 72, p. 243-265.

ROLLEFSON G.O. (2002) – Ritual and Social Structure at Neolithic 'Ain Ghazal, *in* I. Kuijt (dir.), *Life in Neolithic Farming Communities*, Boston, Kluwer Academic Publishers (Fundamental Issues in Archaeology), p.165-190.

RONEN A., ADLER D. (2001) – The Walls of Jericho were Magical, *Ethnology and Anthropology of Eurasia*, 2/6, p. 97-103.

ROUDIL J.-L. (1972) – *L'âge du bronze en Languedoc oriental*, Paris, France, Éditions Klincksieck, 302 p.

ROWLEY-CONWY P., GRON K., BISHOP R., DUNNE J., EVERSHED R., LONGFORD C., SCHULTING R., TREASURE E. (2020) – The earliest farming in Britain : towards a new synthesis, *in Farmers at the Frontier: A Pan-European Perspective on Neolithisation*, p. 401-424.

SAAG LEHTI, VARUL L., SCHEIB C.L., STENDERUP J., ALLENTOFT M.E., SAAG LAURI, PAGANI L., REIDLA M., TAMBETS K., METSPALU E., KRIISKA A., WILLERSLEV E., KIVISILD T., METSPALU M. (2017) – Extensive Farming in Estonia Started through a Sex-Biased Migration from the Steppe, *Current Biology*, 27, 14, p. 2185-2193.e6.

SAAG LEHTI, VASILYEV S.V., VARUL L., KOSORUKOVA N.V., GERASIMOV D.V., OSHIBKINA S.V., GRIFFITH S.J., SOLNIK A., SAAG LAURI, D'ATANASIO E., METSPALU E.,

REIDLA M., ROOTSI S., KIVISILD T., SCHEIB C.L., TAMBETS K., KRIISKA A., METSPALU M. (2021) – Genetic ancestry changes in Stone to Bronze Age transition in the East European plain, *Science Advances*, 7, 4, p. eabd6535

SALANOVA L., TCHEREMISSINOFF Y. (2011) – *Les sépultures individuelles campaniformes en France*, Paris, CNRS Éditions, 238 p.

SANKARARAMAN S., PATTERSON N., LI H., PÄÄBO S., REICH D. (2012) – The Date of Interbreeding between Neandertals and Modern Humans, *PLOS Genetics*, 8, 10, p. e1002947.

SATO M., SATO K. (2013) – Maternal inheritance of mitochondrial DNA by diverse mechanisms to eliminate paternal mitochondrial DNA, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research*, 1833, 8, p. 1979-1984.

SCHMIDT K. (2010) – Göbekli Tepe, the Stone Age Sanctuaries. New results of ongoing excavations with a special focus on sculptures and high reliefs, *Documenta Praehistorica*, 37, p. 239-256.

SCHMITT A., DEDERIX S., CREVECOEUR I. (2018) – *Gathered in death: archaeological and ethnological perspectives on collective burial and social organisation*, Louvain-La-Neuve, Presses Universitaires (Aegis 14), 214 p.

SCHMITT A., DEDERIX S. (2019) – Qu'est-ce qu'une sépulture collective ? Vers un changement de paradigme, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 31, 3-4, p. 103-112.

SCORRANO G., YEDIAY F.E., PINOTTI T., FEIZABADIFARAHANI M., KRISTIANSEN K. (2021) – The genetic and cultural impact of the Steppe migration into Europe, *Annals of Human Biology*, 48, 3, p. 223-233.

SEGUIN-ORLANDO A., KORNELIUSSEN T.S., SIKORA M., MALASPINAS A.-S., MANICA A., MOLTKE I., ALBRECHTSEN A., KO A., MARGARYAN A., MOISEYEV V., GOEBEL T., WESTAWAY M., LAMBERT D., KHARTANOVICH V., WALL J.D., NIGST P.R., FOLEY R.A., LAHR M.M., NIELSEN R., ORLANDO L., *et al.* (2014) – Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years, *Science*, 346, 6213, p. 1113-1118.

SEGUIN-ORLANDO A., DONAT R., DER SARKISSIAN C., SOUTHON J., THÈVES C., MANEN C., TCHÉRÉMISSINOFF Y., CRUBÉZY E., SHAPIRO B., DELEUZE J.-F., DALÉN L., GUILAINE J., ORLANDO L. (2021) – Heterogeneous Hunter-Gatherer and Steppe-Related Ancestries in Late Neolithic and Bell Beaker Genomes from Present-Day France, *Current Biology*, 31, 5, p. 1072-1083.e10.

SHISHLINA N. (2008) – *Reconstruction of the Bronze Age of the Caspian Steppes: Life styles and life ways of pastoral nomads: Life styles and life ways of pastoral nomads*, BAR international series 1879, 320 p.

SIKORA M., PITULKO V.V., SOUSA V.C., ALLENTOFT M.E., VINNER L., RASMUSSEN S., MARGARYAN A., DE BARROS DAMGAARD P., DE LA FUENTE C., RENAUD G., YANG M.A., FU Q., DUPANLOUP I., GIAMPOUDAKIS K., NOGUÉS-BRAVO D., RAHBEK C., KROONEN G., PEYROT M., MCCOLL H., VASILYEV S.V., *et al.* (2019) – The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene, *Nature*, 570, 7760, p. 182-188.

SKOGLUND P., STORÅ J., GÖTHERSTRÖM A., JAKOBSSON M. (2013) – Accurate sex identification of ancient human remains using DNA shotgun sequencing, *Journal of Archaeological Science*, 40, 12, p. 4477-4482.

SKOGLUND P., MALMSTRÖM H., OMRAK A., RAGHAVAN M., VALDIOSERA C., GÜNTHER T., HALL P., TAMBETS K., PARIK J., SJÖGREN K.-G., APEL J., WILLERSLEV E., STORÅ J., GÖTHERSTRÖM A., JAKOBSSON M. (2014) – Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers, *Science*, 344, 6185, p. 747-750.

SKOURTANIOTI E., ERDAL Y.S., FRANGIPANE M., BALOSSI RESTELLI F., YENER K.A., PINNOCK F., MATTHIAE P., ÖZBAL R., SCHOOP U.-D., GULIYEV F., AKHUNDOV T., LYONNET B., HAMMER E.L., NUGENT S.E., BURRI M., NEUMANN G.U., PENSKE S., INGMAN T., AKAR M., SHAFIQ R., *et al.* (2020) – Genomic History of Neolithic to Bronze Age Anatolia, Northern Levant, and Southern Caucasus, *Cell*, 181, 5, p. 1158-1175.e28.
SKOURTANIOTI E., RINGBAUER H., GNECCHI RUSCONE G.A., BIANCO R.A., BURRI M., FREUND C., FURTWÄNGLER A., GOMES MARTINS N.F., KNOLLE F., NEUMANN G.U., TILIAKOU A., AGELARAKIS A., ANDREADAKI-VLAZAKI M., BETANCOURT P., HALLAGER B.P., JONES O.A., KAKAVOGIANNI O., KANTA A., KARKANAS P., KATAKI E., *et al.* (2023) – Ancient DNA reveals admixture history and endogamy in the prehistoric Aegean, *Nature Ecology & Evolution*, 7, 2, p. 290-303.

SLATKIN M., RACIMO F. (2016) – Ancient DNA and human history, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 23, p. 6380-6387.

SLIMAK L., ZANOLLI C., HIGHAM T., FROUIN M., SCHWENNINGER J.-L., ARNOLD L.J., DEMURO M., DOUKA K., MERCIER N., GUÉRIN G., VALLADAS H., YVORRA P., GIRAUD Y., SEGUIN-ORLANDO A., ORLANDO L., LEWIS J.E., MUTH X., CAMUS H., VANDEVELDE S., BUCKLEY M., *et al.* (2022) – Modern human incursion into Neanderthal territories 54,000 years ago at Mandrin, France, *Science Advances*, 8, 6, p. eabj9496.

SLON V., MAFESSONI F., VERNOT B., DE FILIPPO C., GROTE S., VIOLA B., HAJDINJAK M., PEYRÉGNE S., NAGEL S., BROWN S., DOUKA K., HIGHAM T., KOZLIKIN M.B., SHUNKOV M.V., DEREVIANKO A.P., KELSO J., MEYER M., PRÜFER K., PÄÄBO S. (2018) – The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father, *Nature*, 561, 7721, p. 113-116.

SPATARO M., BIAGI P. (2007) – *A Short Walk Through the Balkans: the First Farmers of the Carpathian Basin and Adjacent Regions.* Trieste, Società per la Preistoria e Protostoria della Regione Friuli-Venezia Giulia Quaderno 12, 2007.

STRINGER C.B., ANDREWS P. (1988) – Genetic and Fossil Evidence for the Origin of Modern Humans, *Science*, 239, 4845, p. 1263-1268.

SZÉCSÉNYI-NAGY A., BRANDT G., HAAK W., KEERL V., JAKUCS J., MÖLLER-RIEKER S., KÖHLER K., MENDE B.G., OROSS K., MARTON T., OSZTÁS A., KISS V., FECHER M., PÁLFI G., MOLNÁR E., SEBŐK K., CZENE A., PALUCH T., ŠLAUS M., NOVAK M., *et al.* (2015) – Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 1805, p. 20150339.

TESTART A. (2005) – *Éléments de classification des sociétés*, Paris, Editions Errance, 160 p.

TESTART A. (2012) – *Avant l'histoire : l'évolution des sociétés, de Lascaux à Carnac,* Paris, Editions Gallimard (Bibliothèque des sciences humaines), 549 p.

TRINGHAM R. (1971) – *Hunters, fishers and farmers of Eastern Europe, 6000-3000 B. C.*, London, Hutchinson University library, 240 p.

VALDIOSERA C., GÜNTHER T., VERA-RODRÍGUEZ J.C., UREÑA I., IRIARTE E., RODRÍGUEZ-VARELA R., SIMÕES L.G., MARTÍNEZ-SÁNCHEZ R.M., SVENSSON E.M., MALMSTRÖM H., RODRÍGUEZ L., BERMÚDEZ DE CASTRO J.-M., CARBONELL E., ALDAY

A., HERNÁNDEZ VERA J.A., GÖTHERSTRÖM A., CARRETERO J.-M., ARSUAGA J.L., SMITH C.I., JAKOBSSON M. (2018) – Four millennia of Iberian biomolecular prehistory illustrate the impact of prehistoric migrations at the far end of Eurasia, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 13, p. 3428-3433.

VAN ANDEL T.H., RUNNELS C.N. (1987) – *Beyond the Acropolis: a rural Greek past*, Stanford, Stanford university press, 221 p.

VANDER LINDEN M. (2006) – *Le phénomène campaniforme dans l'Europe du 3ème millénaire avant notre ère: synthèse et nouvelles perspectives*, Oxford, Archaeopress, 228 p.

VANDER LINDEN M. (2007) – What linked the Bell Beakers in third millennium BC Europe? , *Antiquity*, 81, 312, p. 343-352.

VAN DER VALK T., PEČNEROVÁ P., DÍEZ-DEL-MOLINO D., BERGSTRÖM A., OPPENHEIMER J., HARTMANN S., XENIKOUDAKIS G., THOMAS J.A., DEHASQUE M., SAĞLICAN E., FIDAN F.R., BARNES I., LIU S., SOMEL M., HEINTZMAN P.D., NIKOLSKIY P., SHAPIRO B., SKOGLUND P., HOFREITER M., LISTER A.M., *et al.* (2021) – Million-year-old DNA sheds light on the genomic history of mammoths, *Nature*, 591, 7849, p. 265-269.

VAN OVEN M., KAYSER M. (2009) – Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation, *Human Mutation*, 30, 2, p. E386-E394.

VAQUER J. (1990) – *Le Néolithique en Languedoc occidental*, Paris, CNRS Editions, 397 p.

VAQUER, J. (1991) – Aspects du Chasséen en Languedoc occidental. Habitat et culture matérielle, *Mémoires du Musée de préhistoire d'Ile-de-France*, 4, p. 27-37.

VELSKO I., SKOURTANIOTI E., BRANDT G. (2019) – *Ancient DNA Extraction from Skeletal Material v1*, https://www.protocols.io/view/ancient-dna-extraction-from-skeletal-material-baksicwe

VIGNE J.-D. (2007) – Exploitation des animaux et néolithisation en Méditerranée nord-occidentale, *in* J. Guilaine, C. Manen C., J.-D. Vigne (dir.), *Pont de Roque-Haute (Portiragnes, Hérault). Nouveaux regards sur la néolithisation de la France méditerranéenne*, Toulouse, Archives d'Ecologie préhistorique, p. 221-301.

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., CARRÈRE I., BRIOIS F., GUILAINE J. (2011) – The Early Process of Mammal Domestication in the Near East: New Evidence from the Pre-Neolithic and Pre-Pottery Neolithic in Cyprus, *Current Anthropology*, 52, S4, p. S255-S271.

VILLALBA-MOUCO V., VAN DE LOOSDRECHT M.S., POSTH C., MORA R., MARTÍNEZ-MORENO J., ROJO-GUERRA M., SALAZAR-GARCÍA D.C., ROYO-GUILLÉN J.I., KUNST M., ROUGIER H., CREVECOEUR I., ARCUSA-MAGALLÓN H., TEJEDOR-RODRÍGUEZ C., GARCÍA-MARTÍNEZ DE LAGRÁN I., GARRIDO-PENA R., ALT K.W., JEONG C., SCHIFFELS S., UTRILLA P., KRAUSE J., HAAK W. (2019) – Survival of Late Pleistocene Hunter-Gatherer Ancestry in the Iberian Peninsula, *Current Biology*, 29, 7, p. 1169-1177.e7.

VILLALBA-MOUCO V., OLIART C., RIHUETE-HERRADA C., CHILDEBAYEVA A., ROHRLACH A.B., FREGEIRO M.I., CELDRÁN BELTRÁN E., VELASCO-FELIPE C., ARON F., HIMMEL M., FREUND C., ALT K.W., SALAZAR-GARCÍA D.C., GARCÍA ATIÉNZAR G., DE MIGUEL IBÁÑEZ MA.P., HERNÁNDEZ PÉREZ M.S., BARCIELA V., ROMERO A., PONCE J., MARTÍNEZ A., *et al.* (2021) – Genomic transformation and social organization during the Copper Age–Bronze Age transition in southern Iberia, *Science Advances*, 7, 47, p. eabi7038.

VILLALBA-MOUCO V., OLIART C., RIHUETE-HERRADA C., ROHRLACH A.B., FREGEIRO M.I., CHILDEBAYEVA A., RINGBAUER H., OLALDE I., CELDRÁN BELTRÁN E., PUELLO-MORA C., VALÉRIO M., KRAUSE J., LULL V., MICÓ R., RISCH R., HAAK W. (2022) – Kinship practices in the early state El Argar society from Bronze Age Iberia, *Scientific Reports*, 12, 1, p. 22415.

VILLALBA-MOUCO V., VAN DE LOOSDRECHT M.S., ROHRLACH A.B., FEWLASS H., TALAMO S., YU H., ARON F., LALUEZA-FOX C., CABELLO L., CANTALEJO DUARTE P., RAMOS-MUÑOZ J., POSTH C., KRAUSE J., WENIGER G.-C., HAAK W. (2023) – A 23,000-year-old southern Iberian individual links human groups that lived in Western Europe before and after the Last Glacial Maximum, *Nature Ecology & Evolution*, 7, 4, p. 597-609.

WANG C.-C., REINHOLD S., KALMYKOV A., WISSGOTT A., BRANDT G., JEONG C., CHERONET O., FERRY M., HARNEY E., KEATING D., MALLICK S., ROHLAND N., STEWARDSON K., KANTOROVICH A.R., MASLOV V.E., PETRENKO V.G., ERLIKH V.R., ATABIEV B.CH., MAGOMEDOV R.G., KOHL P.L., *et al*. (2019) – Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic regions, *Nature Communications*, 10, 1, p. 590.

WEISSENSTEINER H., PACHER D., KLOSS-BRANDSTÄTTER A., FORER L., SPECHT G., BANDELT H.-J., KRONENBERG F., SALAS A., SCHÖNHERR S. (2016) – HaploGrep 2: mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing, *Nucleic Acids Research*, 44, W1, p. W58-W63.

WHITTLE A.W.R. (dir.) (2007) – *The Early Neolithic on the Great Hungarian Plain: investigations of the Körös culture site of Ecsegfalva 23, County Békés*, Budapest, Archaeological Institute of the Hungarian Academy of Sciences (Varia archaeologica Hungarica 21), 808 p.

YAKA R., MAPELLI I., KAPTAN D., DOĞU A., CHYLEŃSKI M., ERDAL Ö.D., KOPTEKIN D., VURAL K.B., BAYLISS A., MAZZUCATO C., FER E., ÇOKOĞLU S.S., LAGERHOLM V.K., KRZEWIŃSKA M., KARAMURAT C., GEMICI H.C., SEVKAR A., DAĞTAŞ N.D., KILINÇ G.M., ADAMS D., *et al.* (2021) – Variable kinship patterns in Neolithic Anatolia revealed by ancient genomes, *Current Biology*, 31, 11, p. 2455-2468.e18.

YU H., VAN DE LOOSDRECHT M.S., MANNINO M.A., TALAMO S., ROHRLACH A.B., CHILDEBAYEVA A., VILLALBA-MOUCO V., ARON F., BRANDT G., BURRI M., FREUND C., RADZEVICIUTE R., STAHL R., WISSGOTT A., FEWLASS H., TAGLIACOZZO A., PIPERNO M., TUSA S., COLLINA C., SCHIMMENTI V., *et al.* (2022) – Genomic and dietary discontinuities during the Mesolithic and Neolithic in Sicily, *iScience*, 25, 5, p. 104244.

ŽEGARAC A., WINKELBACH L., BLÖCHER J., DIEKMANN Y., KREČKOVIĆ GAVRILOVIĆ M., PORČIĆ M., STOJKOVIĆ B., MILAŠINOVIĆ L., SCHREIBER M., WEGMANN D., VEERAMAH K.R., STEFANOVIĆ S., BURGER J. (2021) – Ancient genomes provide insights into family structure and the heredity of social status in the early Bronze Age of southeastern Europe, *Scientific Reports*, 11, 1, p. 10072.

ZEMOUR A. (2011) – Les pratiques funéraires au début du Néolithique en Méditerranée nord-occidentale sont-elles homogènes?, *in* I. Sénépart, T. Perrin, E. Thirault, S. Bonnardin (dir.), *Marges, frontières et transgressions. Actualité de la recherche. Actes des 8e Rencontres Méridionales de Préhistoire Récente (Marseille, 7 et 8 novembre 2008)*, Archives d'Écologie Préhistorique, Toulouse, p. 251-264.

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. Université Nice Sophia Antipolis & Università di Roma - La Sapienza. 1115 p.

ZEMOUR A., BINDER D., COPPA A., DUDAY H. (2017) – La sépulture au début du Néolithique (VIe millénaire et première moitié du Ve millénaire cal BC) en France méridionale et en Italie : de l'idée d'une « simple » fosse à une typologie architecturale, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 29, 1-2, p. 94-111.

ZILHÃO J. (1993) – The Spread of Agro-Pastoral Economies across Mediterranean Europe: A View from the Far West, *Journal of Mediterranean Archaeology*, 6, p. 5-63.

ZILHÃO J. (2000) – From the Mesolithic to the Neolithic in the Iberian Peninsula, *in Europe's First Farmers*, Cambridge, p.144-192.

ZILHÃO J. (2001) – Radiocarbon evidence for maritime pioneer colonization at the origins of farming in west Mediterranean Europe, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 24, p. 14180-14185.

ZVELEBIL M. (2001) – The agricultural transition and the origins of Neolithic society in Europe, *Documenta Praehistorica*, 28, p. 1-26.

Liste des Annexes

List of Appendices

Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – Méthodes **366**

I. Protocoles d'extraction 366

I.1. Protocole d'extraction (Brunel *et al*., 2020) 366

I.2. Protocole d'extraction échantillons - projet INTERACT (Velsko *et al*., 2019) 367

II. Protocoles de préparation des librairies d'ADN 368

II.1. Protocole de préparation des librairies (Brunel et al., 2020) – projet ANCESTRA 368

II.2. Protocole de préparation des librairies (Rohland *et al*., 2015 ; Aron *et al*., 2020) – projet INTERACT 371

Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1 : Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France **374**

I. Matériel supplémentaire de l'Article 1 - *Supplemental Information* 374

II. Résultats préliminaires pour l'individu GAZ1C (grotte Gazel, Sallèles-Cabardès, Aude) 392

B.1. Bilan EAGER du Séquençage Shallow Shotgun (faible profondeur) 392

B.2. Bilan EAGER du Séquençage shotgun 392

B.3. Détermination du sexe (Ry, Skoglund, 2013) 392

B.4. Détermination de l'haplogroupe mitochondrial (Haplogrep) 392

B.5. Détermination de l'haplogroupe du chromosome Y (Yleaf) 392

B.6. Contamination sur le chromosome X (ANGSD) 392

Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 – Aven de la Boucle **393**

I. Contexte archéologique – *Archaeological context* 394

Figure C1 : L'Aven de la Boucle A) Localisation dans le contexte régional B) Plan en coupe de la Cavité (H. Duday) C) Représentation en coupe de la localisation des pétreux prélevés, les échantillons non-analysés au niveau génomique sont représentés en gris, la grille indique les carrés de fouille, les couleurs représentent les attributions stratigraphiques des vestiges (H. Duday). 394

II. Étude archéo-anthropologique – *Anthropological study* 396

Figure C2 : Nombre minimum d'individus (NMI) identifié par rapport à la représentation des pièces osseuses (H. Duday). 396

Figure C3 : Plan des liaisons par symétries entre les patellas de l'Aven de la Boucle, les triangles représentent les patellas droites et cercles les gauches, les couleurs représentent les attributions stratigraphiques (H. Duday). 397

Figure C4 : Localisation en coupe au sein de la cavité des patellas, les couleurs représentent les attributions stratigraphiques des ossements A) Coupe sud-nord B) coupe transversale Ouest-Est limitée aux patellas identifiées dans les travées 14, 15 et 16. Globalement, les liaisons par symétries entre patellas droites et gauches ont pu être établies entre des os

appartenant aux mêmes ensembles stratigraphiques. Les coupes, notamment la section Ouest-Est illustrent par ailleurs la superposition des os attribués à C4a (vert) et des os attribués à C4b (jaune) (H. Duday). 398

Figure C5 : Largeurs d'encoche observée sur les patellas de l'Aven de la Boucle (Patella emarginata). Les sujets par ordre de longueur croissante de l'encoche (abscisse). Si les deux os du même sujet étaient mesurables, ils sont figurés sur la même ligne et la moyenne des deux valeurs pour les encoches des os droit et gauche correspond au point noir central (H. Duday). 399

III. Datations radiocarbone et modélisations bayésiennes – *Radiocarbon dates and bayesian modelling* 400

Figure C6 : Dates (axe des abscisses) et probabilités cumulées (axe des ordonnées). Par exemple, sur les ordonnées, le y dessiné est égal à 0.00008 et sa projection sur la courbe noire donne la date associée de x=-4 096. 401

Figure C7 : Étant donné les deux densités (courbes noire et rouge), les points verts sont retenus pour la construction de la densité du chevauchement. 401

Figure C8 : Représentation schématique du Modèle bayésien réalisé sur ChronoModel 2.8. A) Composition des clusters chrono-stratigraphiques et B) génétiques. C) Ensemble des « événements » et des contraintes stratigraphiques entre certains événements D) Modélisations chronologiques pour chaque cluster des débuts et fin de phases a posteriori et plage de temps de la phase à 95% (trait horizontal). 402

Figure C9 : Recouvrements des densités de probabilité a posteriori entre toutes les paires de clusters retenus (les noms des clusters sont indiqués par les couleurs). 403

Tableau C1 : Bilan des analyses de corrélation entre les différentes paires de clusters considérés dans les modélisations. Les seuils de 0.2 et 0.8 sont pertinents pour distinguer respectivement les paires de clusters dont les recouvrements des distributions chronologiques sont non-corrélés et corrélés (Analyses de P. Garberi). 404

IV. Sexe génétique – *Genetic sex* 405

Figure C10 : Sexe génétique des individus de l'Aven de la Boucle. A) Ratio entre chromosome X (cercles colorés) et autosomes (cercles gris). B) Ratio entre chromosome X et Y entre individus issus de la capture 1240k, parmi lesquels BOU12 (XYY), voir Table 4. 405

V. Analyses des relations de parenté – *Biological relatedness analyses* 405

Figure C11: Plusieurs scenarios restituant les liens biologiques entre BOU31, BOU45 et BOU39 407

Figure C12 : Premier scenario restituant les liens biologiques entre BOU27, BOU40, BOU34, BOU13, BOU12 et BOU25. 408

Figure C13 : Deuxième scenario restituant les liens biologiques entre BOU27, BOU40, BOU34, BOU13, BOU12 et BOU25. 409

Figure C14 : Plusieurs scenarios restituant les liens biologiques entre BOU9, BOU10 et BOU20. 411

VI. Étude statistique des relations de parenté biologique – *Statiscal exploration of biological relatedness* 411

Figure C15: Etude des relations de parenté entre les individus de l'Aven de la Boucle A) coefficients d'apparentement (pihat) comparé au K0 calculés avec LCMLKIN, les couleurs correspondent aux nombres de SNPs partagés entre individus B) Mêmes résultats que dans A, les couleurs représentent les degrés de parenté C) Valeurs de f3-outgroup pour 14 paires d'individus liés au 1er (rose), 2nd (violet) et trois paires d'individus liés au 3e degré (vert) D)

Résultats de TKGWV2 E) Comparaison des valeurs de PWMR (READ) pour 34 individus néolithiques, pour les individus masculins les couleurs des points indiquent les haplogroupes du chromosome Y. 412

VII. F-statistiques – F-statistics 413

Figure C16 : Résultats des f3-statistiques f3Mbuti; Ind1, Ind2) représentés sous forme de heatmap. Le cluster formé par les individus appartenant au groupe Néolithique est signalé par le bord noir (R v 4.2.2, heatmap3, Tableau 10). 413

Figure C17 : Résultats des f3-statistiques de la forme f3(Mbuti; female, female), f3(Mbuti; female, male), f3(Mbuti; male, male) en excluant les paires d'individus apparentés au premier et second; les résultats sont représentés sous forme de Violinplot explorant les asymétries observées pour la distribution des valeurs de f3 entre les groupes (paires d'individus femme-femme testés n =27, médiane=0.2861, moyenne=0.2885 ; femme-homme N=205, médiane= 0.2897, moyenne=0.2898 ; homme-homme pairs N=314, médiane =0.2912, moyenne =0.2909) (R4.2.2, packages boot, moments et ggplot2 ; Materials and Method). 414

Figure C18 : Résultats des f3-outgroup de la forme f3(Mbuti; test, Iran_N_Ganj_Dareh). 415

Figure C19 : Affinités génétiques des individus de l'Aven de la Boucle avec les autres groupes néolithiques européens sur la base des résultats des f3(Mbuti; BOU, test) en utilisant pour « test » les groupes européens A) entre ~5 600 et 4 800 BCE, B) entre ~4 800 et 3 600 BCE et C) entre ~3 600 et 2 500 BCE. Nous avons confronté chaque "test" au groupe néolithique « Boucle_LN » et aux outliers BOU20 et BOU29 (Table 11). 416

VIII. qpWave 417

Figure C20 : Analyse qpWave confrontant par paire les individus du sud de la France datés du Néolithique récent – Néolithique final. Les résultats sont représentés sous forme de heatmap, lorsque deux individus ne forment pas un clade ils sont indiqués par la couleur gris clair (p-values <0.01 ; Fernandes et al., 2020). La matrice des résultats est indiquée dans la Table 11. 417

IX. Analyses ROH – *ROH analyses* 418

Figure C21 : Résultats des analyses ROH A) Runs of homozygosity (ROH) sur les 37 individus de l'Aven de la Boucle datés du Néolithique et de l'Âge du Bronze B) ROH sur des individus du Néolithiques final (3 600-2 500 BCE) d'Europe occidentale (Table 16, Ringbauer et al., 2021). 418

Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3 : Caractérisation génomique des populations du Languedoc à l'Âge du Bronze 419

I. Contextes archéologiques et échantillons, Quinquiris (Castelnaudary, Aude) – Cinq fosses mortuaires de l'Âge du Bronze 419

Tableau D1 : Répartition du nombre d'individus par classe d'âge observé au sein de chaque fosse (extrait du Rapport de fouille A. Alcantara). 419

Figure D1 : Relevé de SP7038, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10). 420

Figure D2 : Relevé de SP7114, A) Dépôts de faune pendant les trois premières phases d'utilisation (D15-D7) B) Phase 4 correspondant aux premiers dépôts humains (D6-5) C) Phase 5 correspondant à un dépôt de faune surmontant les restes humains (D4-D3) D) Phases finales au cours desquelles les restes humains recouvrent les dépôts précédents, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro

d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10). 421

Figure D3 : Relevé de SP7035, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10) 422

Figure D4 : Relevé de SP7039, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10). 423

Figure D5 : Relevé de SP5010, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10). 424

II. Étude des relations de parenté pour Quinquiris – *Biological Relatedness analysis of Quinquiris*..... 425

Figure D6 : Analyse des relations de parenté avec READ (Monroy Kuhn et al., 2018) présentant la distribution des valeurs de normalised P0 pour 56 individus du Néolithique Final et de l'Âge du Bronze (1540 paires d'individus comparées). Les plages de couleurs indiquent les limites de P0 considérées par READ pour estimer les degrés de parenté (1er degré P0>/= 0.625 ; second degré P0 >/= 0.8125 ; « non-apparenté » >/= 0.90625). 425

Figure D7 : Résultats des analyses des relations de parenté pour 17 individus de Quinquiris, comparaison des HRC pour 136 paires d'individus via TKGWV2. 426

III. qpWave..... 427

Figure D8 : Résultats des analyses qpWave, heatmap de comparaison par paires de 74 individus français datés entre 3 000 et 800 BCE. Le modèle d'un clade formé par deux individus a été conservé uniquement pour des p-values > 0.01 (violet), dans le cas contraire, le modèle est rejeté (gris). 427

IV. F-statistiques – *F-statistics* 428

Figure D9 : Résultats des analyses outgroup-f3 incluant 74 individus français datés entre 3 000 et 800 BCE. Les valeurs de f3 entre paires d'individus sont plotées en heatmap. 428

Figure D10 : Test outgroup-f3 de la forme f3(Mbuti ; Yamnaya-Samara, Test). 429

Figure D11 : Test outgroup-f3 de la forme f3(Mbuti ; Anatolia N, Test). 430

Figure D12 : Test outgroup-f3 de la forme f3(Mbuti ; European HG, Test). 431

Figure D13 : Test outgroup f3 de la forme f3-autosomes(Mbuti ; Yamnaya-Samara, Test) et f3-chromosomeX(Mbuti ; Yamnaya-Samara, Test). Seuls les individus présentant plus de 2000 SNPs sur le chromosome X sont représentés (Table 10). 432

Figure D14 : Test F4 de la forme f4(Test, BA Southern France ; Yamnaya-Samara, Mbuti). 433

V. ROH..... 434

Figure D15 : Résultats des analyses ROH (Runs Of Homozygocity) avec HapROH (Ringbauer et al., 2021). A) Somme des ROH identifiés sur 28 individus de l'Âge du Bronze du sud de la France B) position et taille des fragments homozygotes sur le caryotype de QUIN5010-58..... 434

VI. ADMIXTURE..... 435

Figure D16 : Résultats des analyses de clusters ADMIXTURE pour K=9 (Table 16). Les résultats modélisent ici des individus français du Néolithique et de l'Âge du Bronze ainsi qu'un set d'individus anciens permettant d'illustrer les principales composantes génétiques représentées. 435

Références des tables numériques

References of digital tables

Les données traitées dans les articles sont disponibles dans les tables supplémentaires de chaque étude téléchargeable en ligne.

Article 1 : "Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities"

Tables supplémentaires – *Supplemental Information*:

https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2589004222016595#appsec2

Article 2 : "Ancient DNA sheds light on the funerary practices of a Late Neolithic collective burial in Southern France"

Tables supplémentaires – *Supplemental Information*:

https://www.dropbox.com/sh/1wluauwzhrvtugb/AAAk3M6wZtwlfBRjgUxJzsU8a?dl=0

Article 3 : "Unveiling genetic ancestry shifts and cultural dynamics of Bronze Age groups in southern France with ancient DNA"

Tables supplémentaires – *Supplemental Information*:

https://www.dropbox.com/sh/hlw0ovjmxmcdykv/AABonJHlWJyvPU2v_dvdBJ0Ma?dl=0

Annexes

Appendices

Annexes A – Partie 3 – Chapitre 2 – Méthodes

I. Protocoles d'extraction

I.1. Protocole d'extraction (Brunel *et al.*, 2020)

JOUR 1 - Pre-Digestion et Digestion

PREPARATION des tampons

- Solution stock de **Protéinase K** (30U/mg)
- Tampon de lyse: **BUFFER A** (50mM Tris/HCl pH8; 10mM EDTA pH8; 0.5% N-Lauryl Sarcosyl; 0.25M Disodium Phosphate Na2HPO4 pH8 (MW=141.96g/mol); 250µg/mL Protéinase K)
- Tampon de lyse : **BUFFER B** (0.5M EDTA pH8 ; 0.25M Na2HPO4 pH8 ; 50µg/mL Protéinase K)
- Tampon d'élution **EBT Buffer** (0,1M Tris/HCl pH8, Tween20 0.05%)

PRE-DIGESTION

- Ajouter **1 mL** de **BUFFER A** à la poudre d'os (environ 125mg)
- Incuber **15 min** à 37°C sous agitation
- Centrifuger **2 min** à 13000 rpm et jeter le surnageant (ou le garder pour d'éventuelles analyses)

DIGESTION

- Ajouter au culot **1 mL** de **BUFFER B**
- Incuber **48h** à 37°C sous agitation

JOUR 3 – Extraction

EXTRACTION

QIAquick Gel Purification Kit Protocol

- Centrifuger les tubes **10min** à 13,000 rpm
- Transférer le surnageant dans un falcon 15mL et ajouter **6mL** (6 Vol) de **Buffer QG**). Vérifier le pH (changement de couleur du PB de jaune à rose) et ajuster le pH avec du **NaAc** (pH=4) si besoin.
- Ajouter **4 mL** (4 Vol) d'**iso-propanol.**
- Déposer le mélange sur les colonnes-extenders QIAquick et ouvrir la pompe à vide. Bien fermer les robinets dès que le liquide est passé. Ajouter 2 ml de QG
- Ajouter **1 ml** de **Buffer PE** sur les colonnes-extenders QIAquick et ouvrir la pompe. Bien fermer les robinets dès que le liquide est passé.
- Retirer les extenders et transférer les colonnes QIAquick sur les tubes 2 mL fournis
- Centrifuger **2 min** à 13,000 rpm
- Ajouter **45 µl** de **Buffer EBT** (préchauffé) sur la membrane de la colonne QIAquick
- Centrifuger **2 min** à 13,000 rpm
- Répéter l'élution avec **45 µL** du premier éluat**,** centrifuger **2 min** à 13,000 rpm
- Aliquoter **1µL** d'extrait dans un tube Qubit pour le dosage

DOSAGE des EXTRAITS

► doser les extraits au Qubit = 1µL
► doser les extraits en qPCR sur 1µL
► Préparer le mix

	1 PCR	12 Librairies/24 PCRs
● **Roche Mix 2X**	5 µL	125 µL
● **Primer F 0,1 mM**	0,1 µL	2,5 µL
● **Primer R 0,1 mM**	0,1 µL	2,5 µL
● **H20**	3,8 µL	95 µL ► 9 µL / puits
● **extrait**	1 µL	
Volume final	10 µL	

► Programme qPCR

1 cycle de 10m à 95°C
60 cycles :
15s à 95°C
15s à 57°C
20s à 67°C
10s à 95°C
20s à 60°C
95°C

I.2. Protocole d'extraction échantillons - projet INTERACT (Velsko *et al.*, 2019)

Day 1

• Weight **30-50 mg** of bone powder in a 2 ml Biopure tube, label on top and side.

Binding buffer [10 ml/rxn]

• Prepare 5 Falcon tubes 50 mL
• Weigh 23,88 g of GuHCl in each Falcon 50 mL
• Fill up with water to 30 mL (careful, weird slushy way to dissolve).
• Put the Falcon in the small incubator and let until the salt is completely dissolved

Extraction Buffer [1 ml/rxn]

• Aliquot 25 ml of EDTA [0.5 M, pH 8.0] (UV irradiated)
• Dilute Proteinase K powder [100 mg] to 10 mg/ml and aliqout 650 µl.
• Add ~ 1 ml of extraction buffer to each sample

• Seal tubes with Parafilm, rotate overnight at 37°C in the incubator.

Wash Buffer [900 µl/rxn]

• Add 40 ml Ethanol to the wash buffer from the high pure viral nucleic acid kit.
• Aliquot 22 ml of wash-buffer.
• Irradiate with UV for 30 min.

Sodium Acetate [400 µl/rxn]

• Aliquot 10 ml of Sodium Acetate.
• Irradiate with UV for 30 min.

Tris-EDTA-Tween buffer [TET] [100 µl/rxn]

• Aliquot 10 ml of TE-buffer.
• Irradiate with UV for 30 min.
• Add 5 µl Tween 20 (0,05%).

Day 2:

• Prepare 15 ml Falcon tube, add 10 ml Binding Buffer and 400µl Sodium Acetate to each tube. Mix by inversion and measure pH (should be 5-6). The 15mL can be aliquoted at this point and Uved there, before adding Sodium Acetate
• Spin the tubes for 4 min at 14000 rpm to pellet bone powder.
• Transfer supernatant to matching 15 ml Falcon, mix contents (repeat centrifugation if pellet too fragile). *Keep the bone pellet at -20°C.*
• Transfer Binding Buffer-extract mix to labeled High Pure Extender Assembly.

• Spin at max. 1500 rpm 6 min in swinging rotor + *2 minutes if liquid remains*
• Remove column and insert it into a fresh collection tube
Transfer any liquids remaining in the funnel to the column by pipetting.
• Dry spin the column in the collection tube for 2 min at 14000 rpm.
• Add 450 µL Wash Buffer from the high pure viral nucleic acid kit and spin at 8000 rcf for 1 min.
• Remove column from the collection tube and combine the column with a new collection tube.
• Repeat washing step and discard flow-through, re-use collection tube.
• Do dry spin at 14000 rpm for 30 sec, then flip the tube and repeat dry spin.
• Transfer column into matching 1.5 ml tube, add 50 µL of TET to center of column to elute DNA,
• Incubate for 3 min and spin 1 min at 14000 rpm.
• Repeat elution step, total eluate = 100 µL TET.
• Store the extracts at -20°C until use.

II. Protocoles de préparation des librairies d'ADN

II.1. Protocole de préparation des librairies (Brunel et al., 2020) – projet ANCESTRA

MATERIEL DE DEPART : Préparer 10µL d'extrait d'ADN

PREPARATION des ADAPTATEURS (si besoin) :

► Préparer le ***Annealing Buffer*** = 9,9mL **TE 1X** (10mM Tris pH 8; 0,1 mM EDTA) + 0,1mL **NaCl 5M**

► Mettre les **adaptateurs P5XX** et **P7XX** stock et le **SLP5P7** à 100µM

► Pour chaque adaptateur :

• **Adaptateur P5XX ou P7XX** (100µM)	4 µL
• **SLP5P7** (100µM)	4 µL
• **Annealing Buffer 1X**	12 µL
Volume final	20 µL

► Placer les tubes dans le thermocycler 3 min à 95°C - Descente à 50°C

► Laisser les adaptateurs obtenus (20µM) refroidir à température ambiante durant au moins 1h

► stocker le ***Annealing Buffer*** dans la boite des primers

1- PREPARATION des EXTREMITES (1h)

► Mélanger dans un microtube 0,5 mL:

	1 extrait
• **NEBNext Repair Buffer** (vortexé)	3 µL
• **H2O**	16 µL
• **EndRepair Enzyme**	1 µL
• **Extrait d'ADN**	10 µL
Volume final	30 µL

► Mixer au moins 10 fois à l'aide d'une pipette

► Laisser les tubes 40 min à 20°C (température ambiante)

Pendant ce temps :

- *sortir les billes de purification du frigo*

- *préparer de l'éthanol 80% (frais à chaque fois)*

2- PURIFICATION de l'ADN REPARE (20min)

- ► Bien re-suspendre les billes de purification (vortex) et bien s'assurer qu'elles aient été mises à température ambiante durant au moins 30 min.
- ► Ajouter **90µL de billes** re-suspendues au mix résultant de la réparation et bien mélanger en pipetant au moins 10 fois
- ► Laisser incuber **5 min** à température ambiante
- ► Placer les tubes sur le support magnétique
- ► Après **5 min** (lorsque la solution est claire), retirer le surnageant
- ► Ajouter 200µL d'**éthanol à 80%,** tourner les tubes, laisser incuber **30 s,** et retirer le surnageant
- ► Ajouter 200µL d'**éthanol à 80%,** tourner les tubes, laisser incuber **30 s**, et retirer le surnageant
- ► S'assurer qu'il n'y a plus de liquide et laisser sécher **5-10 min** couvercles ouverts
- ► Retirer les tubes du support et ajouter **36µL de H2O**
- ► Bien mélanger en pipetant au moins 10 fois, et laisser incuber **2 min** à température ambiante
- ► Placer les tubes sur les supports magnétiques
- ► Après **5 min** (lorsque la solution est claire), récupérer les **36µL** de solution et les mettre dans un nouveau tube PCR

3- LIGATION des ADAPTATEURS (45min)

► Ajouter dans les **36µL** du Mix résultant de la purification

	1 Librairie
● **Mix purifié**	36 µL
● **Quickligase buffer 5X** (vortexé)	10 µL
● **Quick DNA ligase**	1,5 µL
● **H20**	1,8 µL
● **Adaptateur P5XX 20µM** (vortexé)	1 µL
● **Adaptateur P7XX 20µM** (vortexé)	1 µL
Volume final	50 µL

► Mixer au moins 10 fois à l'aide d'une pipette

► Placer les tubes dans le thermocycler 30 min à 25°C - maintien à 4°C

4- ELONGATION des adaptateurs (30min)

► Ajouter **50µL de OneTaq** dans x microtubes 0,5 mL

► Y ajouter les **50µL** du Mix résultant de l'étape de ligation et

► Mixer au moins 10 fois à l'aide d'une pipette

► Placer les tubes dans le thermocycler 20 min à 60°C - maintien à 4°C

5- ENRICHISSEMENT des LIBRAIRIES (30min)

► Préparer un mélange 50/50 de **P5/P7 100µM** (prévoir 2µL par librairie / 13+13µL pour 12 librairies)

► Ajouter **2µL de P5/P7 100µM** dans les Mix résultant de l'étape précédente et aller en **salle post-PCR**

► Placer les tubes dans le thermocycler et lancer le programme :

1 cycle de 5 min à 95°C

14 cycles : 20s à 95°C

30s à 60°C

60s à 68°C

1 cycle de 5 min à 68°C - maintien à 4°C

6- DOSAGE des LIBRAIRIES ENRICHIES et INDEXEES

► doser les librairies au Qubit = 1µL non dilué

► doser les librairies en qPCR sur 1µL de librairie diluée 1/10.000 + 1 µL au 1/100.000 (pas besoin de gamme standard)

► Préparer le mix

	1 PCR
● **Roche Mix 2X**	5 µL
● **Primer P5 100µM** (vortexé)	0,1 µL
● **Primer P7 100µM** (vortexé)	0,1 µL
● **H20**	3,8 µL
● **Librairie** 1/10.000 ou 1/100.000	1 µL
Volume final	10 µL

► Programme :

1 cycle de 8s à 95°C
30 cycles : 20s à 95°C
30s à 60°C
60s à 70°C
Fusion

5- PURIFICATION-SELECTION taille LIBRAIRIES ENRICHIES et INDEXEES

► Bien re-suspendre les billes de purification (vortex)

► Ajouter **130µL de billes (1,3X)** re-suspendues au **100µL** de librairie résultant des dosages

► Bien mélanger en pipetant au moins 10 fois (bien vider le cône lors du dernier mélange)

► Laisser incuber **5 min** à température ambiante

► Placer les tubes sur le support magnétique

► Après **5 min** (lorsque la solution est claire), retirer **avec précaution** le surnageant, sans perturber les billes

► Ajouter 500µL d'**éthanol à 80%,** tourner 2-3 fois, laisser incuber **2 min** et retirer le surnageant

► S'assurer qu'il n y a plus de liquide et laisser sécher les tubes **2 min** avec les couvercles ouverts

► Retirer les tubes du support et ajouter **52µL de H20**

► Bien mélanger en pipetant au moins 10 fois,

► Laisser incuber **2 min** à température ambiante.

► Placer les tubes sur les supports magnétiques

► Après **5 min** (lorsque la solution est claire), récupérer **50µL** de librairie et les mettre dans un nouveau tube LoBind.

► Ajouter **65µL de billes (1,3X)** re-suspendues au **50µL** de librairie récupérés

► Bien mélanger en pipetant au moins 10 fois (bien vider le cône lors du dernier mélange)

► Laisser incuber **5 min** à température ambiante

► Placer les tubes sur le support magnétique

► Après **5 min** (lorsque la solution est claire), retirer **avec précaution** le surnageant, sans perturber les billes

► Ajouter 500µL d'**éthanol à 80%**, tourner 2-3 fois, laisser incuber **2 min** et retirer le surnageant

► S'assurer qu'il n y a plus de liquide et laisser sécher les tubes **2 min** avec les couvercles ouverts

► Retirer les tubes du support et ajouter **32µL de H20**

► Bien mélanger en pipetant au moins 10 fois

► Laisser incuber **2 min** à température ambiante.

► Placer les tubes sur les supports magnétiques

► Après **5 min** (lorsque la solution est claire), récupérer **30µL** de librairie et les mettre dans un nouveau tube LoBind.

Les librairies sont prêtes pour le dosage au BioAnalyzer ou Tapestation…

II.2. Protocole de préparation des librairies (Rohland *et al*., 2015 ; Aron *et al*., 2020) – projet INTERACT

1- **Prepare UDG treatment [50 µl/rxn]**

• Use 1,5 ml Biopure tube to set up the Blunt End Repair mastermix :

Steps		stock	final	unit	1x Vol
2	**Buffer Tango**	10	1,2	x	6,00
2	**ATP**	10	1,2	mM	6,00
2	**BSA**	20	0,2	mg/ml	0,50
2	**dNTPs**	25	0,1	mM	0,20
5	**USER Enzyme**	1	0,072	U	3,60
6,4	**DNA or H2O**				25,00
1	**UV-Water**				8,70
	Assay total				**50,00 µl**

• Add 25 µl mastermix and 25 µl sample to each tube (0, ml PCR strips). Mix by flicking with a finger, spin quickly.

• Incubate at 37°C for 30 min, then at 12°C for 1 min = programm "UDG Half Repair" on the themocycler.

2- **Prepare UDG inhibition [3,6 µl/rxn] (this step needs to be done quickly)**

• Put the strips in a frozen rack and add 3,6 µl UGI (2 U Stock) to each library.
• Mix carefully by flicking the tube with a finger, spin quickly.
• Incubate at 37°C for 30 min, then at 12°C for 1 min

3- **Blunt End Repair [4,65 µl/rxn]**

• Use 1,5 ml Biopure tube to set up the Blunt End Repair mastermix.

		stock	final	unit	1x Vol
T4 PNK		10	0,515	U	3,00
T4 Polymerase		3	0,085	U	1,65
Assay					50,00
Assay total					**58,25 µl**

• Add 4,65 µl mastermix to each reaction. Mix carefully by flicking the tube with a finger, spin quickly.
• Incubate at 25°C for 20 min, then at 12°C for 10 min
• Spin it down very briefly.

4- **Purification with MinElute kit.**

• Pre-heat EB containing 0,05% Tween (=TET) to 50°C
• Add 650 µl PB buffer to a new 1,5 ml LoBind tube and transfer the Blunt End Repair assay to the PB Puffer, vortex briefly.
• Load each reaction onto MinElute column and incubate for 1-2 minutes
• Spin 30 sec at 13000 rpm and discard supernatant.
• Add 700 µl PE buffer.
• Spin 30 sec at 13000 rpm and discard supernatant.
• Dry spin for 1 min at 13000 rpm.
• Flip columns 180° and spin again for 1 min at 13000 rpm.
• Put column in new 1,5 ml LoBind tube.
• Elute in 20 µl EB containing 0,05% Tween, let stand for 1 min, then spin 1 min at 13000 rpm.

5- **Adapter ligation assay [40 µl/rxn]**

• Use 1,5 ml Biopure tube to set up the Ligation mastermix.
• The mastermix is calculated to accommodate addition of Quick Ligase.
• Add 21 µl of mastermix and the complete eluate from the last step (~18 µl) to each tube (use 0,2 ml PCR strips).
• THEN add 1 µl of Quick ligase (5 U stock) to each library and mix by pipetting 20 times
• Incubate at 22°C for 20 min = programm "Ligation" on the thermocycler

6- **Purification with MinElute kit.**

• Pre-heat EB containing 0,05% Tween (=TET) to 50°C
• Add 650 µl PB buffer to a new 1,5 ml LoBind tube and transfer the Blunt End Repair assay to the PB Puffer, vortex.
• Load each reaction onto MinElute column and incubate for 1-2 minutes
• Spin 30 sec at 13000 rpm and discard supernatant.
• Add 700 µl PE buffer.
• Spin 30 sec at 13000 rpm and discard supernatant.
• Dry spin for 1 min at 13000 rpm.

• Flip columns 180° and spin again for 1 min at 13000 rpm.
• Put column in new 1,5 ml LoBind tube.
• Elute in 22 µl EB containing 0,05% Tween, let stand for 1 min, then spin 1 min at 13000 rpm.

7- Prepare adapter fill in assay [40 µl/rxn]

• Use 1,5 ml Biopure tube to set up the Adapter Fill In mastermix.
• Add 20 µl of mastermix and the complete eluate from the last step (~20 µl) to each tube (use 0,2 ml PCR strips).
• Incubate at 37°C for 30 min then 80°C for 10 min
• Spin it down quicly.
• Freeze at -20°C without purification diretcly or prepare dilution for qPCR.

	stock	final	unit	1x Vol
Isothermal buffer	10	1	x	4,00
dNTPs	25	0,125	mM	0,20
Bst Polymerase	8	0,4	U	2,00
DNA or H2O				20,00
UV-Water				13,80
Assay total				**40,00 µl**

8- Dilution for qPCR:

• Put 18 µl of H2O in new strips, except for Blanks: they are not diluted (only 2 µl of blanks).
• Add 2 µl of Library assay with the multipipette.
• Bring them in the Mix room
• Put all the remaining 40 µl of products in the final labelled tubes (stickers) in the freeser (-20°C)

9- Prepare qPCR assay [20 µl/rxn]

• Add 7 additional reactions to the total amount of probe libraries for six qPCR standards and one qPCR blank. Standards for librairies = 10E-9 to 10E-4.

	stock	final	unit	1x Vol
Fast SYBR Green	1	0,5	x	5,00
IS7	10	0,5	µM	1,00
IS8	10	0,5	µM	1,00
DNA or H2O				1,00
Water				12,00
Assay total				**20,00 µl**

• Add 19 µl mastermix and 1 µl diluted libraries, standard or water to a fresh 96-well plate.

• Amplify qPCR reactions with an intial denaturation at 95°C for 10 min and 40 cycles of 95°C for 30 sec, 60°C for 60 sec, and 72°C for 30 sec followed by a melting curve with continous recording of emission from 60-95°C. Finally hold the reactions at 37°C.

Annexes B – Partie 4 – Chapitre 1 : Processus de néolithisation et caractérisation génétique des groupes néolithiques du sud de la France

I. Matériel supplémentaire de l'Article 1 - *Supplemental Information*

iScience, Volume *25*

Supplemental information

Neolithic genomic data from southern France showcase intensified interactions with hunter-gatherer communities

Ana Arzelier, Maïté Rivollat, Harmony De Belvalet, Marie-Hélène Pemonge, Didier Binder, Fabien Convertini, Henri Duday, Muriel Gandelin, Jean Guilaine, Wolfgang Haak, Marie-France Deguilloux, and Mélanie Pruvost

Supplementary Materials

The file includes

- Summary of legends for tables S1-S18 and figures S1 to S15
- Supplementary figures S1 to S15

Supplementary Figures

Figure S1 – Overview of our dataset (A) Location of Occitanie region in Modern-day France. (B) Location of archaeological sites inside Occitanie region and samples distribution per site. (C) Timeline showing chronological distribution of 23 directly dated samples, Maximal 2-sigmas range is given according to calibrated radiocarbon date ranges for each site, see Table S1 and S9 for further details. Related to Figure 1

Figure S2 – Summary plot of Y ratio for each individual of this study for genetic sex determination35. Related to STAR Methods

Figure S3 – Scatter plot of X ratio compared to autosomes ratio of the analyzed individuals from Baume Bourbon Cave. Related to STAR Methods

Figure S4 – Distribution of five Y chromosome haplogroups in french individuals throughout the Neolithic period according four chronological cuts, France EN (~5500-4800 cal BCE), France MN (~4800/4700-3900/3800 cal BCE), France LN (~3900/3800-2400/2300 cal BCE), France C (~2400/2300-2000 cal BCE). Related to STAR Methods

Figure S5 – Principal component analysis (PCA) Projection of previously published and 28 newly sequenced ancient individuals onto 796 present-day Eurasians. Related to Figure 1

Figure S6 – Evolution of f3 values over time, results f3(test, European_HG; Mbuti) with Western Europe Neolithic individual as test; European HG represented by Loschbour, la Brana and KO1. F3 values are represented for each of the 680 Western Europe Neolithic individuals tested (y axis) ranging between 6300 and 2000 BCE (x axis). Further details are available in Table S14. Related to STAR Methods

Figure S7 – outgroup-f3 test of the form f3(Mbuti; GoyetQ2, Test) where Test represents samples from Baume Bourbon site. Related to STAR Methods

Figure S8 – Comparison of genetic affinities between Neolithic groups from Eastern France vs Southern France through f3 values. (A) Results of f3 test of the form f3(Mbuti;France_EN_LBK, Test) where Test represents Neolithic groups from different periods in Eastern France (B) Results of f3 test of the form f3(Mbuti;France_EN_Occitanie, Test) where Test represents Neolithic groups from different periods in Southern France. Further details are available in Table S15. Related to STAR Methods

Figure S9 – Population Genetic affinities of 28 newly reported Neolithic individuals on the basis of f4 statistics in the form f4(Mbuti,X;Y, Anatolia Neolithic) where X and Y correspond

respectively to previously reported HG individuals and Neolithic individuals reported in this study. Z-scores < |3| are highlighted in pink. Related to STAR Methods

Figure S10 – Qpadm Model 1 - Changes in European HG ancestry over time in 416 European Neolithic individuals (plotted on the X-axis according to mean radiocarbon date) were modelled as a two-way mixture of Anatolia_N and European_HG ancestry (represented by Loschbour, La Brana, and KO1; the Y-axis) (Table S10). (A) Regional timeline plotted for 128 Neolithic individuals from France (the five individuals dated by archaeological context among our corpus are highlighted in red). (B) Pan-European timeline plotted for 288 European Neolithic individuals. Related to Figure 4

Figure S11– Qpadm analysis modelling GoyetQ2 ancestry in Neolithic individuals from (A) France and (B) Iberia, represented as a two or three-way model (Anatolia_N, Villabruna, GoyetQ2, qpAdm Model 3, Table S12). Individual models with p-value<0.05 are faded. Related to STAR Methods

Figure S12 – Pairwise qpWave analysis to group individuals from Southern France Early to Late Neolithic sites. Groupings represented by light purple color squares correspond to p-values below 0.01 and were rejected based on Fernandes et al.58. Matrix and groupings details are provided in Table S17. Related to STAR Methods

Figure S13 – Pairwise qpWave analysis to group individuals from Southwestern Europe Early to Late Neolithic sites. Groupings represented by light purple color squares correspond to p-values below 0.01 and were rejected based on Fernandes et al.58. Matrix and groupings details are provided in Table S17. Related to STAR Methods

Figure S14 – Admixture time estimates obtained using European HG (Loschbour, KO1, La Brana) and Anatolia_N as admixture sources with DATES61,62 for individuals modeled in Figure 2 (Table S10 & S15). Related to Figure 2

Figure S15 – ROH on 25 newly typed genomes A) Runs of homozygosity (ROH) in five EN newly typed genomes (Gazel4, Baume Bourbon) and a subset of ancient individuals from Western Europe hunter-gatherers (WHG) and Early Neolithic contexts from the Mediterranean and Continental routes of the Neolithic expansion. B) ROH on 19 newly typed genomes from Middle Neolithic (Champ du Poste, Le Crès) and Late Neolithic (Aven de la Boucle, dolmen des Fades) Southern France. Related to Figure 3

Supplementary Tables

S1 – "New Samples Information": Compilation of archaeological, chronological and geographical information and main genetic results for each sample of this study. Related to STAR Methods and to Figure 1

S2 – "Eager Report": Compilation of output result of the sequence-processing pipeline EAGER for 1240k SNP capture (BBB) and shotgun sequencing. Related to STAR Methods

S3 – “Contamination estimation”: Summary of the mitochondrial contamination estimates for all libraries reported in this study. Related to STAR Methods

S4 – “Sex assignment”: Overview of genetic sex assignment of each newly reported individual of this study. Related to STAR Methods

S5 – “Mt Hg assignment”: Overview of the mitochondrial haplogroup assignment results for all individuals reported in this study. Related to STAR Methods

S6 – “Y-ch Hg assignment”: Overview of the Y chromosome haplogroup assignment results for all male individuals reported in this study. Related to STAR Methods

S7 – “Biological Relatedness”: Overview of kinship analyses results, performed with TKGWV2 and READ for Baume Bourbon samples. Related to STAR Methods

S8 – “Samples Labels”: Overview of newly and previously published aDNA data discussed in this study. Related to STAR Methods and to Figure 1 and Figure 2

S9 – “Radiocarbon dating”: Summary of ^{14}C AMS dating results for samples of this study. Related to STAR Methods and to Figure 1

S10 – “qpAdm results Model 1”: qpAdm ancestry modelling of Neolithic individuals from Western Europe, testing a two-way mixture model with European HG (La Brana, Loschbour, KO1) and Anatolia_N as sources. Related to STAR Methods and Figure 4

S11 – “qpAdm results Model 2”: qpAdm ancestry modelling of Neolithic individuals from France, testing a three-way mixture model with KO1, Loschbour and Anatolia_N as sources. Related to STAR Methods

S12 – “qpAdm results Model 3”: qpAdm ancestry modelling of Neolithic individuals from Western Europe, testing a three-way mixture model with GoyetQ2, Villabruna and Anatolia_N as sources. Related to STAR Methods

S13 – “Pairwise *f3* EN”: Summary of pairwise f*3*-statistics results on Early Neolithic Western Europe samples Related to STAR Methods

S14 – “Outgroup-*f*3”: (A) *f3*-outgroup test results of the form *f3*(Mbuti ; Test , European HG), exploring the genetic affinity between Western Europe Neolithic individuals (Test) and European HG (La Brana, Loschbour, KO1) (B) outgroup-*f*3 test results of the form f3(Mbuti; EN_LBK_FR, Test) and (C) outgroup-*f*3 test results of the form f3(Mbuti; France_EN_Occitanie, Test) exploring the genetic affinities between Early Neolithicfarmers and subsequent Neolithic groups from France. Related to STAR Methods

S15 – “DATES model 1” Summary of results of admixture dates estimates for Western Europe Neolithic groups using the software package DATES, with Anatolia_N and European_HG used as sources. Related to STAR Methods and Figure 2

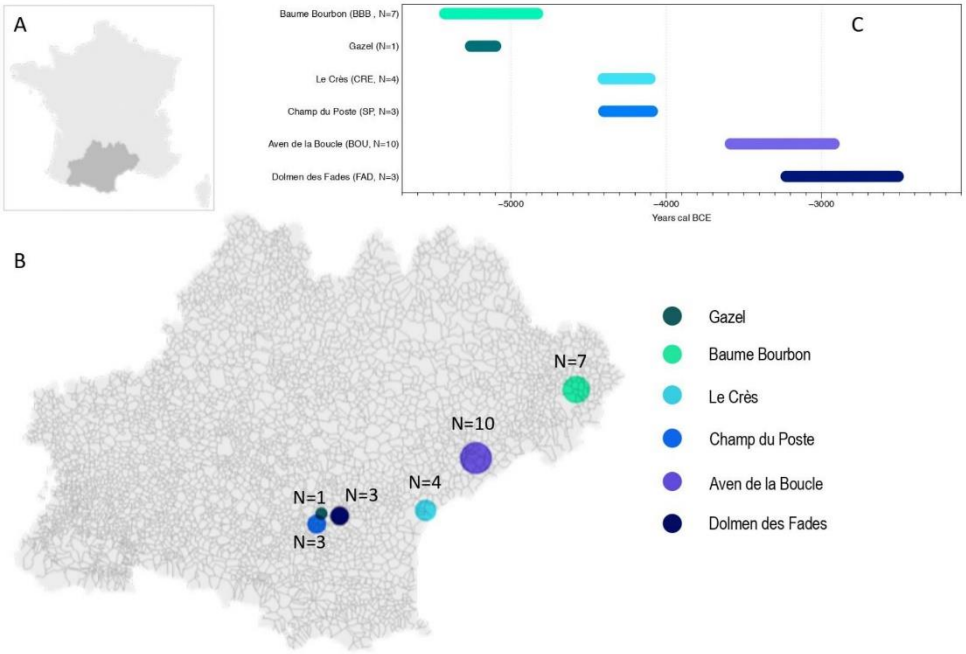


Figure S1: Overview of our dataset (A) Location of Occitanie region in Modern-day France. (B) Location of archaeological sites inside Occitanie region and samples distribution per site. (C) Timeline showing chronological distribution of 23 directly dated samples, Maximal 2-sigmas range is given according to calibrated radiocarbon date ranges for each site, see Table S1 and S9 for further details. Related to Figure 1

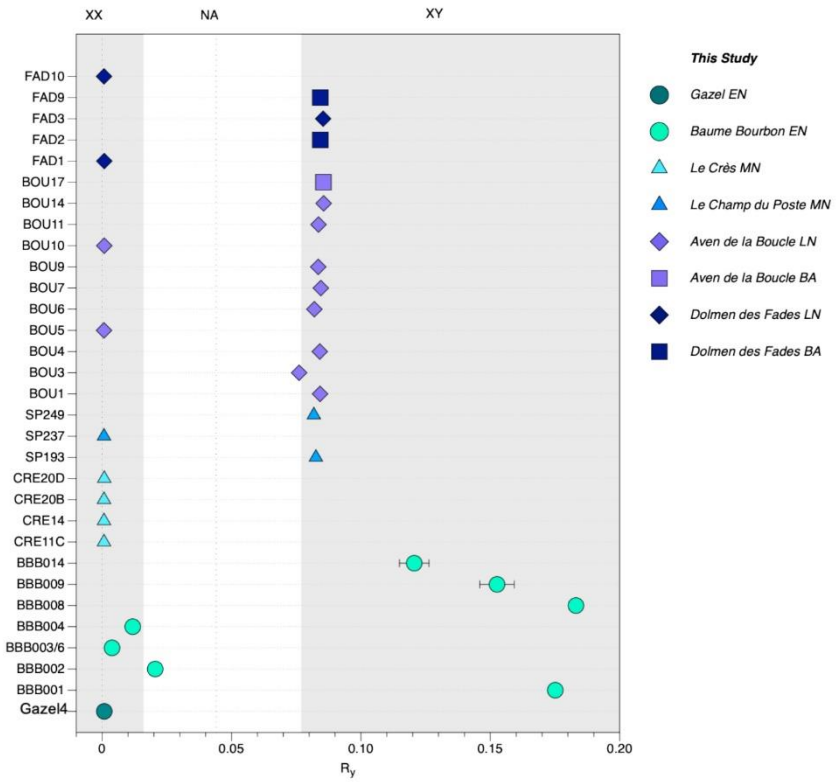


Figure S2: Summary plot of Y ratio for each individual of this study for genetic sex determination. Related to STAR Methods

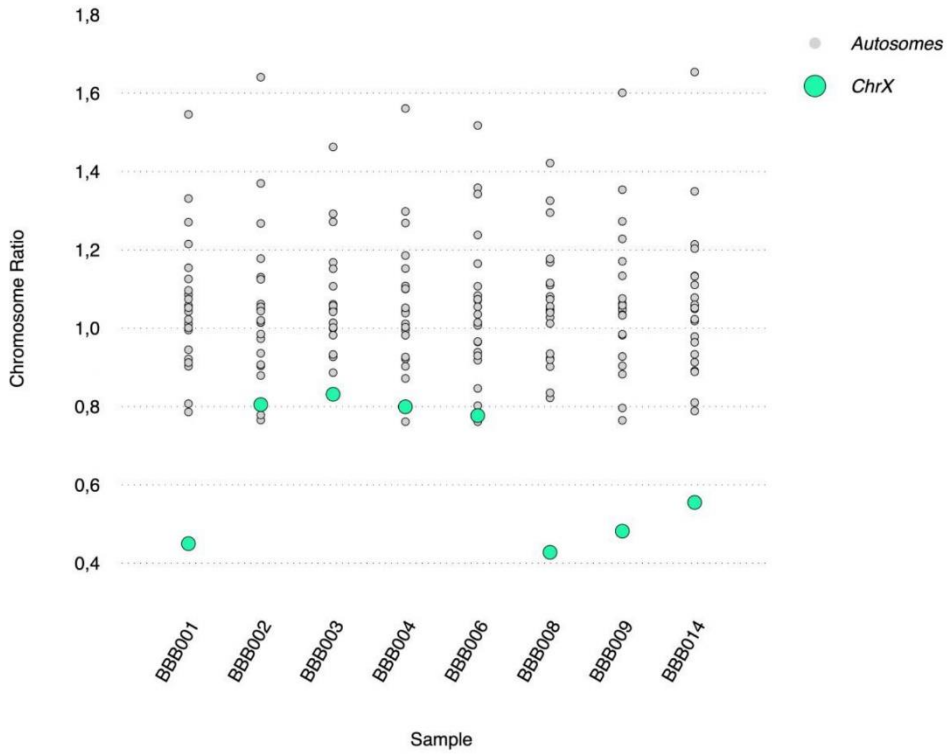


Figure S3: Scatter plot of X ratio compared to autosomes ratio of the analyzed individuals from Baume Bourbon Cave. Related to STAR Methods

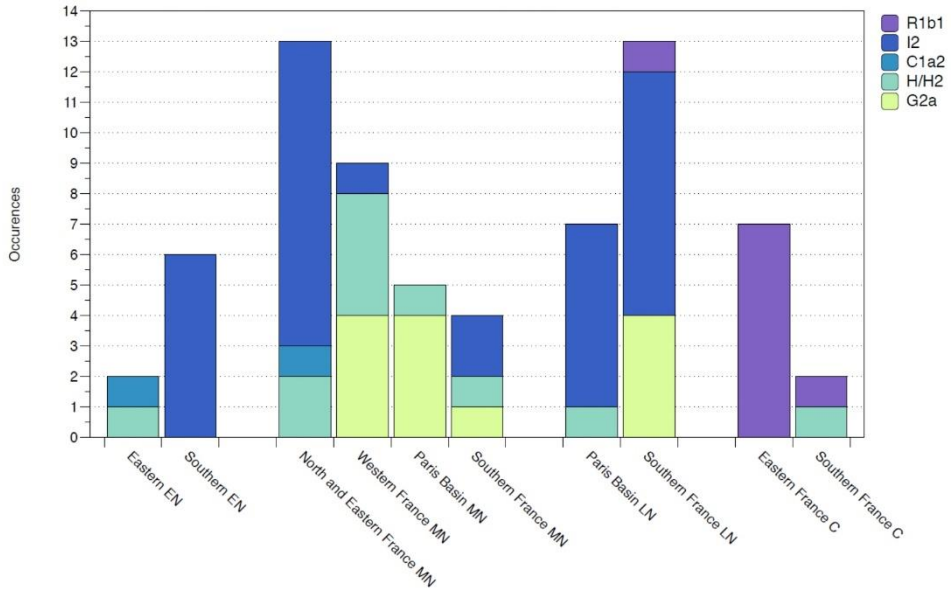


Figure S4: Distribution of five Y chromosome haplogroups in french individuals throughout the Neolithic period according four chronological cuts, France EN (~5500-4800 cal BCE), France MN (~4800/4700-3900/3800 cal BCE), France LN (~3900/3800-2400/2300 cal BCE), France C (~2400/2300-2000 cal BCE). Related to STAR Methods

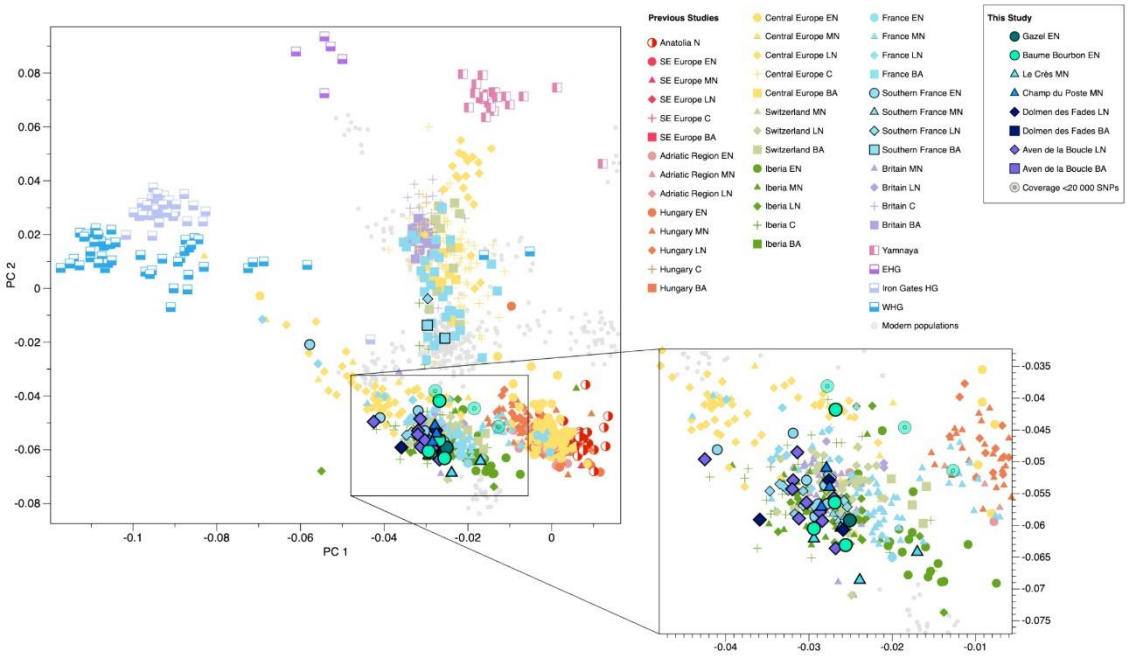


Figure S5: Principal component analysis (PCA) Projection of previously published and 28 newly sequenced ancient individuals onto 796 present-day Eurasians. Related to Figure 1

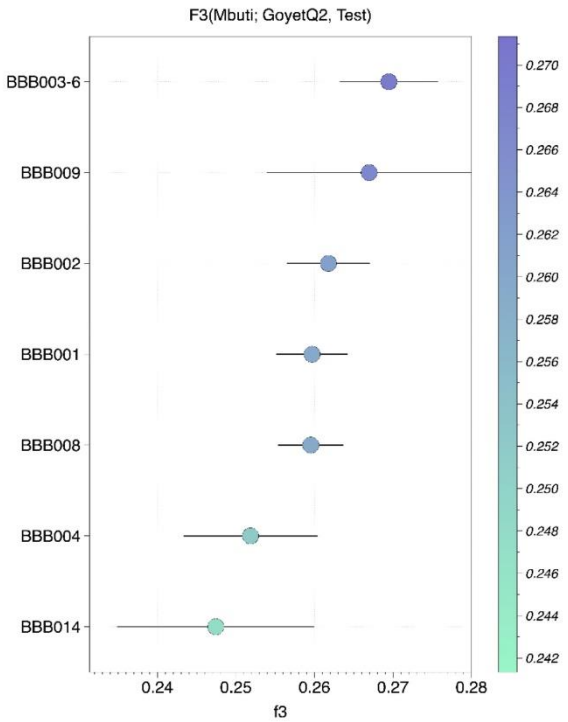


Figure S7: outgroup-f3 test of the form f3(Mbuti; GoyetQ2, Test) where Test represents samples from Baume Bourbon site. Related to STAR Methods

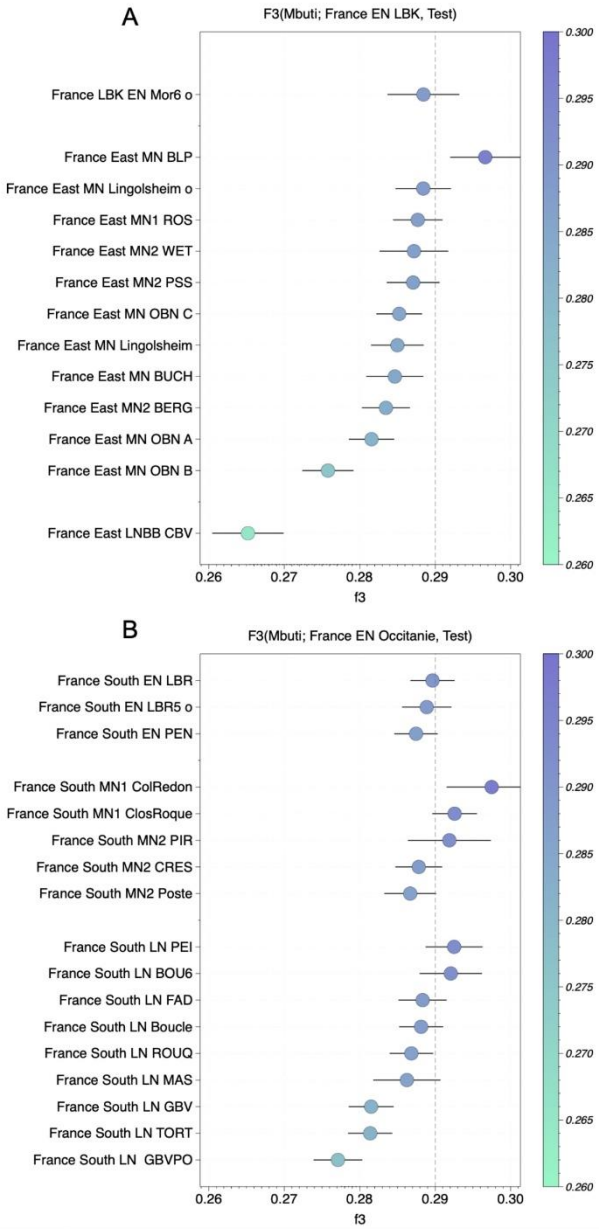


Figure S8: Comparison of genetic affinities between Neolithic groups from Eastern France vs Southern France through f3 values. (A) Results of f3 test of the form f3(Mbuti;France_EN_LBK, Test) where Test represents Neolithic groups from different periods in Eastern France (B) Results of f3 test of the form f3(Mbuti;France_EN_Occitanie, Test) where Test represents Neolithic groups from different periods in Southern France. Further details are available in Table S15. Related to STAR Methods

Figure S9: Population Genetic affinities of 28 newly reported Neolithic individuals on the basis of f4 statistics in the form f4(Mbuti,X;Y, Anatolia Neolithic) where X corresponds to previously reported HG individuals and Y corresponds to A) EN individuals from Baume Bourbon and Gazel, B) MN individuals from Le Crès and Champ du Poste and C) LN individuals from the Aven de la Boucle and the Dolmen des Fades reported in this study. Related to STAR Methods

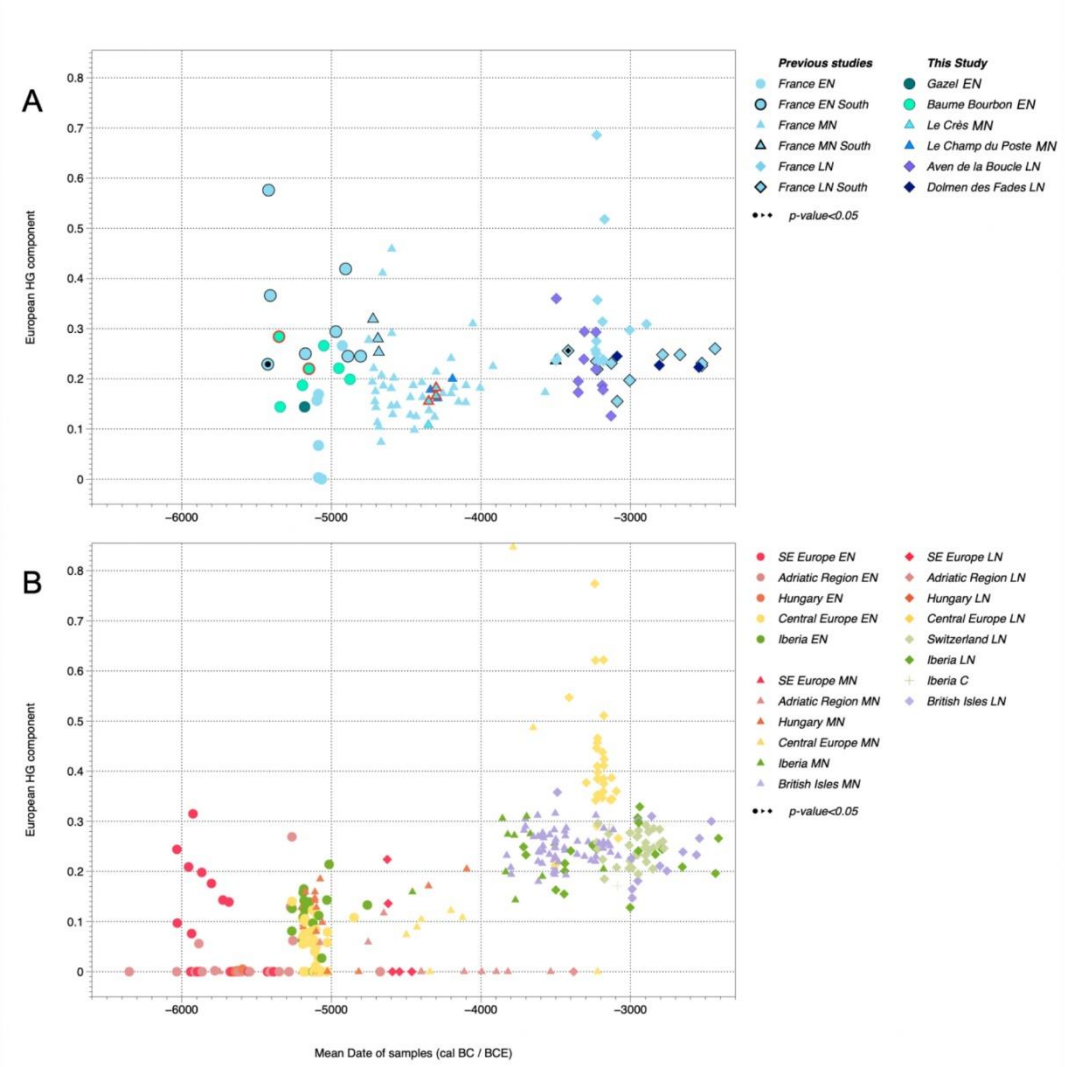


Figure S10: Qpadm Model 1 - Changes in European HG ancestry over time in 416 European Neolithic individuals (plotted on the X-axis according to mean radiocarbon date) were modelled as a two-way mixture of Anatolia_N and European_HG ancestry (represented by Loschbour, La Brana, and KO1; the Y-axis) (Table S10). (A) Regional timeline plotted for 128 Neolithic individuals from France (the five individuals dated by archaeological context among our corpus are highlighted in red). (B) Pan-European timeline plotted for 288 European Neolithic individuals. Related to Figure 4

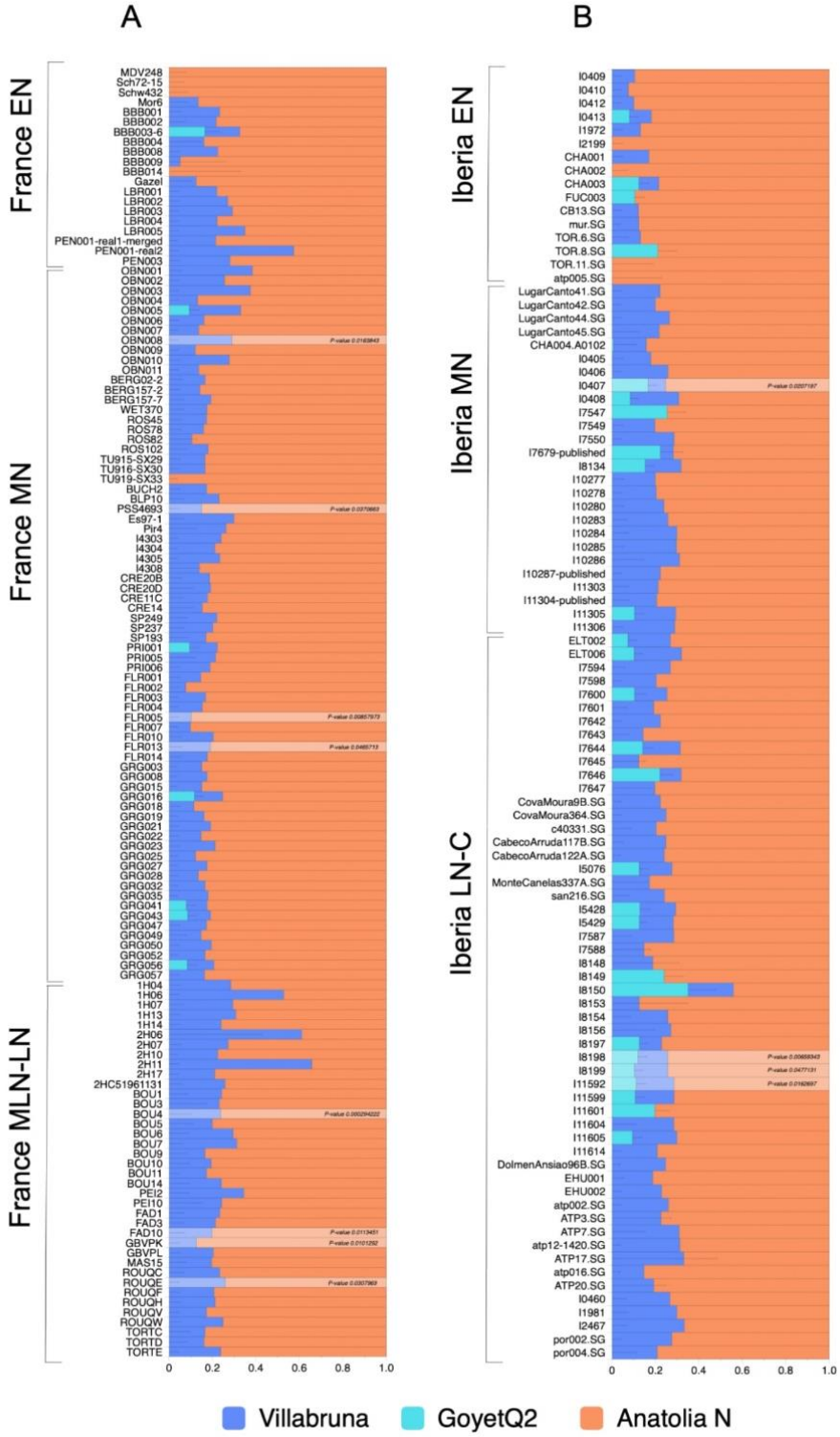


Figure S11: Qpadm analysis modelling GoyetQ2 ancestry in Neolithic individuals from (A) France and (B) Iberia, represented as a two or three-way model (Anatolia_N, Villabruna, GoyetQ2, qpAdm Model 3, Table S12). Individual models with p-value<0.05 are faded. Related to STAR Methods

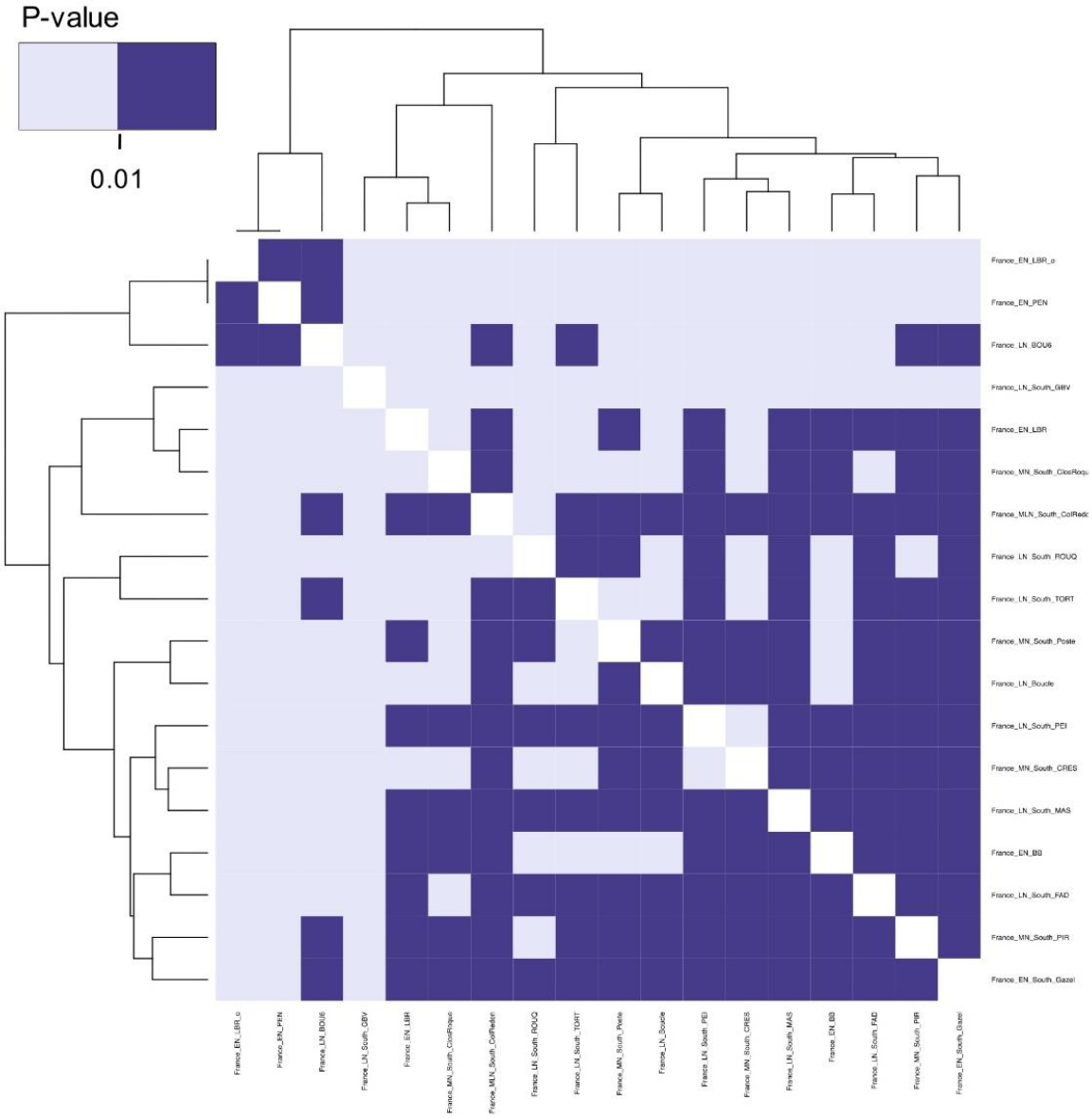


Figure S12: Pairwise qpWave analysis to group individuals from Southern France Early to Late Neolithic sites. Groupings represented by light purple color squares correspond to p-values below 0.01 and were rejected based on Fernandes et al. (2020). Matrix and groupings details are provided in Table S17. Related to STAR Methods

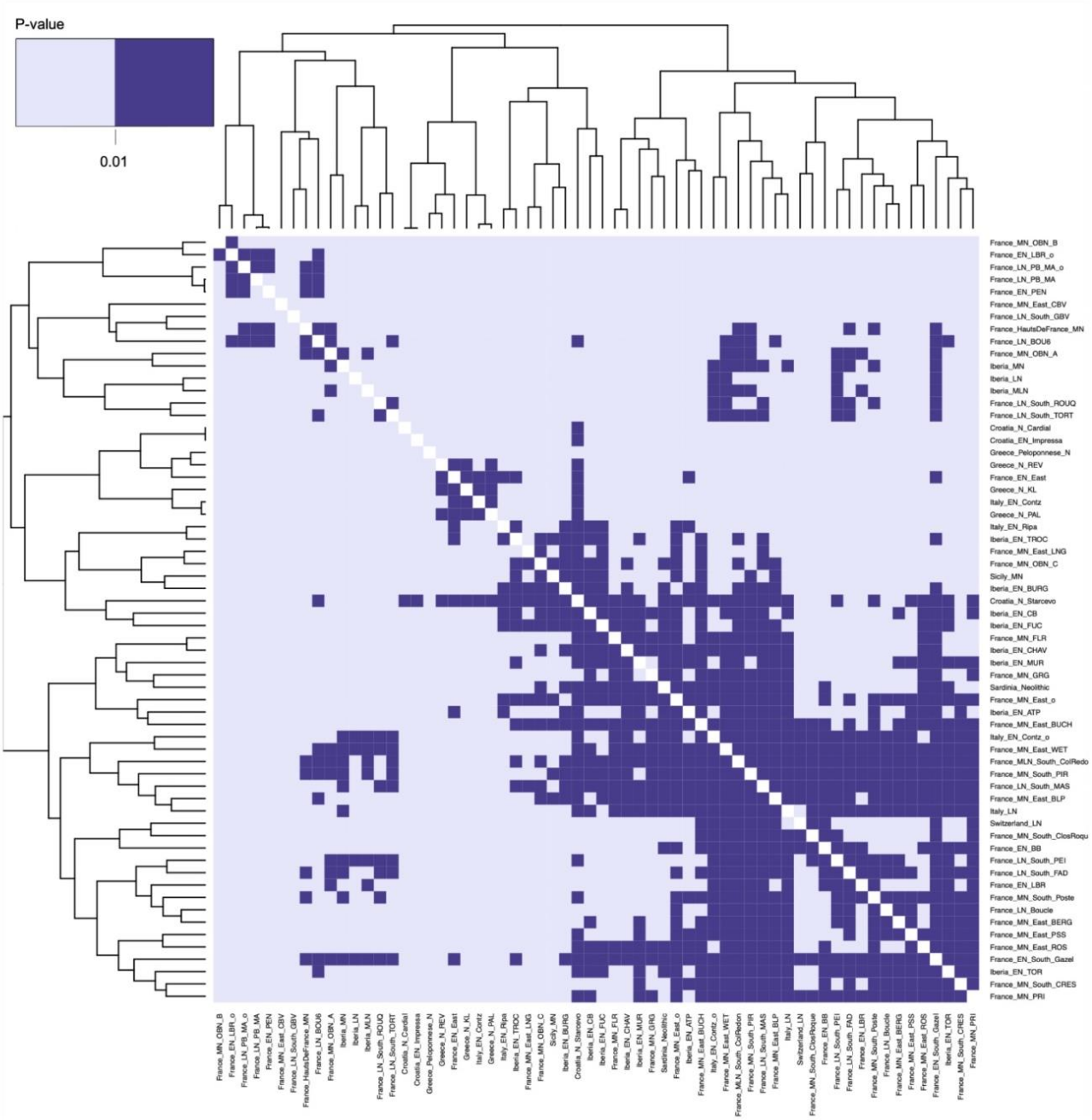


Figure S13: Pairwise qpWave analysis to group individuals from Southwestern Europe Early to Late Neolithic sites. Groupings represented by light purple color squares correspond to p-values below 0.01 and were rejected based on Fernandes et al. (2020). Matrix and groupings details are provided in Table S17. Related to STAR Methods

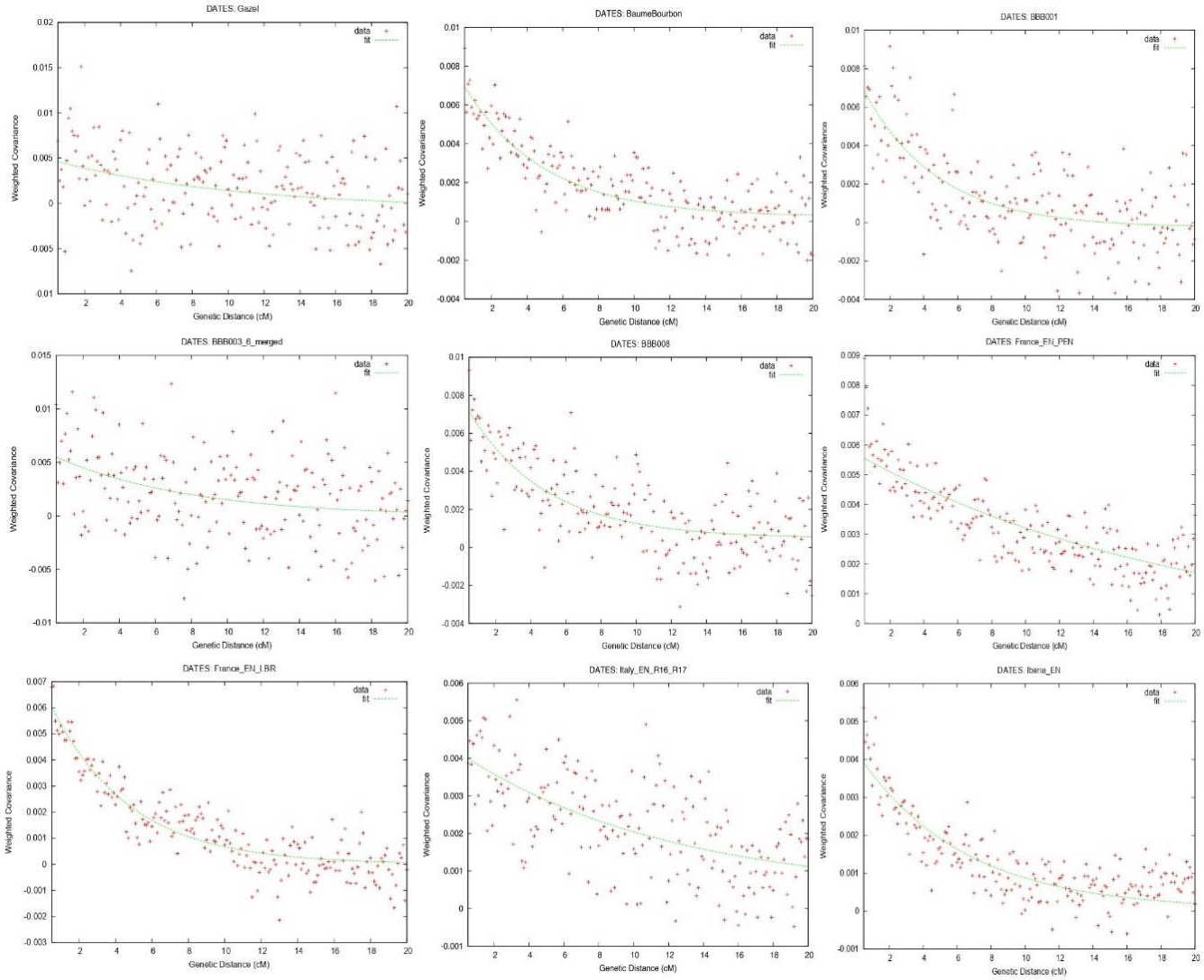


Figure S14: Admixture time estimates obtained using European HG (Loschbour, KO1, La Brana) and Anatolia_N as admixture sources with DATES[61,62] for individuals modeled in Figure 2 (Table S10 & S15). Related to Figure 2

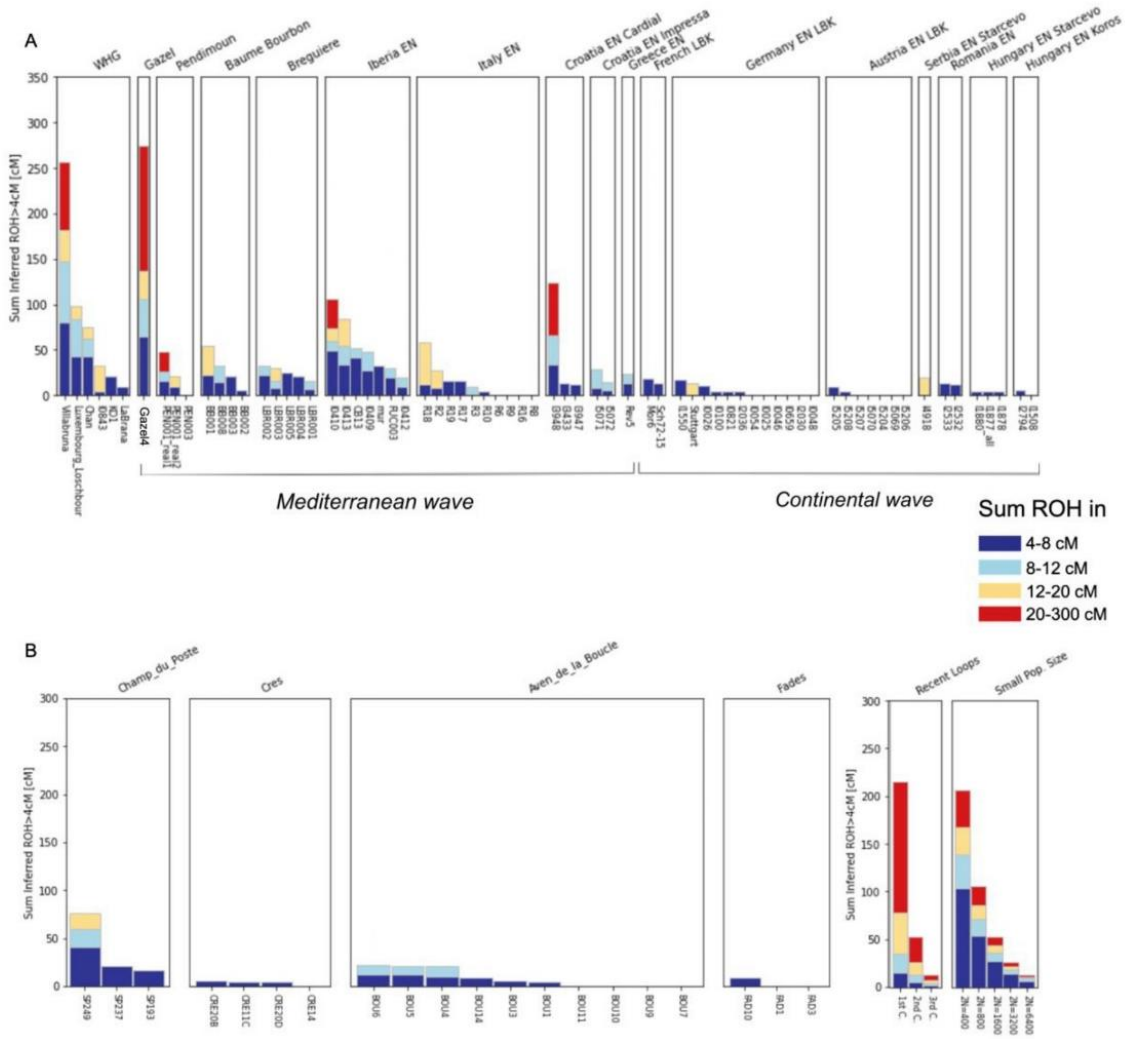


Figure S15: ROH on 25 newly typed genomes A) Runs of homozygosity (ROH) in five EN newly typed genomes (Gazel4, Baume Bourbon) and a subset of ancient individuals from Western Europe hunter-gatherers (WHG) and Early Neolithic contexts from the Mediterranean and Continental routes of the Neolithic expansion. B) ROH on 19 newly typed genomes from Middle Neolithic (Champ du Poste, Le Crès) and Late Neolithic (Aven de la Boucle, dolmen des Fades) Southern France. Related to Figure 3

II. Résultats préliminaires pour l'individu GAZ1C (grotte Gazel, Sallèles-Cabardès, Aude)

B.1. Bilan EAGER du Séquençage Shallow Shotgun (faible profondeur)

Sample	# of Raw Reads prior Clip & Merge (C&M)	# reads after C&M prior mapping	# of Merged Reads	% Merged Reads	# mapped reads prior RMDup	# mapped reads prior RMDup QF	# of Duplicates removed	Mapped Reads after RMDup	Endogenous DNA (%)	Endogenous DNA QF (%)	Cluster Factor	Mean Coverage	std. dev. Coverage	Coverage >= 1X in %	Coverage >= 2X in %	Coverage >= 3X in %	Coverage >= 4X in %	Coverage >= 5X in %	# of reads on mitochondrium	AVG Coverage on mitochondrium	MT/NUC Ratio	GC content in %
GAZ1C	601292	384195	144217	37.54	63168	50683	1076	49607	16.442	13.192	1.022	0.0013	0.0369	0.13	0	0	0	0	28	0.138572032108154	103.89	40.24

B.2. Bilan EAGER du Séquençage shotgun

Sample	# of Raw Reads prior Clip & Merge (C&M)	Merged Reads	% Merged Reads	mapped reads prior RMDup QF	Mapped Reads after RMDup	Endo DNA (%)	Cluster Factor	Mean Cov	std. dev. Cov	Cov>= 1X in %	Cov>= 2X in %	Cov >= 3X in %	Cov>= 4X in %	Cov>= 5X in %	# of reads on mito	AVG Coverage on mito	MT/NUC Ratio	DMG 1st Base 3'	DMG 2nd Base 3'	DMG 1st Base 5'	DMG 2nd Base 5'	AVG fragment length	GC content in %
GAZ1C_	36916304	9405349	40.9	3002097	2830308	13.1	1.061	0.0762	0.3101	7.18	0.37	0.02	0	0	1439	7.491278894320718	98.42	0.0493	0.0093	0.071	0.0108	84.42	40.59

B.3. Détermination du sexe (Ry, Skoglund, 2013)

Sample	Nseqs	NchrY+NchrX	NchrY	R_y	SE	95% CI	Assignment
GAZ1C	2830308	81880	6880	0,084	0,001	0.0821-0.0859	XY

B.4. Détermination de l'haplogroupe mitochondrial (Haplogrep)

Sample	Haplogroup	Rank	Quality	Range	Not_Found_Polys	Found_Polys
GAZ1C	K1a2b	1	0.7462	1-16569	750G 1189C 4769G 7028T 8860G 11299C	73G 263G 497T 1438G 1811G 2706G 3480G 8005C 9055A 9698C 10398G 10550G 11025C 11467G 11719A 12308G 12372A 14167T 14766T 14798C 15326G 16093C 16224C 16311C

B.5. Détermination de l'haplogroupe du chromosome Y (Yleaf)

Sample	Hg	Hg_marker	Total_reads	Valid_markers	QC-score	QC-1	QC-2	QC-3
GAZ1C	I2a1b	I-CTS5017/etc*(xY26366,CTS3796,Y6399,Y8950,CTS8929,PH1589,Y5188,Y6126,S2550)	565752	2589	1.0	1.0	1.0	1.0

B.6. Contamination sur le chromosome X (ANGSD)

Sample	Conta method1	SE	Conta method2	SE	"nbSNP"
GAZ1C	-0.005635	5.893958e-03	-0.005635	1.225194e-02	29

Annexes C – Partie 4 – Chapitre 2 – Aven de la Boucle

Dans cette section, les éléments présentés en annexes constituent les *Supplementary Information* de l'article « ***Ancient DNA sheds light on the funerary practices of a Late Neolithic collective burial in Southern France*** », qui sera soumis à PloS ONE au cours de l'été 2023. Aussi, les descriptions développées dans cette section sont en anglais, nous avons cependant traduit les titres des sections ainsi que les légendes des figures.

L'ensemble des tables appelées dans le manuscrit pour ce chapitre sont consultables grâce au lien suivant :

https://www.dropbox.com/sh/1wluauwzhrvtugb/AAAk3M6wZtwlfBRjgUxJzsU8a?dl=0

I. Contexte archéologique – *Archaeological context*

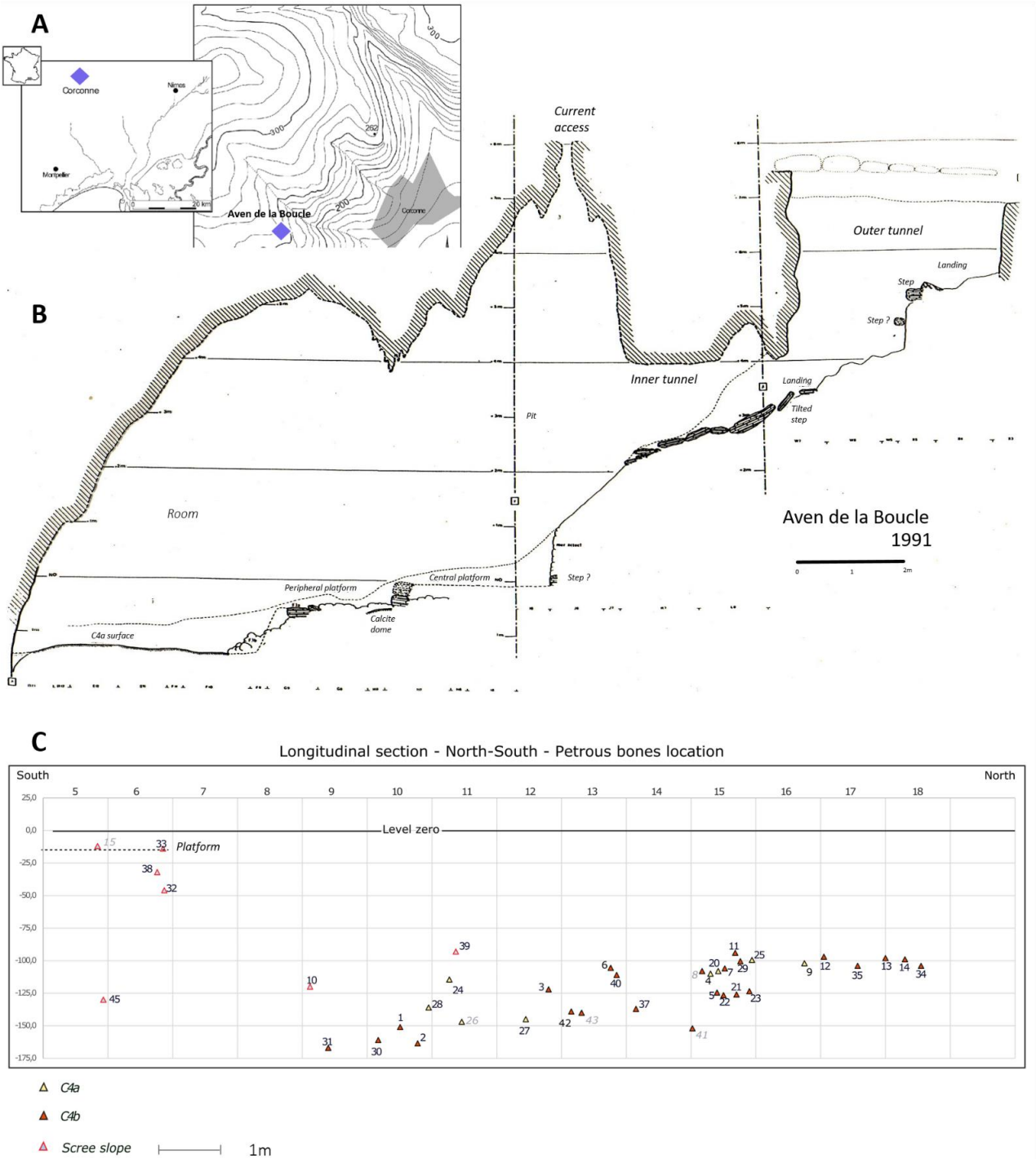


Figure C1 : L'Aven de la Boucle A) Localisation dans le contexte régional B) Plan en coupe de la Cavité (H. Duday) C) Représentation en coupe de la localisation des pétreux prélevés, les échantillons non-analysés au niveau génomique sont représentés en gris, la grille indique les carrés de fouille, les couleurs représentent les attributions stratigraphiques des vestiges (H. Duday).

Figure C1: The Aven de la Boucle sepulchral cavity A) Location near Corconne, Gard, Southern France B) Longitudinal section plan of the cavity (H. Duday) C) Location of sampled petrous bones in the longitudinal section plan, samples without genomic results are marked in grey, grids indicate excavated sectors within the cavity, colors indicate stratigraphic attributions (H. Duday).

1) The petrous bones dated to the Late Bronze Age do not appear on the section because we do not know their elevation. These remains come from a *sondage* made in 1973 (S1 survey), which concerns squares D13, E13 and the southern half of squares D14 and E14. It is likely that these remains were originally located close to the Final Bronze Age II hearth that straddled squares F13 and F14. This location would explain why they could have been reworked by the few pickings made in the room during the discovery of the cavity (and not in the scree sector). The petrous bone BOU 44 (Middle Bronze) does not appear because its position is unclear (aberrant marking).

2) The longitudinal section plan is misleading regarding the position of the petrous bones in the northern part of the room. In fact, the bones belonging to C4a are above those belonging to C4b. The clay substratum is inclined quite steeply from east to west. As a result, the remains located in the center of the room are higher than those closer to the western wall. This explains the apparent elevation of petrous BOU 3, 6, 20, 40, 8, 11, 7 and 29.

3) It is clear that two petrous bones (BOU15 and 33) are on the surface of the platform, two others are slightly infiltrated between the stones of the platform (BOU 38 and 32); two were carried away to the north-west (BOU10 and BOU39) by the scree when it was formed when part of ceiling collapsed. BOU 45 seems to be at an aberrant depth. This could be explained by its original position at the surface of the platform, but there is a very strong drawdown towards the south-west from the G5 square. If it was dragged down from the platform by the scree stones, they tipped much lower towards this drawdown than towards the north and north-west.

4) BOU1, 2, 30 and 31 belong to the C4b deposits in place, which were secondarily covered by the scree that covered and partially destroyed the platform.

II. Étude archéo-anthropologique – *Anthropological study*

Author of entry: H. Duday

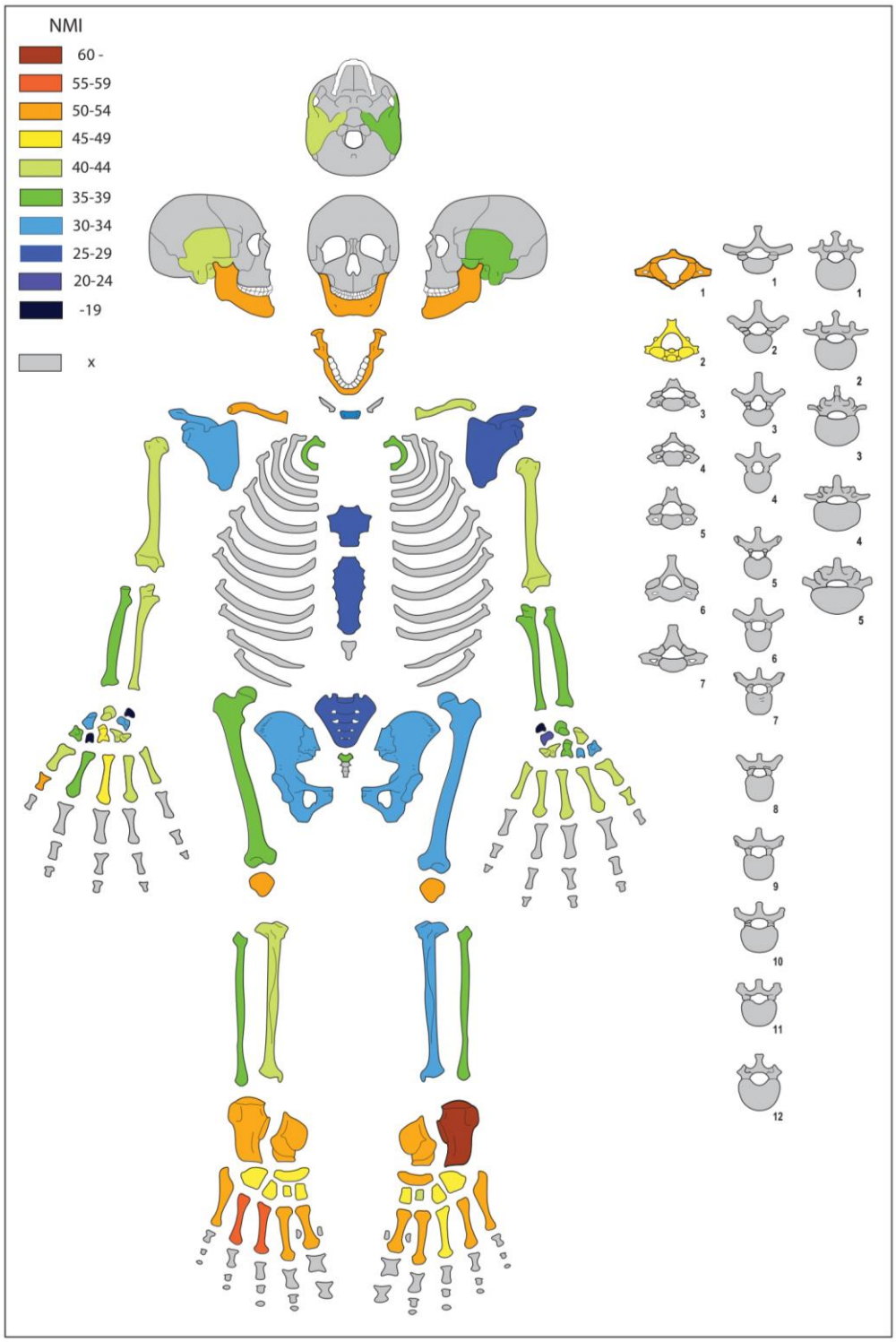


Figure C2 : Nombre minimum d'individus (NMI) identifié par rapport à la représentation des pièces osseuses (H. Duday).

Figure C2: Minimum number of individuals (MNI) identified based on skeletal pieces representation (H. Duday).

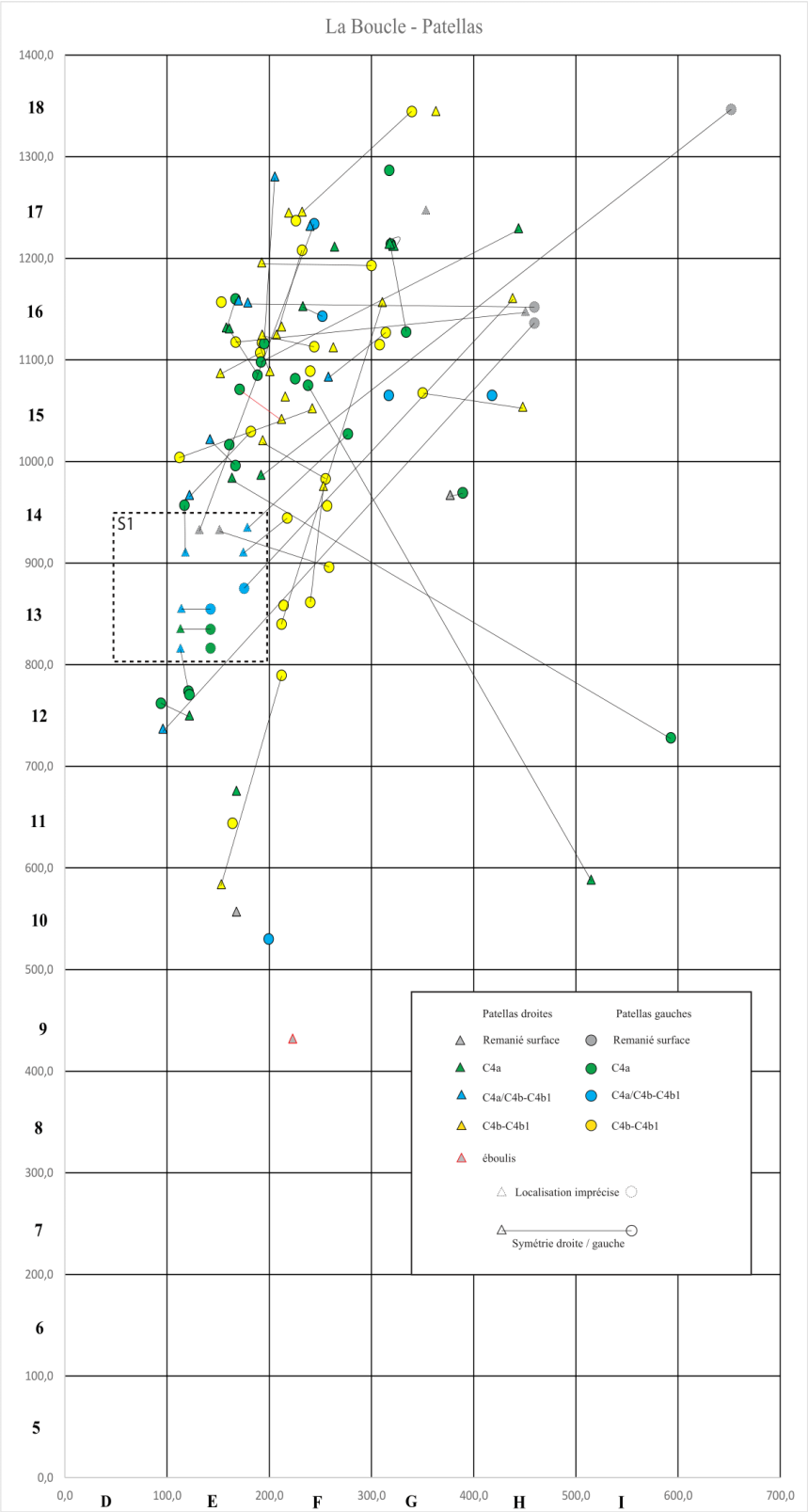


Figure C3 : Plan des liaisons par symétries entre les patellas de l'Aven de la Boucle, les triangles représentent les patellas droites et cercles les gauches, les couleurs représentent les attributions stratigraphiques (H. Duday).

Figure C3: Map of connections by symetries between patellas from the Aven de la Boucle, triangles represent right patellas and circles represent left patellas, stratigraphic attributions are signaled by colors (H. Duday).

Figure C4 : Localisation en coupe au sein de la cavité des patellas, les couleurs représentent les attributions stratigraphiques des ossements A) Coupe sud-nord B) coupe transversale ouest-est limitée aux patellas identifiées dans les travées 14, 15 et 16. Globalement, les liaisons par symétries entre patellas droites et gauches ont pu être établies entre des os appartenant aux mêmes ensembles stratigraphiques. Les coupes, notamment la section ouest-est illustrent par ailleurs la superposition des os attribués à C4a (vert) et des os attribués à C4b (jaune) (H. Duday).

Figure C4: Distribution of patellas within longitudinal section plans of the cavity, colors indicate attributions to stratigraphic units A) South-North Longitudinal section B) West-East longitudinal section restricted to sectors 14, 15 and 16. Overall connections by symmetries between right and left patellas were regognized between bones attributed to the same stratigraphic horizon. The plans illustrate the superposition of patellas attributed to stratigraphic unit C4a (green) over those attributed to C4b unit (yellow) (H. Duday).

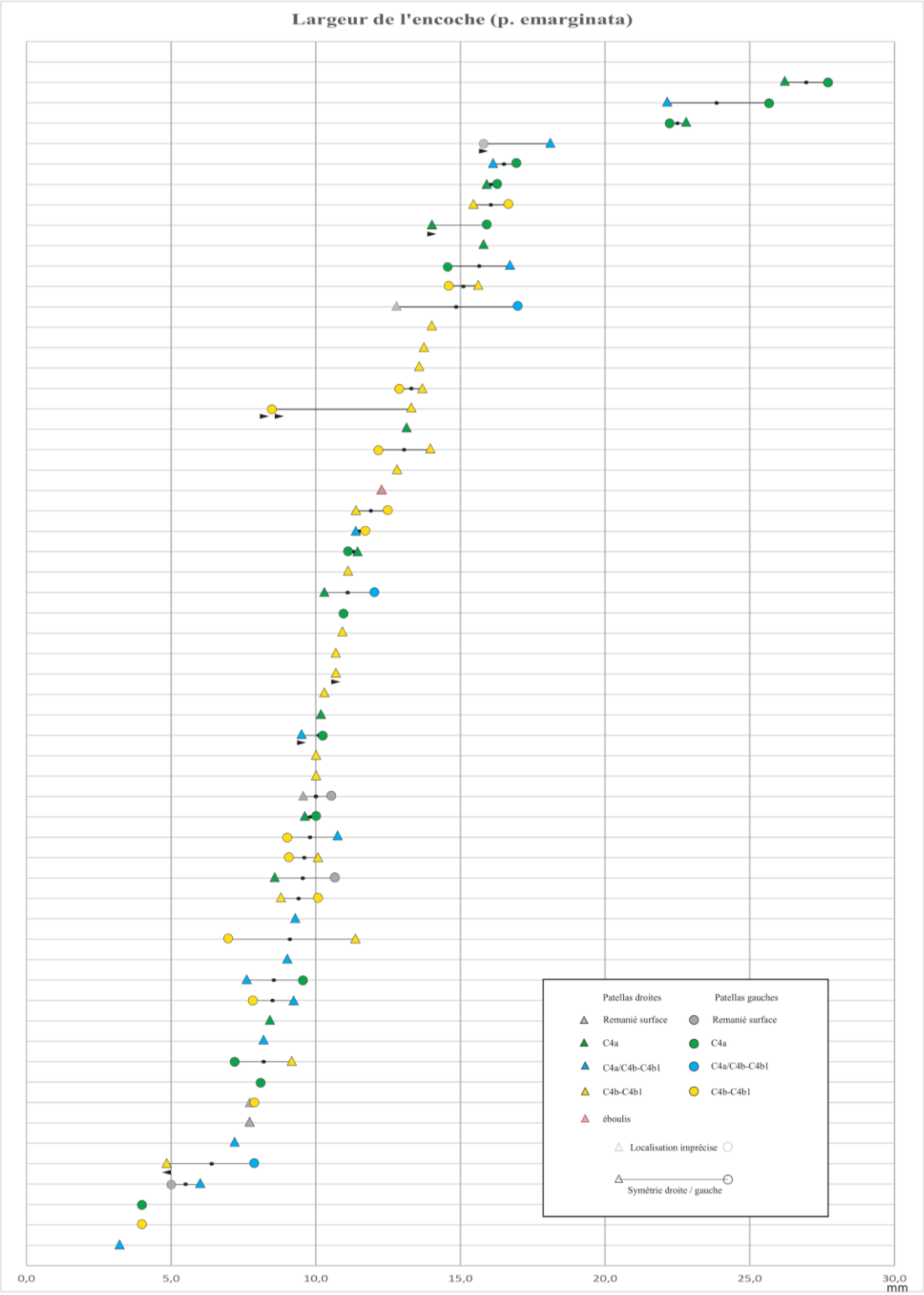


Figure C5 : Largeurs d'encoche observée sur les patellas de l'Aven de la Boucle (Patella emarginata). Les sujets par ordre de longueur croissante de l'encoche (abscisse). Si les deux os du même sujet étaient mesurables, ils sont figurés sur la même ligne et la moyenne des deux valeurs pour les encoches des os droit et gauche correspond au point noir central (H. Duday).

Figure C5: Notch widths observed on the Aven de la Boucle patellas (Patella emarginata). The individuals are ordered by increasing notch width. If both bones from the same subject were measurable, they are represented on the same line and the average notch width between left and right bones is represented by the black dot (H. Duday).

III. **Datations radiocarbone et modélisations bayésiennes** – *Radiocarbon dates and bayesian modelling*

Authors of entry: D. Binder & P. Garberi

In the Chronomodel environment « *the Activity Curve gives the mean number of Event dates per time unit* » (https://hal.science/hal-02058018). In order to compare the *a posteriori* age distributions obtained for the different stratigraphic and genetic clusters, we estimated the percentage overlap of the different samples of the activity curves taken two by two.

For this, we used the "overlap" function of the "overlapping" library in R (https://cran.r-project.org/web/packages/overlapping/overlapping.pdf). The use of this function requires a pre-processing of our data. Indeed, our dataset is not composed of realisations but of averages of date occurrences (which is similar to a frequency table). To obtain a sampling for each phase, we proceeded as follows:

- Normalisation of data: For each activity curve, the column containing the average occurrences has been normalised. We thus obtain the distribution function of the phase
- Creation of the "cumulative sum of the distribution function" column
- Simulation of a sample, of size N (in our case, N has been fixed at 10000), using the distribution function. The principle is as follows:
    - Simulation of $x \sim \mathcal{U}_{[0,1]}$
    - Search in the cumulative sum column for the rank i where $p_{i-1} < x \leq p_i$
    - The date associated with p_i is our simulated point

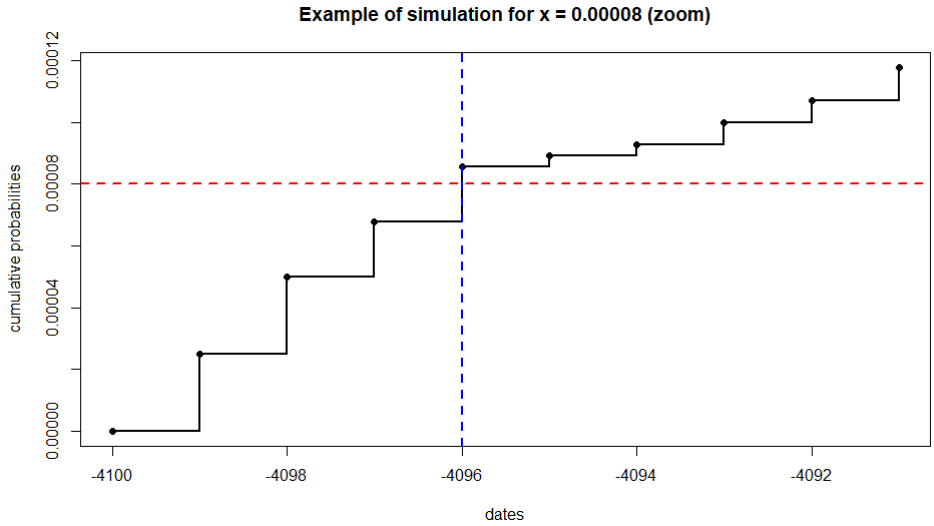


Figure C6 : Dates (axe des abscisses) et probabilités cumulées (axe des ordonnées). Par exemple, sur les ordonnées, le y dessiné est égal à 0.00008 et sa projection sur la courbe noire donne la date associée de x=-4 096.

Figure C6: Dates (x-axis) and cumulative probabilities (y-axis). For example, on the y-axis, the drawn value is equal to 0.00008 and its projection on the black curve gives the associated date of x=-4,096.

Once all the phases had been sampled, the "overlap" function of the "overlapping" library can be run. The parameter “type” of the function provides two ways to proceed. We used type 1 which consists in finding the minimum at every point x (in abscissa) between the two densities and in calculating the area obtained.

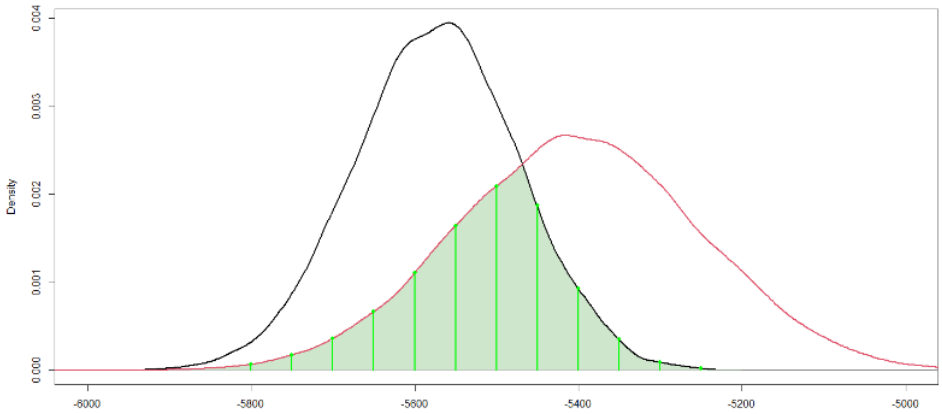


Figure C7 : Étant donné les deux densités (courbes noire et rouge), les points verts sont retenus pour la construction de la densité du chevauchement.

Figure C7: Given the two densities (black and red curves) the green points are retained for the construction of the overlap’s density.

For an easier application, we have created a function, « function_overlap », which takes as parameters the dataset containing all our activity curves, the number of simulations to be performed. The latter calculates the distribution function of each curve, performs the simulations and applies the overlap function which returns the graph and the results in percentages.

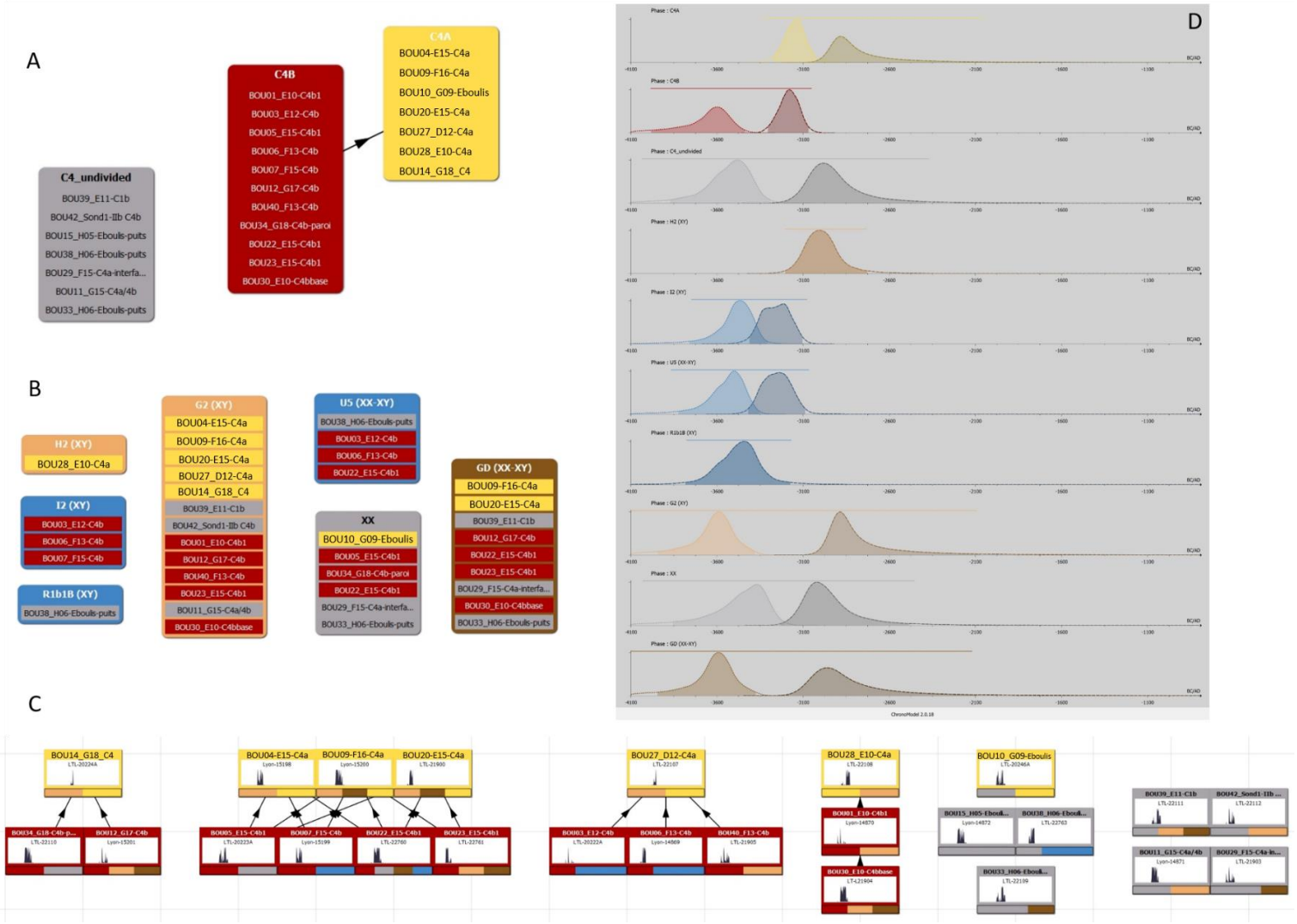


Figure C8 : Représentation schématique du Modèle bayésien réalisé sur ChronoModel 2.8. A) Composition des clusters chrono-stratigraphiques et B) génétiques. C) Ensemble des « événements » et des contraintes stratigraphiques entre certains événements D) Modélisations chronologiques pour chaque cluster des débuts et fin de phases a posteriori et plage de temps de la phase à 95% (trait horizontal).

Figure C8: Bayesian modeling of radiocarbon dates A) Composition of chrono-stratigraphic clusters and B) genetic clusters C) Events scenes and stratigraphic constraints between events D) "a posteriori" chronology described by the probability densities of beginning and end of phases and their modes for the different clusters listed, the horizontal bar represents the 95% time range of phases.

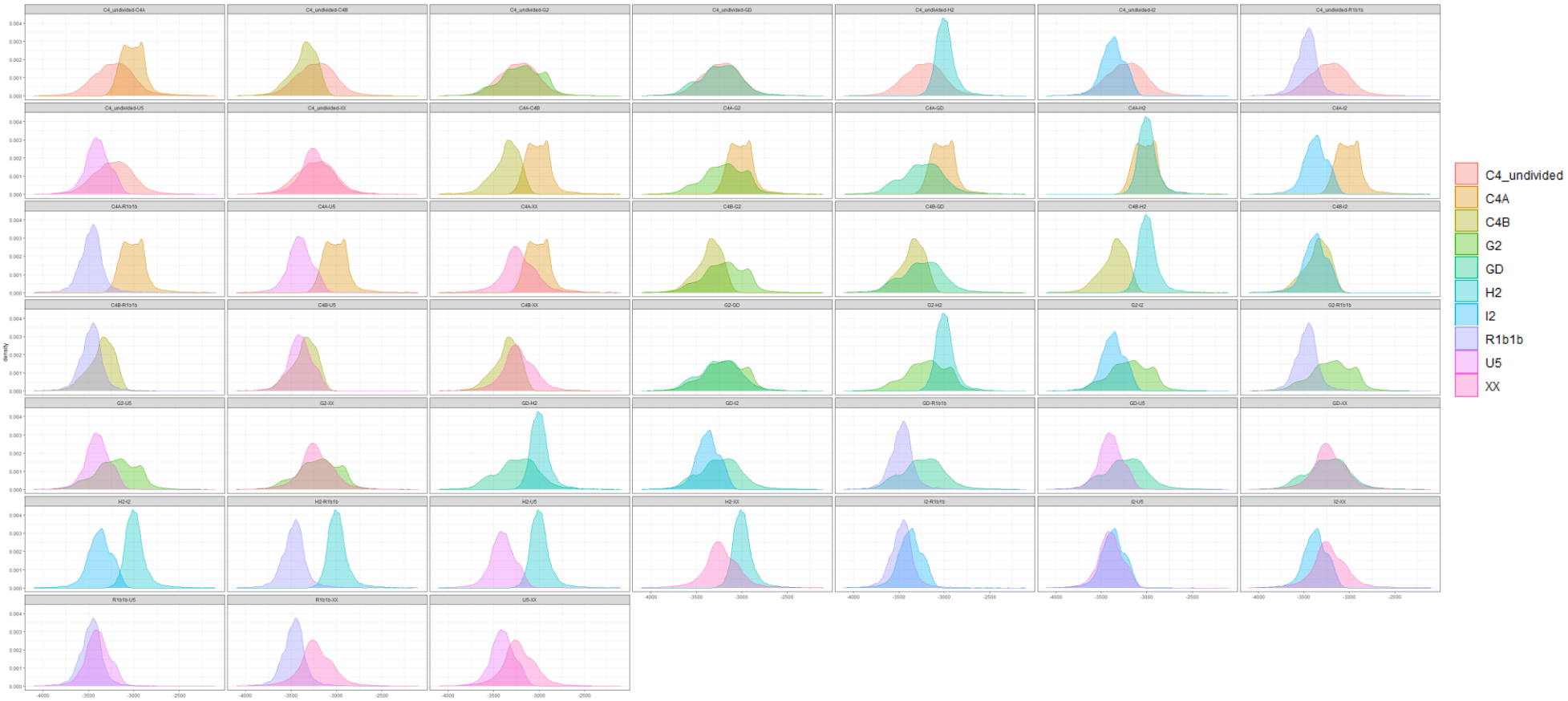


Figure C9 : Recouvrements des densités de probabilité a posteriori entre toutes les paires de clusters retenus (les noms des clusters sont indiqués par les couleurs).

Figure C9: Overlap of a posteriori densities of probabilities between all pairs of clusters listed (colors indicate clusters).

Name of clusters	results overlap Pairs.2
C4_undivided-C4A	0.50501979
C4_undivided-C4B	0.65698945
C4_undivided-G2	0.90762034
C4_undivided-GD	0.94780666
C4_undivided-H2	0.40026889
C4_undivided-I2	0.62683698
C4_undivided-R1b1b	0.41968456
C4_undivided-U5	0.58728440
C4_undivided-XX	0.88273957
C4A-C4B	0.16404611
C4A-G2	0.56972717
C4A-GD	0.49457507
C4A-H2	0.81256873
C4A-I2	0.14251953
C4A-R1b1b	0.06316667
C4A-U5	0.12764011
C4A-XX	0.45844039
C4B-G2	0.59416774
C4B-GD	0.66827580
C4B-H2	0.08617218
C4B-I2	0.86403826
C4B-R1b1b	0.58464485
C4B-U5	0.81665248
C4B-XX	0.69152194
G2-GD	0.91175567
G2-H2	0.46967279
G2-I2	0.56530280
G2-R1b1b	0.38620177
G2-U5	0.53958671
G2-XX	0.84160274
GD-H2	0.39298446
GD-I2	0.61754929
GD-R1b1b	0.44723753
GD-U5	0.60834607
GD-XX	0.86529358
H2-I2	0.07424365
H2-R1b1b	0.04469252
H2-U5	0.06951342
H2-XX	0.35651304
I2-R1b1b	0.66416189
I2-U5	0.90555735
I2-XX	0.60887210
R1b1b-U5	0.75796927
R1b1b-XX	0.35722283
U5-XX	0.55050427

Tableau C1 : Bilan des analyses de corrélation entre les différentes paires de clusters considérés dans les modélisations. Les seuils de 0.2 et 0.8 sont pertinents pour distinguer respectivement les paires de clusters dont les recouvrements des distributions chronologiques sont non-corrélés et corrélés (Analyses de P. Garberi).

Table C1: Results of correlation analysis between the different clusters considered for bayesian models. The thresholds 0.2 and 0.8 are relevant to distinguish not-correlated and correlated overlap in the chronological distribution of clusters (Analysis by P. Garberi).

IV. Sexe génétique – *Genetic sex*

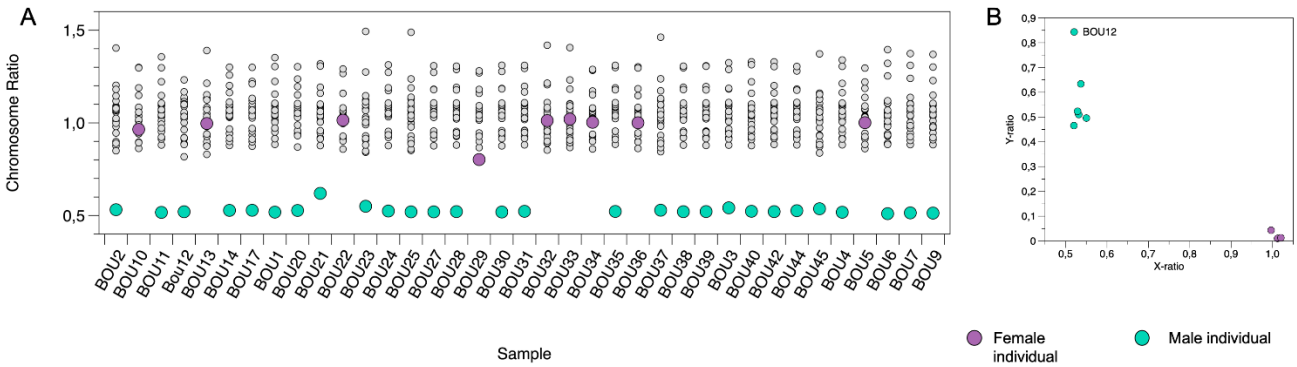


Figure C10 : Sexe génétique des individus de l'Aven de la Boucle. A) Ratio entre chromosome X (cercles colorés) et autosomes (cercles gris). B) Ratio entre chromosome X et Y entre individus issus de la capture 1240k, parmi lesquels BOU12 (XYY), voir Table 4.

Figure C10: Genetic sex determination. A) X-chromosome ratio (color points) vs autosome ratio (grey points) for all individuals originating from the Aven de la Boucle. B) Scatter plot for X vs Y-chromosome ratio of the individuals analyses through 1240k capture, including BOU12 (XYY). See Table 4.

V. Analyses des relations de parenté – *Biological relatedness analyses*

Degrees of genetic relatedness between all individuals included in this study were estimated by applying a combination of four methods, TKGWV2, READ (Relationship Estimation from Ancient DNA), lcMLkin and KIN to infer pairwise relationships up to the second and third degree (Lipatov *et al.*, 2015; Monroy Kuhn *et al.*, 2018; Fernandes *et al.*, 2021; Popli *et al.*, 2023; Table 8).

We used pairwise degrees of genetic relatedness explored through READ, TKGWV2 and KIN to elaborate different scenarios of relatedness patterns implicating 16 pairs of relatives and involving 16 individuals from the Late Neolithic community. We combined these observations with additional proxies such as :

- The mtDNA and Y-chromosome haplogroups attributions
- Genetic sex
- The most likely type of first-degree relationship

Drawing further discussion and arguments from age at death was hampered by the characteristics of our sample population, i.e. fragmented petrous bones involved in very few anatomical connections and a marked funerary selection towards adult or adult-size individuals.

In absence of sub-complete cranial remains, we integrated age at death information only when clear early developmental stage of petrous bones were identifiable, otherwise individuals were considered as "adult-sized".

- Radiocarbon dates were also confronted to pedigree scenarios.
- Results regarding the analysis of runs of homozygosity (ROH) were also implemented to the construction of family tree scenarios.

All males discussed hereafter carry Y-chromosome lineage G2a2b and at least eight mitochondrial lineages are represented among related individuals (Table 6, 7 & 8, Figure 3B).

a. Links between individuals BOU39, BOU45 and BOU31

- **BOU45** and **BOU31** are two male individuals related to the first degree, they both carry mt lineage H3, which would argue in favor of a **sibling** relationship rather than a parent-child relationship between these individuals. BOU31 corresponds to an adult-sized petrous bone and BOU45 corresponds to a highly fragmented petrous bone, which makes it difficult to assess developmental stage.
- They are both related to male individual **BOU39** to the second degree, who carries mitochondrial haplogroup X2b and corresponds to an adult-sized petrous bone.

Several scenarios could therefore be considered to illustrate the biological relationships between these individuals. BOU45 and BOU31 are most likely siblings, as BOU39 carries a different mtDNA lineage, this individual could be considered as:

1) BOU31 and BOU45's grandfather on either the paternal or maternal side.

2) BOU31 and BOU45's uncle on the paternal side

3) BOU31 and BOU45's half sibling on the paternal side

4) BOU31 and BOU45's nephew, he would therefore be the offspring of a brother and not a sister.

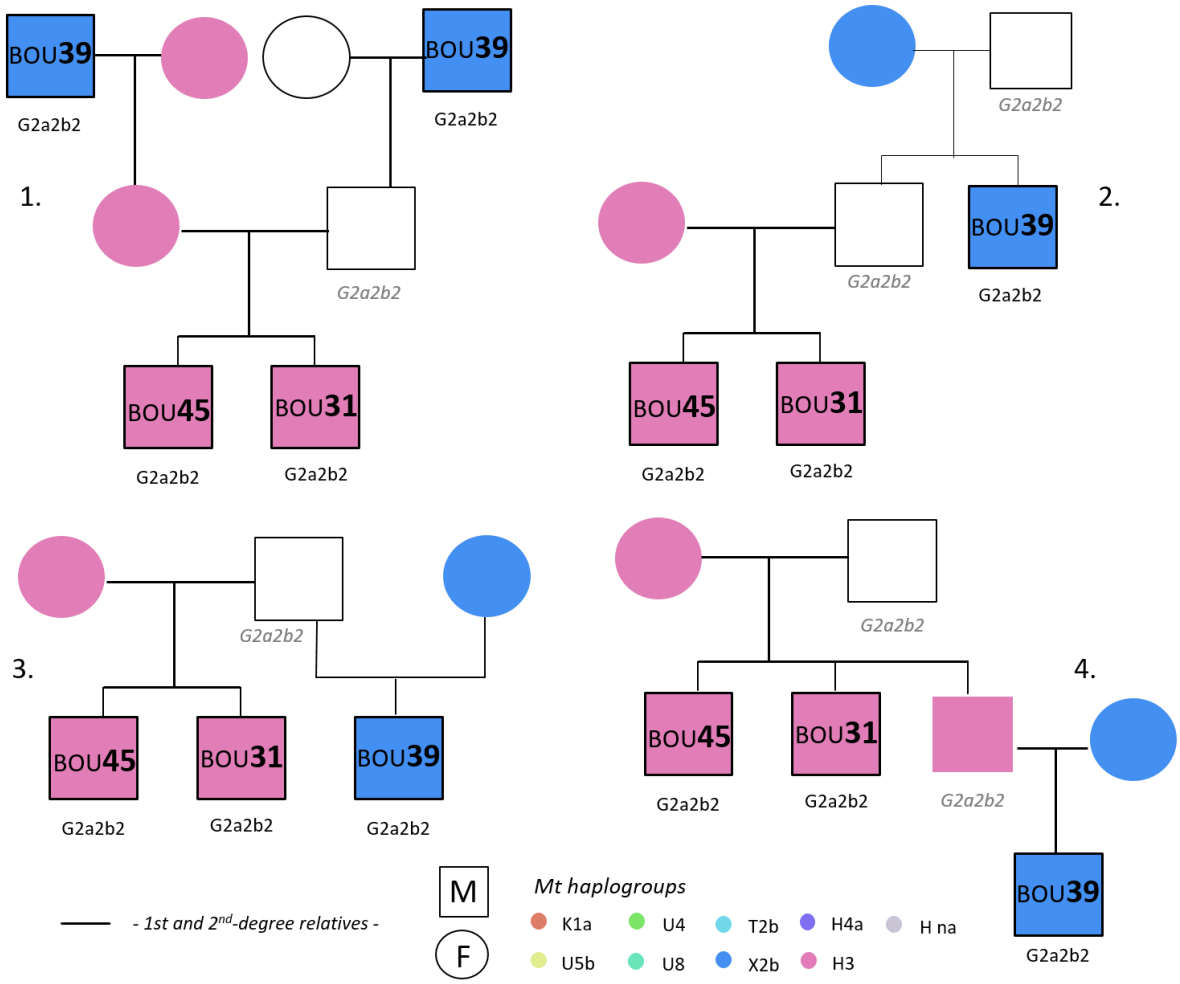


Figure C11: Plusieurs scenarios restituant les liens biologiques entre BOU31, BOU45 et BOU39.

Figure C11: Several scenarios reconstructing biological relatedness between BOU31, BOU45 and BOU39.

b. Links between individuals BOU27, BOU40, BOU13, BOU34, BOU12 and BOU25

- **BOU13** and **BOU34**, are first-degree relatives and the only two related female individuals within our samples, they carry haplogroup H4a. They are entwined in second-degree and third-degree relations with several individuals.
- **BOU13** and **BOU34** are **both** second-degree relatives of **BOU27** and **BOU40**. **BOU27** corresponds to a male individual carrying T2b mtDNA lineage and **BOU40** corresponds to a male individual carrying H4a mtDNA
- **BOU40** and **BOU27** are first-degree relatives, and as they carry different mitochondrial lineages, are likely to be **parent and child, BOU40 and BOU27** are both represented by adult-sized petrous bones.

- **BOU13** and **BOU34** are likely related to **BOU12** to the third degree, a male individual carrying different mt lineage H.
- **BOU13** is likely to be related to the third degree to **BOU25**, a male individual carrying mt lineage U5b. However BOU25 appears to be unrelated (or more distantly related) to BOU34

A parsimonious scenario that best fit these observations would consider BOU13 and BOU34 as sisters and consequently BOU27 and BOU40 would be seen as their maternal grandfather and uncle respectively, while BOU12 could be seen as a third-degree relative on the paternal side, such as a first cousin or great grandfather, but not on the maternal side as BOU12 appear to be unrelated to BOU40 or BOU27. In this scenario, BOU25 is most likely related to BOU13 on the paternal side as well, either by direct descend (BOU13 could be considered as the paternal great grandmother) or by paternal avuncular descend which would be consistent with their different haplogroup attribution and the absence of close relations between BOU34 and BOU25.

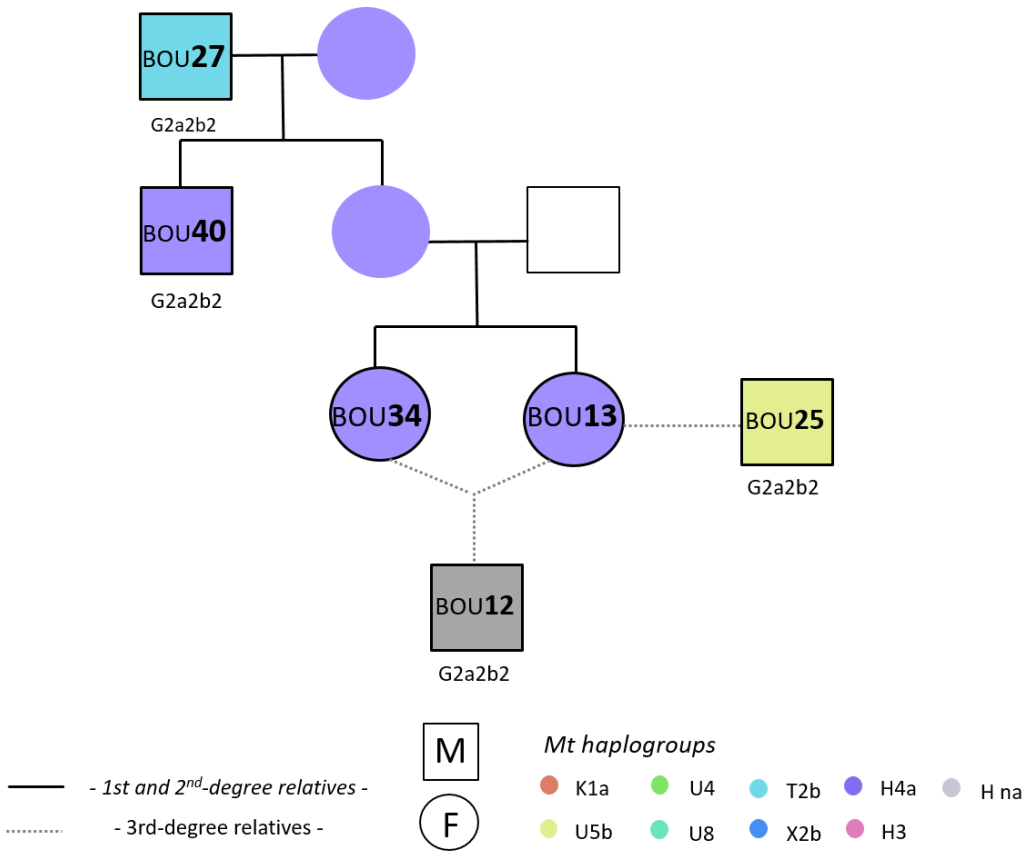


Figure C12 : Premier scenario restituant les liens biologiques entre BOU27, BOU40, BOU34, BOU13, BOU12 et BOU25.

Figure C12: First scenario reconstructing biological relatedness between individuals BOU27, BOU40, BOU34, BOU13, BOU12 and BOU25.

We explored additional scenarios considering several constraints:

- A possible Parent-Child relationship between BOU13 and BOU34 highlighted by KIN analysis.
- BOU27 returned younger and non-overlapping C14 dates compared to BOU40, contradicting the initial hypothesis in which BOU27 was considered as BOU40's father (Table 3).

Considering C14 dates, a second plausible scenario was constructed. In this scenario, **BOU13** and **BOU34** are still considered as sisters. **BOU40** would be considered as the father of **BOU27**. **BOU40** would be seen as **BOU34** and **BOU13's** maternal uncle. In order to fit previous observations regarding maternal and paternal lineages and the second-degree relations shared by **BOU34** and **BOU13** with both **BOU40** and **BOU27**, **BOU27** could be seen as **BOU34** and **BOU13's** double first cousin (Figure C13). The previous arguments hold true for **BOU25**. In this scenario **BOU12** cannot be **BOU34** and **BOU13's** first cousin or great grandfather without being related to **BOU27**, therefore **BOU12** could be seen as a third-degree relative by avuncular descent (great nephew).

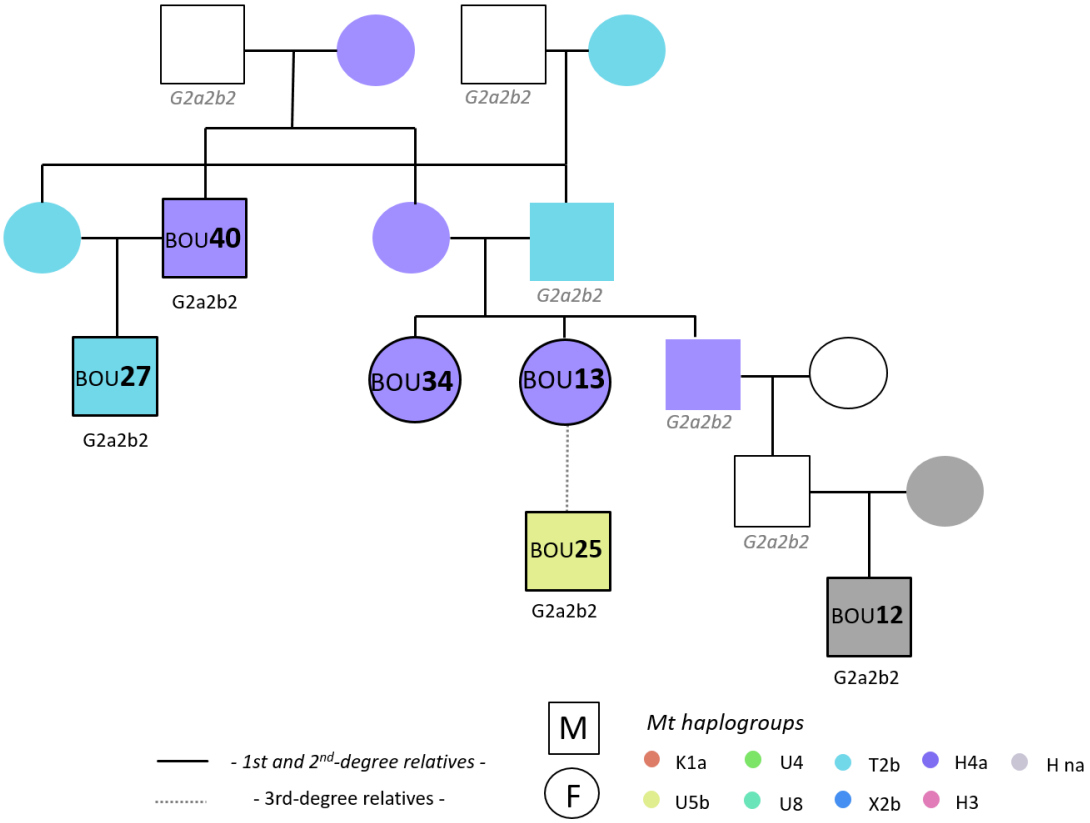


Figure C13 : Deuxième scenario restituant les liens biologiques entre BOU27, BOU40, BOU34, BOU13, BOU12 et BOU25.

Figure C13: Second scenario reconstructing biological relatedness between individuals BOU27, BOU40, BOU34, BOU13, BOU12 and BOU25.

Lastly, a third scenario was constructed, considering **BOU34** and **BOU13** as a potential mother-daughter pair. In order to fit previous observations and relatedness levels shared by **BOU13** and **BOU34** with

other individuals, a possible scenario could consider **BOU13** as the mother of BOU34, and as the paternal aunt of **BOU40**, which would implicate a third-degree relation between **BOU13** and **BOU27**, considered in this scenario as **BOU13**'s great nephew.

In order for **BOU34** to be related to **BOU40** to the second degree, this scenario would therefore have to imagine **BOU34** as **BOU40**'s double first cousin (or half-sister). However, this scenario would implicate a degree of inbreeding along the family tree in order to respect the second-degree relationship observed between **BOU34** and **BOU27**, which do not fit results of ROH analysis, demonstrating very few long ROH among these individuals.

To conclude, this scenario would therefore be less likely than the two previous hypothetical pedigrees.

c. Links between individuals **BOU10, BOU9** and **BOU20; BOU30** and **BOU5; BOU37** and **BOU23**

- **BOU10** is a female individual and **BOU9** is a male individual, they are first-degree relatives and both share mtDNA lineage K1a. These individuals could be related either as siblings or as mother (BOU10) and son (BOU9).
- **BOU9** is related to **BOU20** to the second degree, **BOU20** corresponds to a male individual carrying mtDNA lineage U4. **BOU20** is unrelated to **BOU10**.

If **BOU10** and **BOU9** were siblings, the only scenario fitting these observations would consider **BOU9** as **BOU20**'s grandfather on the paternal side, which would be consistent with the different mtDNA attributions and the absence of close relatedness between **BOU10** and **BOU20.**

Considering the 14C dates, it is more likely to consider **BOU10** and **BOU9** as a mother-son pair and **BOU20** could be **BOU9**'s paternal uncle or paternal grandfather.

All these scenarios consider **BOU20** and **BOU9** to be connected through male mediated relationship.

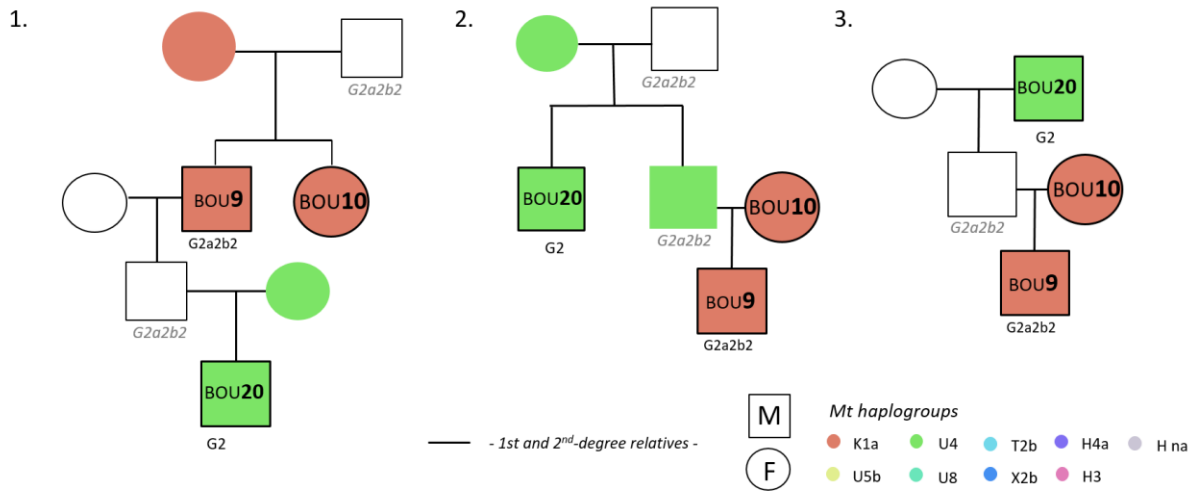


Figure C14 : Plusieurs scenarios restituant les liens biologiques entre BOU9, BOU10 et BOU20.

Figure C14: Several scenarios reconstructing biological relatedness between individuals BOU9, BOU10 and BOU20

Additionally, several individuals exhibit biological relatedness without identifiable connections to a wider "family tree".

- **BOU37** and **BOU23** are both male individuals related to the first degree, they carry mtDNA haplogroups T2b and U8 respectively, which would argue for a father-son relationship, they both correspond to adult-sized cranial remains therefore age at death cannot be used to specify the direction of this relationship.
- **BOU30** and **BOU5** are related to the second degree, **BOU5** is a female individual carrying mtDNA lineage X2b and **BOU30** is a male individual carrying mtDNA lineage K1a1.

VI. Étude statistique des relations de parenté biologique – *Statiscal exploration of biological relatedness*

We tested the overall mean relatedness for each Neolithic individual by extracting the pairwise mismatch rate (PWMR) from READ for each pair of individuals. We then calculated the mean PWMR per individual, considering each of the 33 pairs of individuals possible. We also confronted the mean PWMR obtained for all female individuals to the one calculated for all male individuals (Figure C4.E).

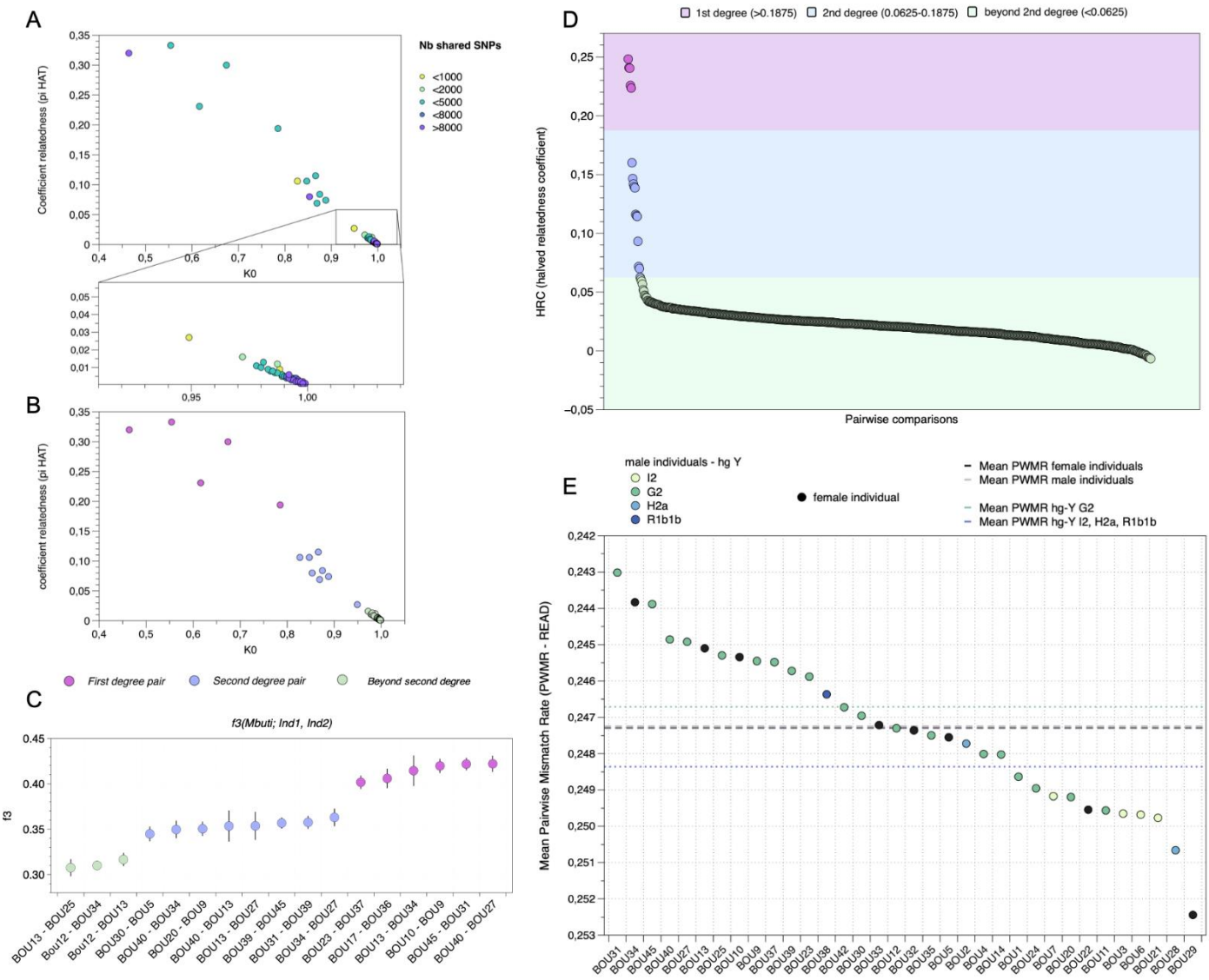


Figure C15: Etude des relations de parenté entre les individus de l'Aven de la Boucle A) coefficients d'apparentement (pihat) comparé au K0 calculés avec LCMLKIN, les couleurs correspondent aux nombres de SNPs partagés entre individus B) Mêmes résultats que dans A, les couleurs représentent les degrés de parenté C) Valeurs de f3-outgroup pour 14 paires d'individus liés au 1er (rose), 2nd (violet) et trois paires d'individus liés au 3e degré (vert) D) Résultats de TKGWV2 E) Comparaison des valeurs de PWMR (READ) pour 34 individus néolithiques, pour les individus masculins les couleurs des points indiquent les haplogroupes du chromosome Y.

Figure C15: Biological relatedness analysis of the Aven de la Boucle Individuals based on combined methods. A) Coefficient of relatedness (piHat) compared to K0 inferred with LcMLkin, colors indicate numbers of shared SNPs per pair of individuals. B) Same results as in A. Coefficient of relatedness versus K0 inferred with LcMLkin with colors highlighting 1st and 2nd degree pairs. C) Pairwise outgroup-f3 values for all 14 first (pink) and second-degree (light purple) relatives pairs and three pairs (green) of individual likely to be related to the third degree. D) Halved Relatedness coefficient (HRC) for all pairs of individuals computed with TKGWV2, colors indicate levels of relatedness. E) PWMR values of 34 Neolithic individuals, for male individuals colors indicate Y-chromosome haplogroups.

VII. F-statistiques – F-statistics

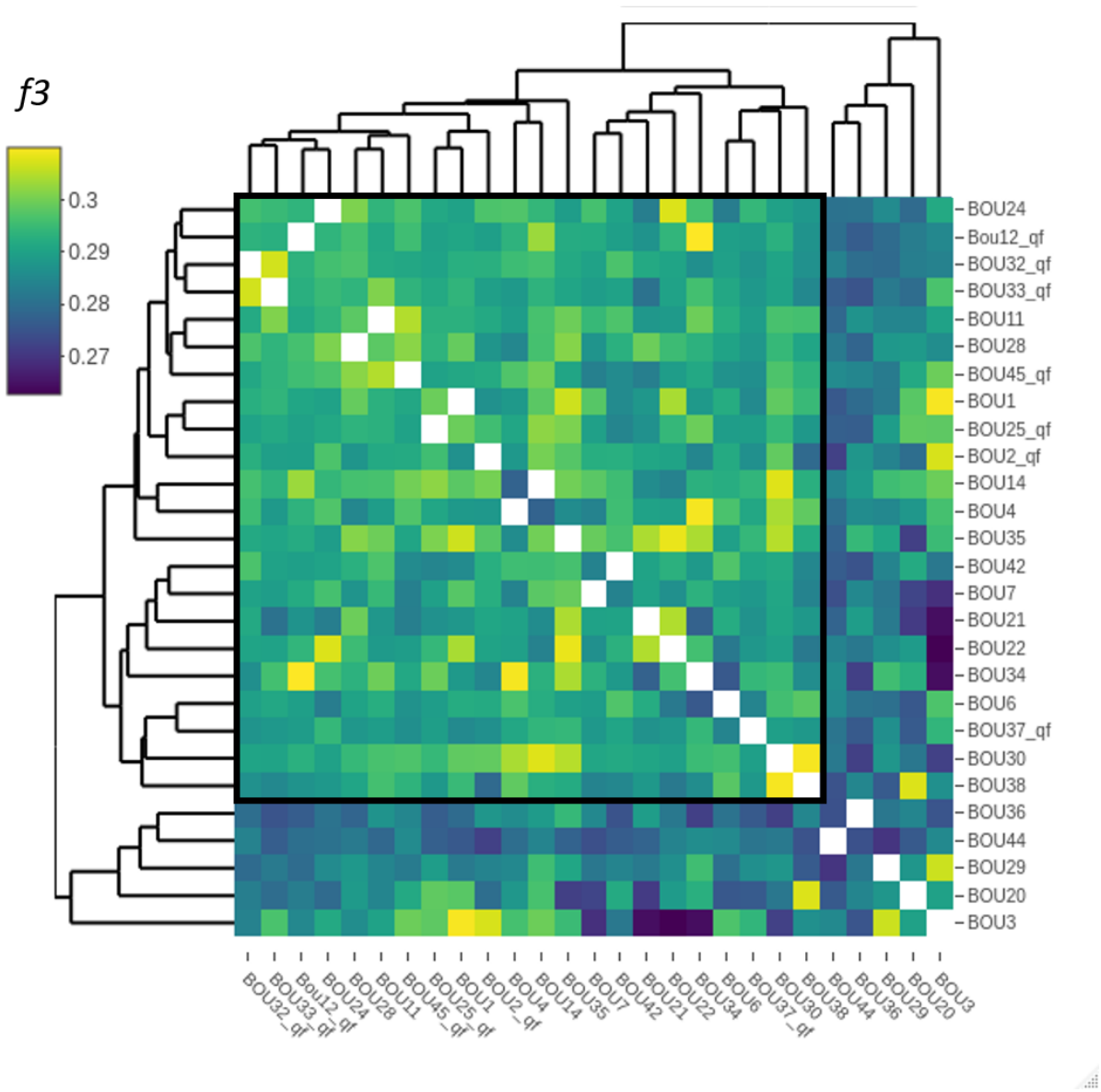


Figure C16 : Résultats des f3-statistiques f3Mbuti; Ind1, Ind2) représentés sous forme de heatmap. Le cluster formé par les individus appartenant au groupe Néolithique est signalé par le bord noir (R v 4.2.2, heatmap3, Tableau 10).

Figure C16: outgroup-f3 statistics of the form f3(Mbuti; Ind1, Ind2) ploted in a heatmap. The cluster formed by the main Neolithic group is highlighted by black outlines (R v 4.2.2, heatmap3, Table 10).

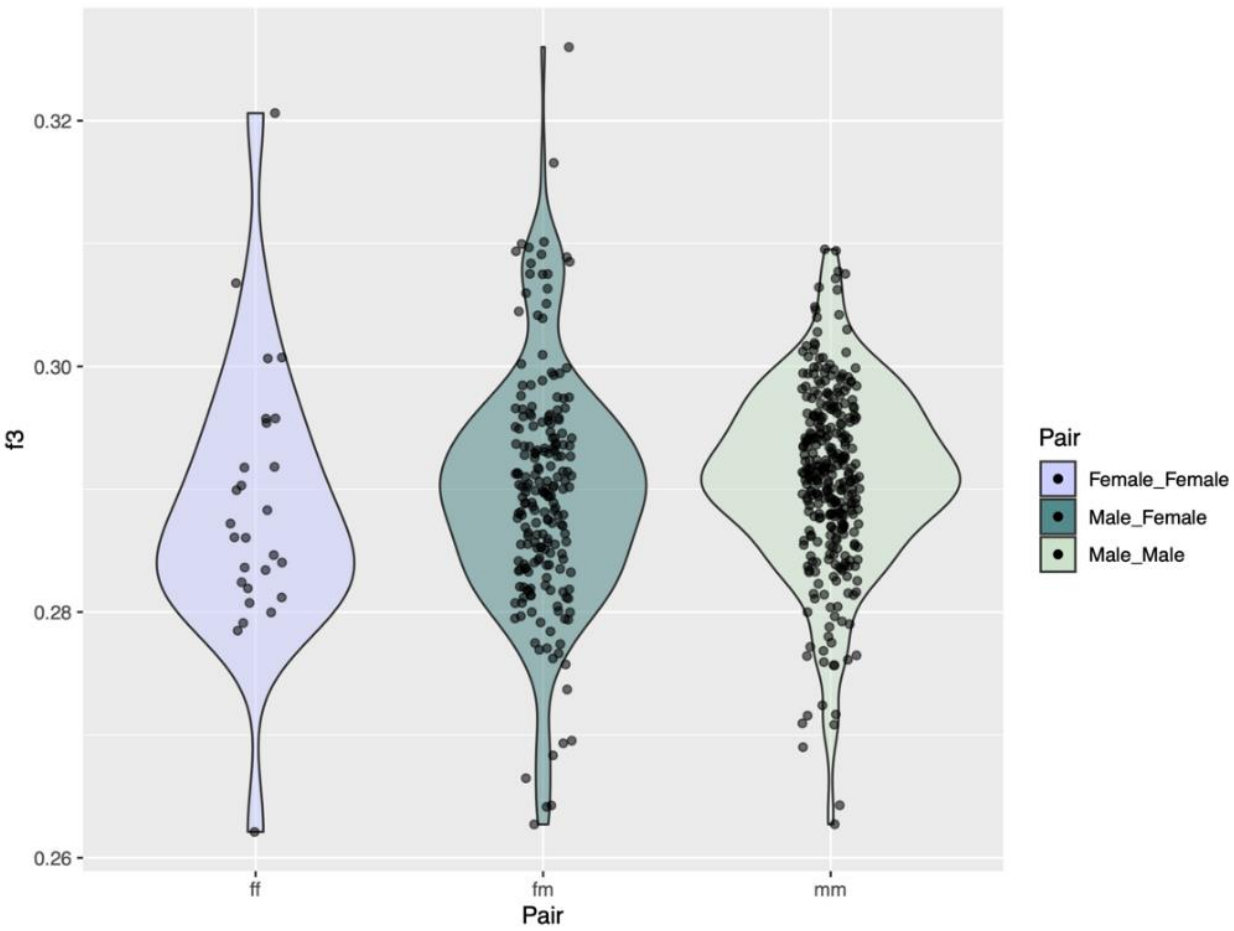


Figure C17 : Résultats des f3-statistiques de la forme f3(Mbuti; female, female), f3(Mbuti; female, male), f3(Mbuti; male, male) en excluant les paires d'individus apparentés au premier et second; les résultats sont représentés sous forme de Violinplot explorant les asymétries observées pour la distribution des valeurs de f3 entre les groupes (paires d'individus femme-femme testés N=27, médiane=0.2861, moyenne=0.2885 ; femme-homme N= 205, médiane= 0.2897, moyenne=0.2898 ; homme-homme pairs N= 314, médiane =0.2912, moyenne =0.2909) (R4.2.2, packages boot, moments et ggplot2 ; Materials and Method).

Figure C17: Results of f3(Mbuti; female, female), f3(Mbuti; female, male), f3(Mbuti; male, male) excluding first and second-degree related pairs of individuals; Violinplot exploring skewness differences between groups (female-female pairs N=27, median=0.2861, mean=0.2885; female-male N= 205, median = 0.2897, mean =0.2898; male-male pairs N= 314, median=0.2912, mean=0.2909) (R4.2.2, packages boot, moments and ggplot2; Materials and Methods).

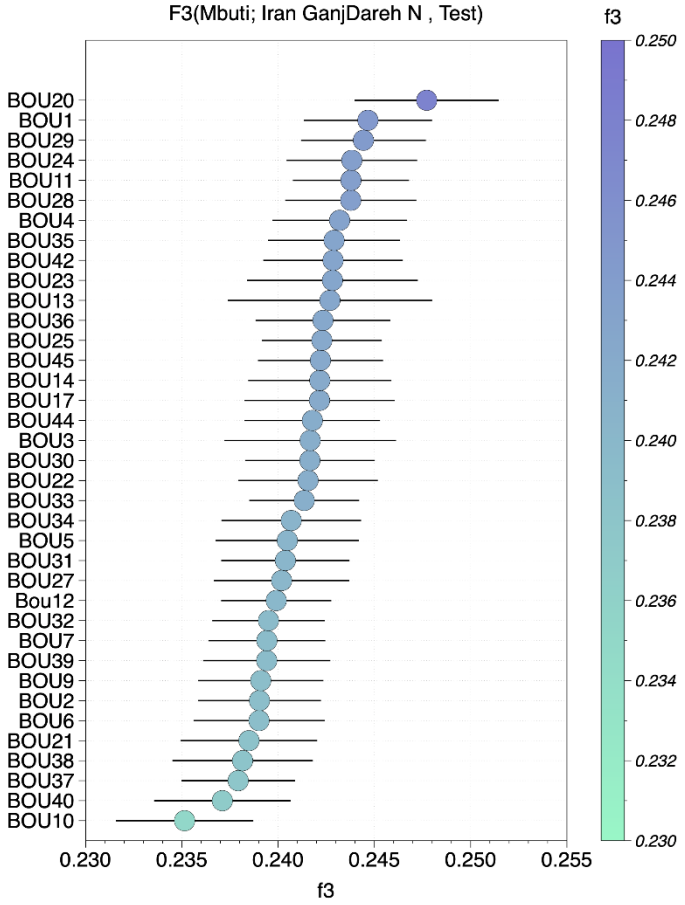


Figure C18 : Résultats des f3-outgroup de la forme f3(Mbuti; test, Iran_N_Ganj_Dareh).

Figure C18: Outgroup-f3 of the form f3(Mbuti; test, Iran_N_Ganj_Dareh).

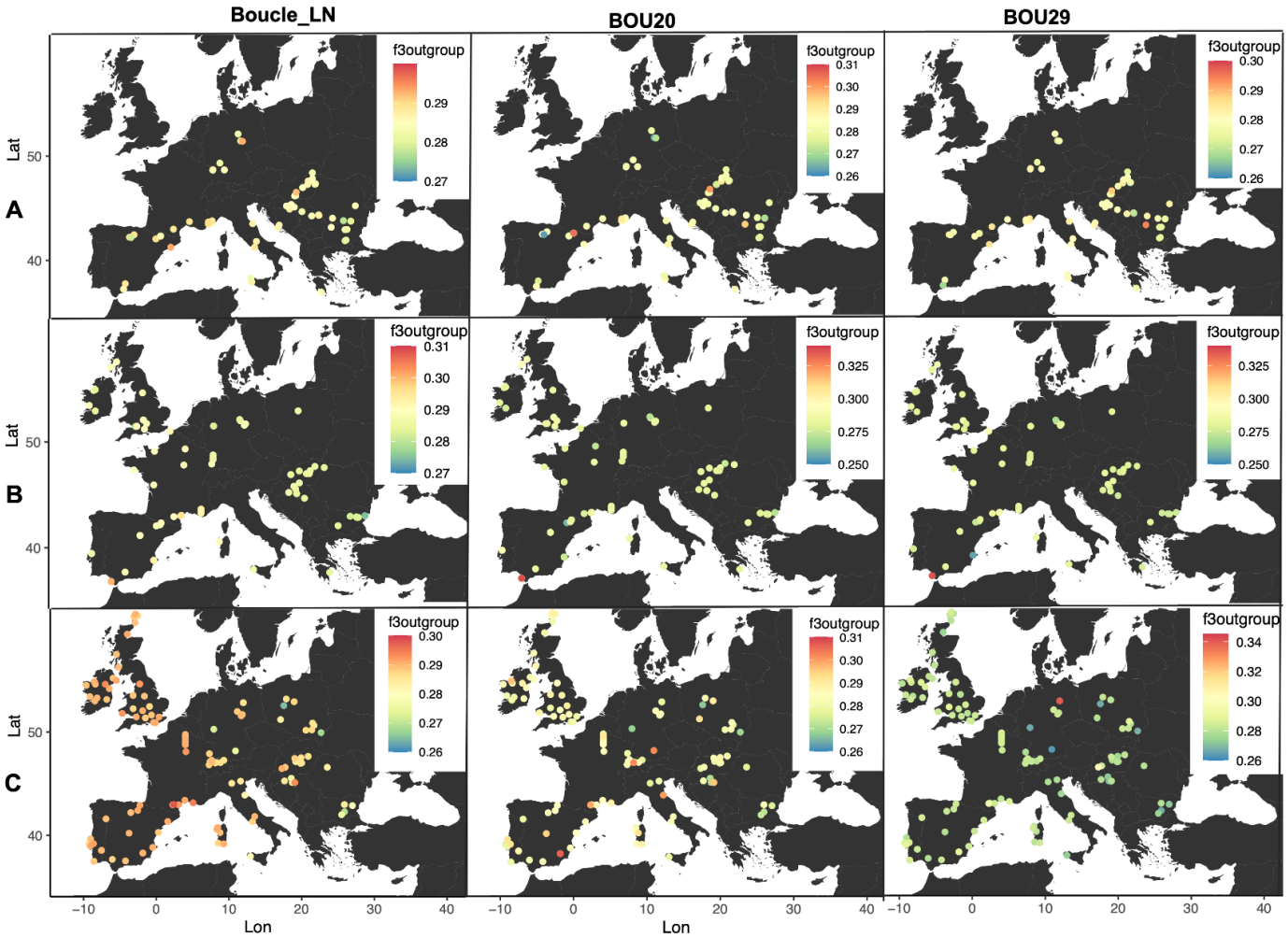


Figure C19 : Affinités génétiques des individus de l'Aven de la Boucle avec les autres groupes néolithiques européens sur la base des résultats des f3(Mbuti; BOU, test) en utilisant pour « test » les groupes européens A) entre ~5 600 et 4 800 BCE, B) entre ~4 800 et 3 600 BCE et C) entre ~3 600 et 2 500 BCE. Nous avons confronté chaque "test" au groupe néolithique « Boucle_LN » et aux outliers BOU20 et BOU29 (Table 11).

Figure C19: Map presenting the genetic affinities of the Aven de la Boucle individuals with European Neolithic groups based on outgroup-f3 test of the form f3(Mbuti; BOU, test) using as "test" Neolithic groups A) between ~5,600 and 4,800 BCE B) between ~4,800 and 3,600 BCE and C) between ~3,600 and 2,500 BCE as test for Boucle_LN and outlier individuals BOU29 and BOU20. (Table 11).

VIII. qpWave

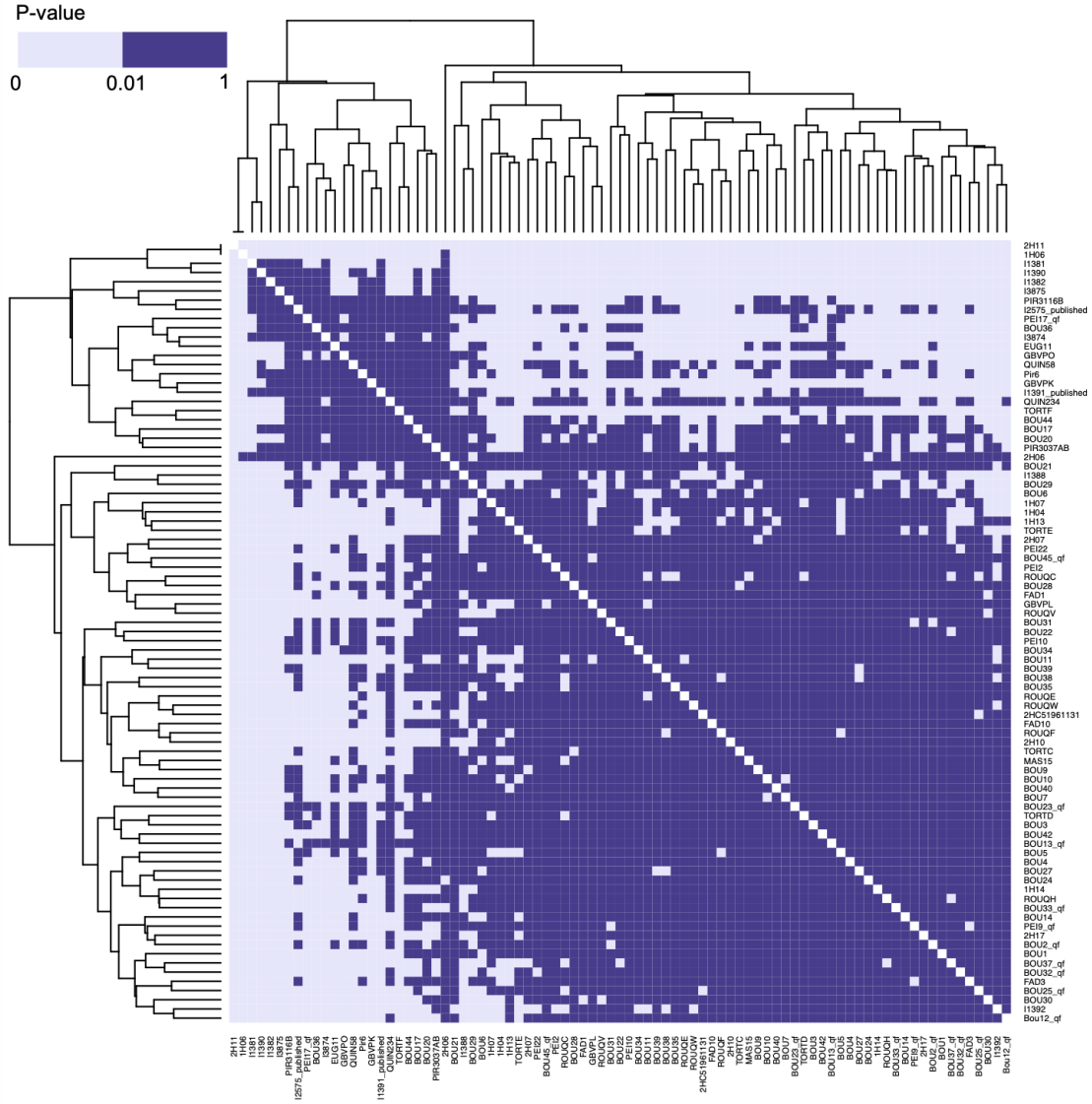


Figure C20 : Analyse qpWave confrontant par paire les individus du sud de la France datés du Néolithique récent – Néolithique final. Les résultats sont représentés sous forme de heatmap, lorsque deux individus ne forment pas un clade ils sont indiqués par la couleur gris clair (p-values <0.01 ; Fernandes et al., 2020). La matrice des résultats est indiquée dans la Table 11.

Figure C20: Pairwise qpWave analysis to group individuals from Southern France Late Neolithic sites. Groupings represented by light purple color squares correspond to p-values below 0.01 and were rejected based on Fernandes et al., 2020. Matrix details are provided in Table 11.

IX. Analyses ROH – *ROH analyses*

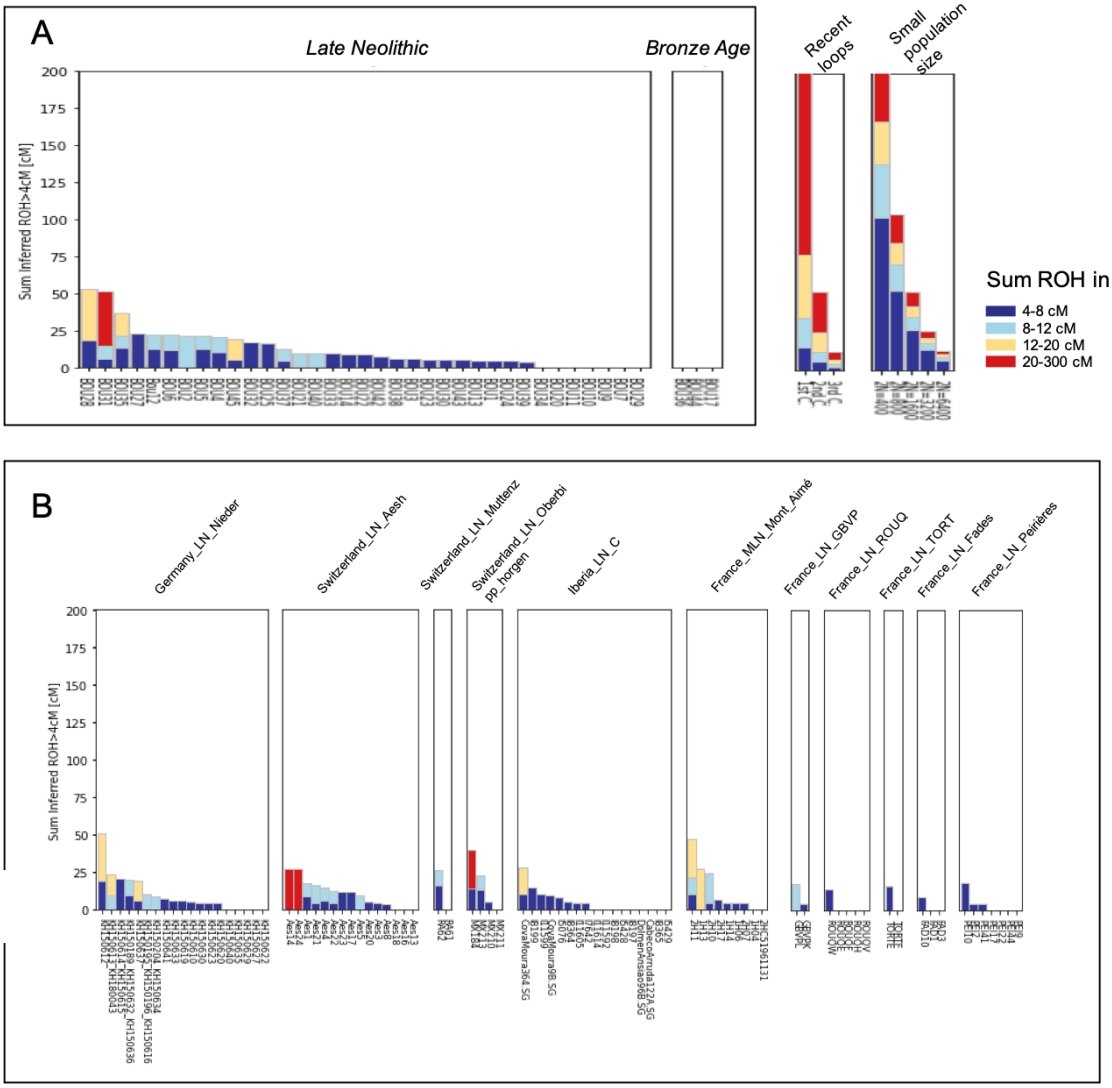


Figure C21 : Résultats des analyses ROH A) Runs of homozygosity (ROH) sur les 37 individus de l'Aven de la Boucle datés du Néolithique et de l'Âge du Bronze B) ROH sur des individus du Néolithiques final (3 600-2 500 BCE) d'Europe occidentale (Table 16, Ringbauer et al., 2021).

Figure C21: ROH on Late Neolithic (3,600-2,500 BCE) groups from Western Europe A) Runs of homozygosity (ROH) in 37 Late Neolithic and Bronze Age individuals from the Aven de la Boucle. B) ROH a subset of ancient individuals from Western Europe originating from Late Neolithic contexts (Table 16, Ringbauer et al., 2021).

Annexes D – Partie 4 – Chapitre 3 : Caractérisation génomique des populations du Languedoc à l'Âge du Bronze

I. Contextes archéologiques et échantillons, Quinquiris (Castelnaudary, Aude) – Cinq fosses mortuaires de l'Âge du Bronze

	Sector 7								Sector 5		Total	%
	SP7035		SP7038		SP7039		SP7114		SP5010			
0			1								1	
[1-4]			1				1		1		3	
[1-4][5-9]	1		1								2	
[5-9]			1				1		1		3	
[5-9][10-14]	1		2		1		1				5	
[10-14]	1										1	
[10-14] [15-19]												
[15-19]												
Total immature	3	33.3%	6	66.7%	1	20%	3	50%	2	50%	15	45.5%
[15-19][20-99]	5		2		4		1		2		14	
[20-99]	1		1				2				4	
Total adults	6	66.7%	3	33.3%	4	80%	3	50%	2	50%	18	54.5%
Total	9		9		5		6		4		33	100%

Tableau D1 : Répartition du nombre d'individus par classe d'âge observé au sein de chaque fosse (extrait du Rapport de fouille A. Alcantara).

Table D1: Number of individuals by age class within each pit at Quinquiris (modified from the excavation report A. Alcantara).

The generally poor state of bones preservation has greatly hampered observations regarding osteological sex on adult-sized individuals; therefore conducting primary sexual diagnosis on coxal bones was only possible for two individuals. As a result, one individual belonging to pit SP7114 (anatomical proximity 4) was identified as male and another individual, belonging to pit SP7038 was identified as female.

SP7038

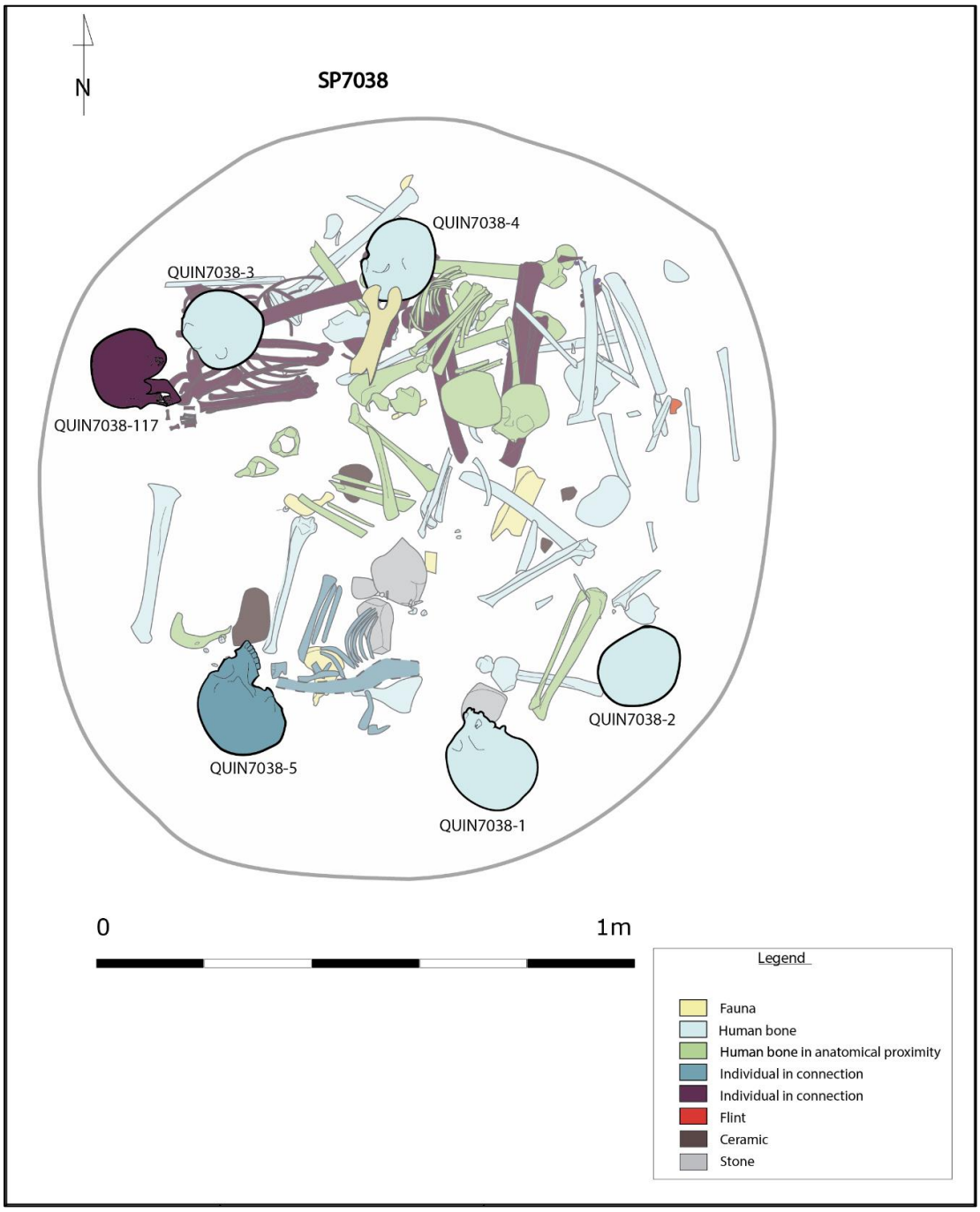


Figure D1 : Relevé de SP7038, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10).

Figure D1: Drawing of SP7038, human remains targeted for aDNA analysis are highlighted with corresponding sample ID (full colors and thick trait). Drawing by C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modified by A.Arzelier (scale 1/10).

SP7114

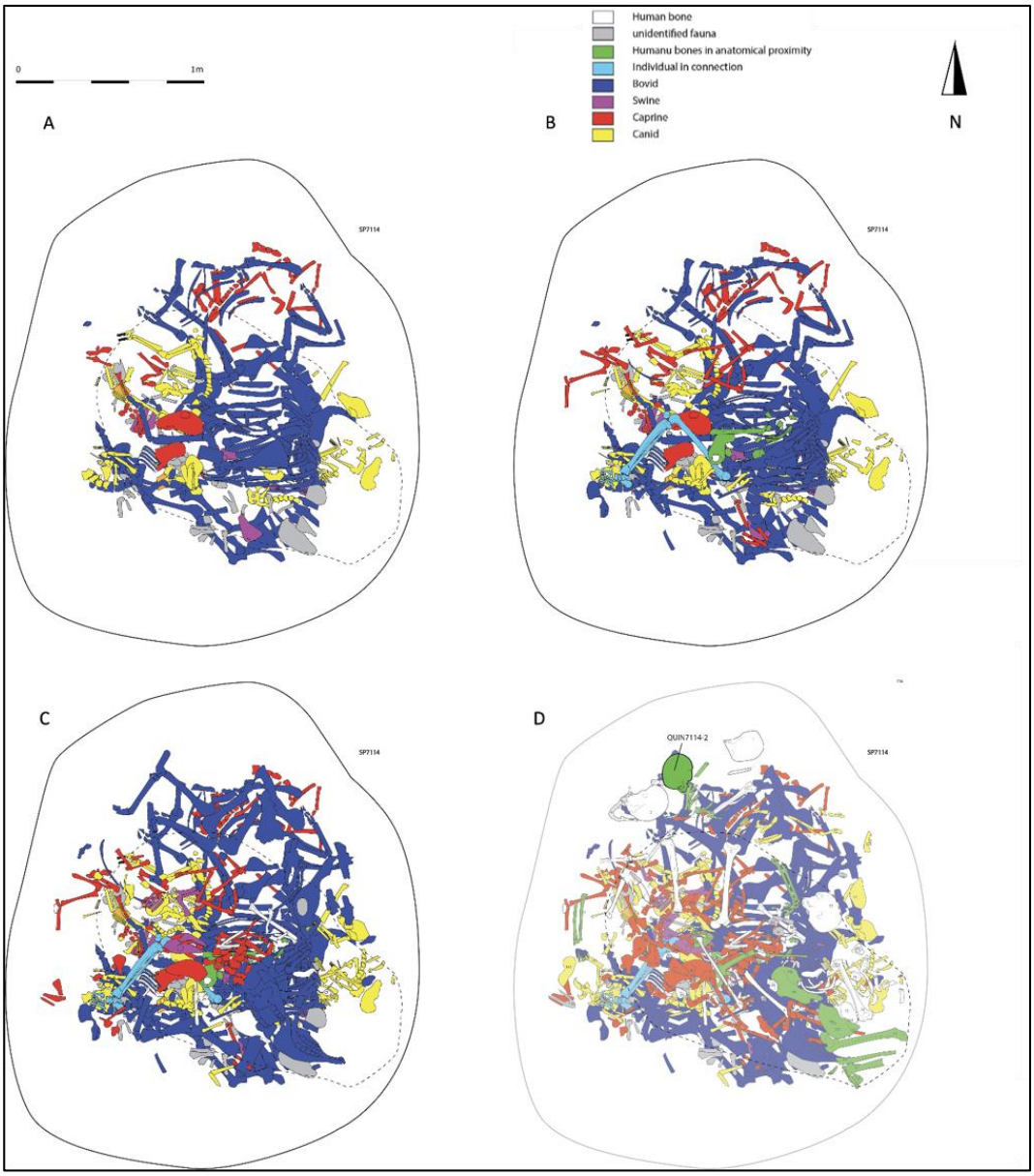


Figure D2 : Relevé de SP7114, A) Dépôts de faune pendant les trois premières phases d'utilisation (D15-D7) B) Phase 4 correspondant aux premiers dépôts humains (D6-5) C) Phase 5 correspondant à un dépôt de faune surmontant les restes humains (D4-D3) D) Phases finales au cours desquelles les restes humains recouvrent les dépôts précédents, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10).

Figure D2: Drawing of SP7114, A) Fauna deposits during the first three phases of utilization of the pit (D15-D7) B) Phase 4 corresponding to the first deposit of human remains (D6-5) C) Phase 5 corresponding to additional fauna deposits over the human remains (D4-D3) D) Final phases of utilization during which several human remains were placed over the previous deposits, human remains targeted for aDNA analysis are highlighted with corresponding sample ID (full colors and thick trait, D2-D1). Drawing by C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modified by A.Arzelier (scale 1/10).

SP7035

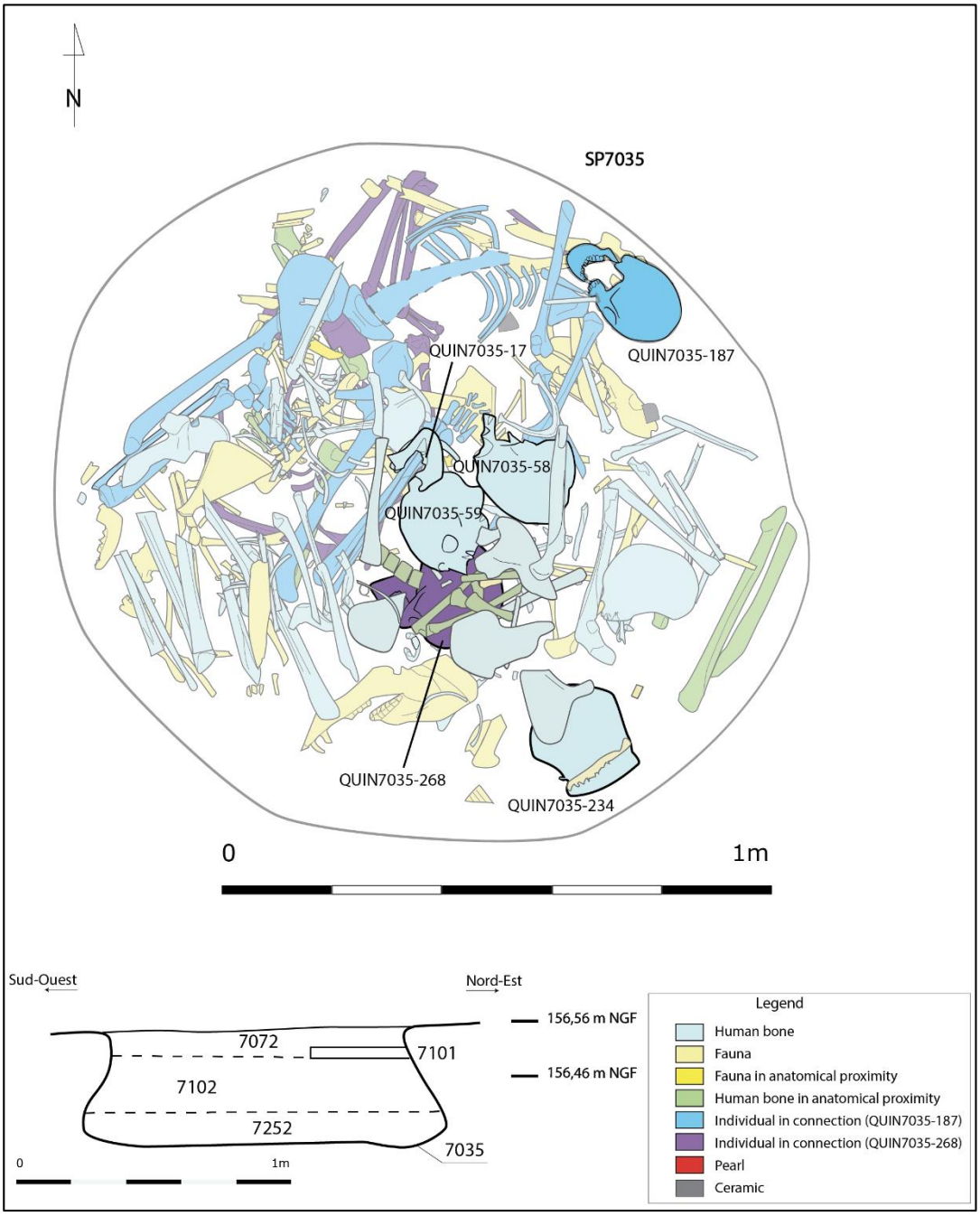


Figure D3 : Relevé de SP7035, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10).

Figure D3: Drawing of SP7035, human remains targeted for aDNA analysis are highlighted with corresponding sample ID (full colors and thick trait). Drawing by C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modified by A.Arzelier (scale 1/10).

SP7039

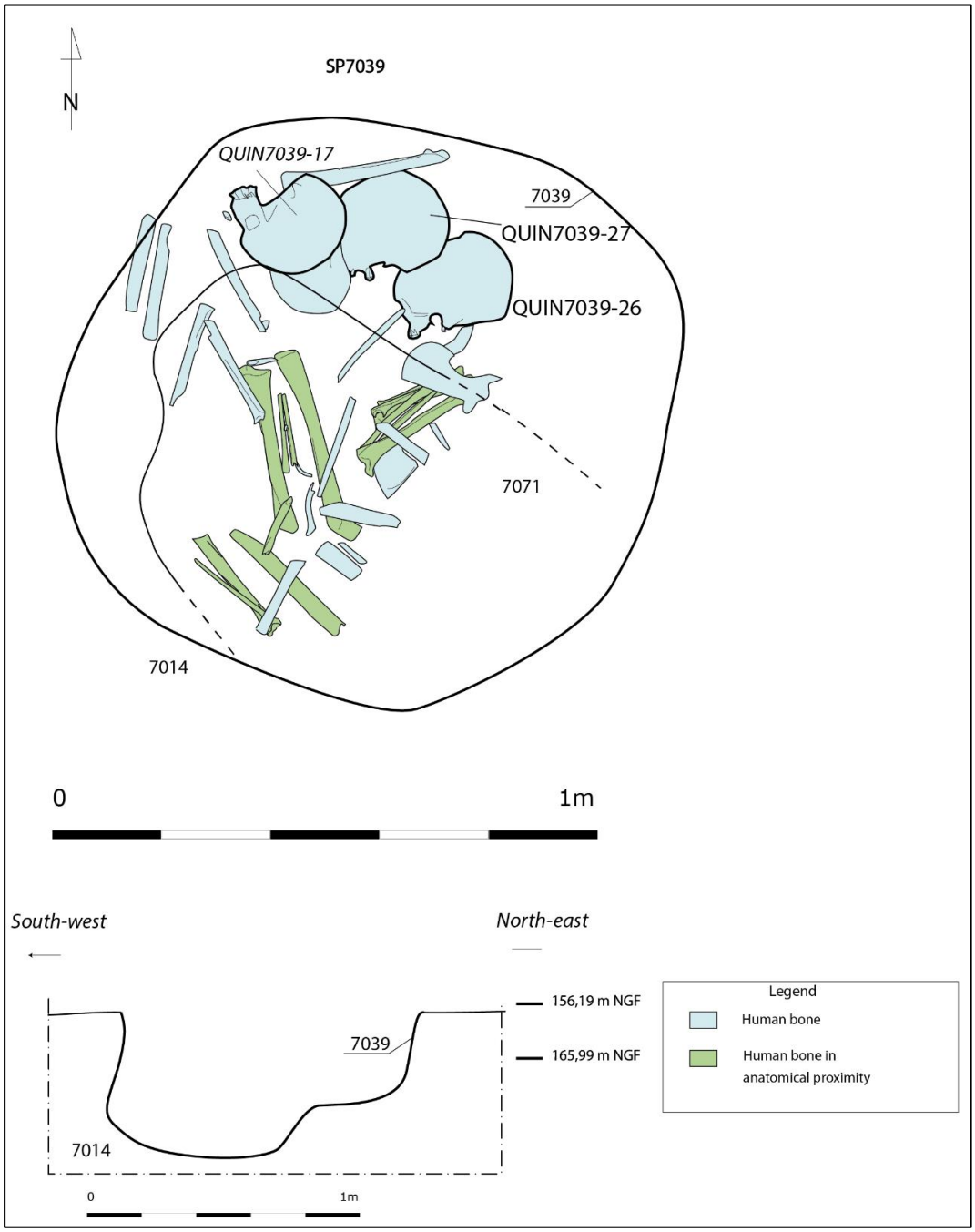


Figure D4 : Relevé de SP7039, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10).

Figure D4: Drawing of SP7039, human remains targeted for aDNA analysis are highlighted with corresponding sample ID (full colors and thick trait). Drawing by C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modified by A.Arzelier (scale 1/10).

SP5010

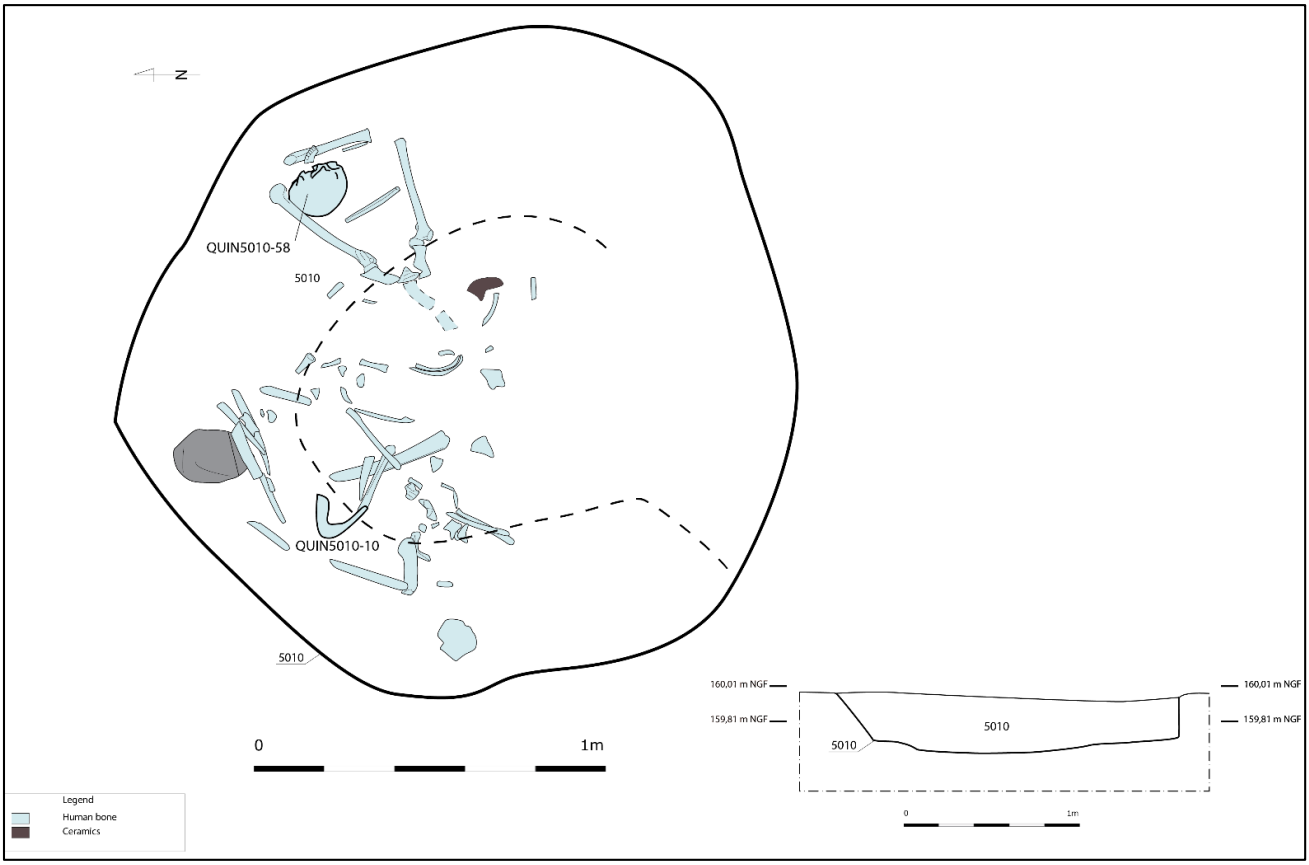


Figure D5 : Relevé de SP5010, les restes humains ciblés pour analyse ADN sont mis en avant et accompagnés de leur numéro d'échantillon (couleur pleine et trait gras). DAO de C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modifié par A.Arzelier (échelle 1/10).

Figure D5: Drawing of SP5010, human remains targeted for aDNA analysis are highlighted with corresponding sample ID (full colors and thick trait). Drawing by C. Rousseau (ARCHEODUNUM), modified by A.Arzelier (scale 1/10).

II. **Étude des relations de parenté pour Quinquiris –** *Biological Relatedness analysis of Quinquiris*

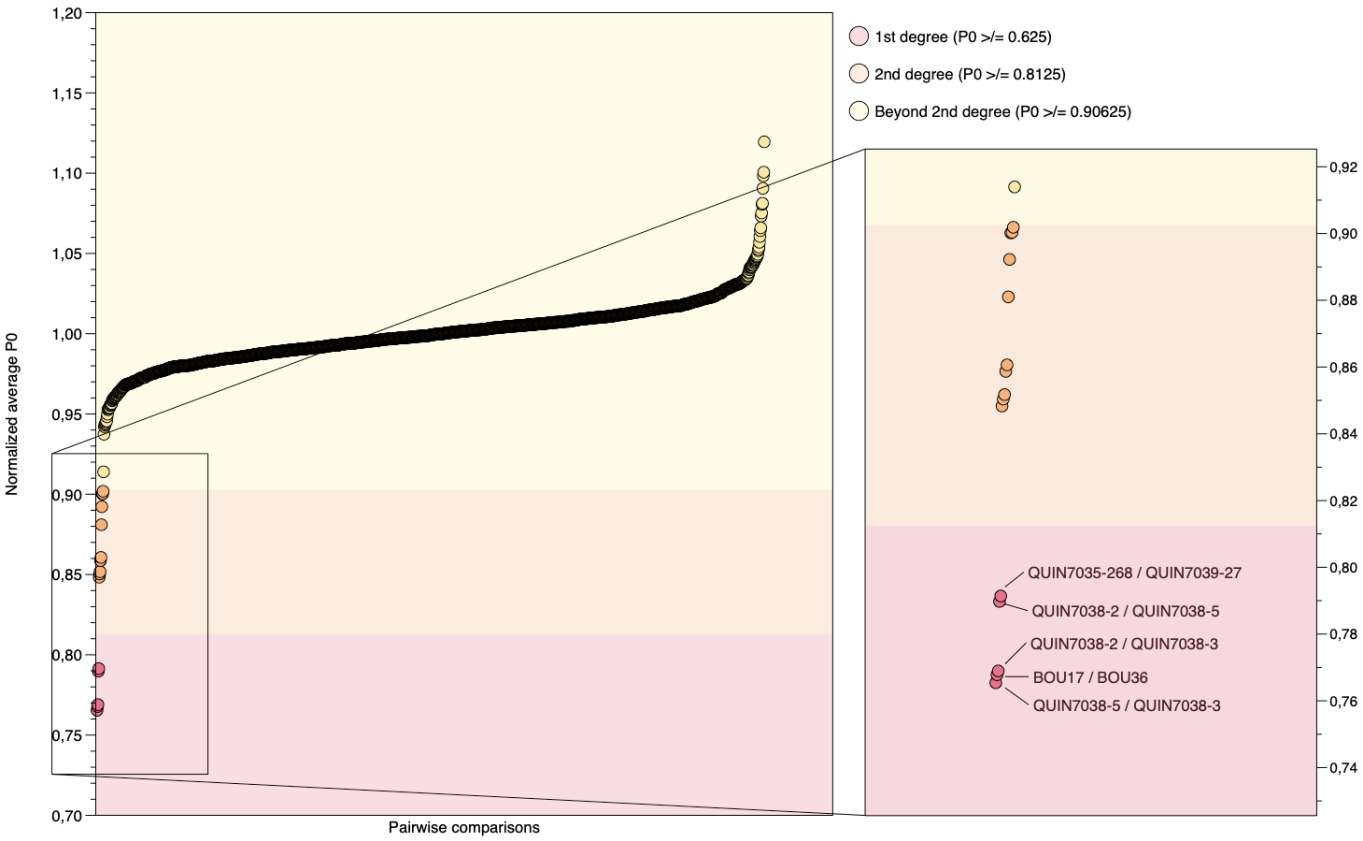


Figure D6 : Analyse des relations de parenté avec READ (Monroy Kuhn et al., 2018) présentant la distribution des valeurs de normalised P0 pour 56 individus du Néolithique Final et de l'Âge du Bronze (1540 paires d'individus comparées). Les plages de couleurs indiquent les limites de P0 considérées par READ pour estimer les degrés de parenté (1er degré P0>/= 0.625 ; second degré P0 >/= 0.8125 ; « non-apparenté » >/= 0.90625).

Figure D6: Biological relatedness explored through READ (Monroy Kuhn et al., 2018) showing the distribution of normalised P0 values for 56 LN and BA individuals (1540 pairs). Coloured sectors indicate P0 thresholds considered by READ to estimate the degree of genetic relatedness (1st degree P0>/= 0.625; 2nd degree P0 >/= 0.8125; « unrelated » >/= 0.90625).

Figure D7 : Résultats des analyses des relations de parenté pour 17 individus de Quinquiris, comparaison des HRC pour 136 paires d'individus via TKGWV2.

Figure D7: Results of biological relatedness analysis for 17 individuals originating from Quinquiris, pairwise comparisions of HRC (136 pairs) through TKGWV2.

III. qpWave

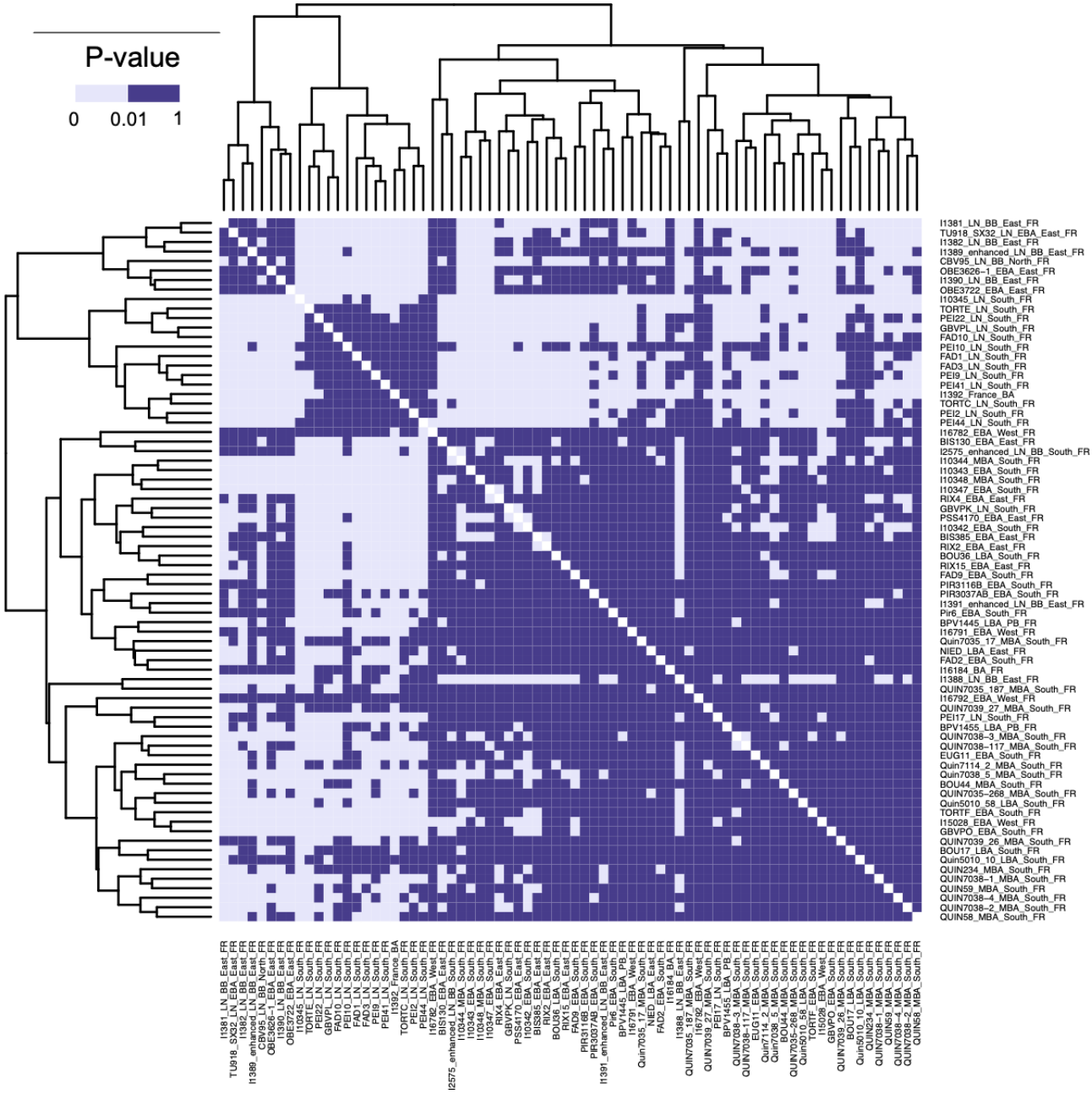


Figure D8 : Résultats des analyses qpWave, heatmap de comparaison par paires de 74 individus français datés entre 3 000 et 800 BCE. Le modèle d'un clade formé par deux individus a été conservé uniquement pour des p-values > 0.01 (violet), dans le cas contraire, le modèle est rejeté (gris).

Figure D8: Heatmap showing the results of pairwise qpWave analysis for 74 individuals from France ranging dates between 3,000 BCE and 800 BCE. Models of cladality between individuals were supported when the pairwise comparison produced p-value > 0.01 (purple), otherwise the models were rejected (gray).

IV. **F-statistiques –** *F-statistics*

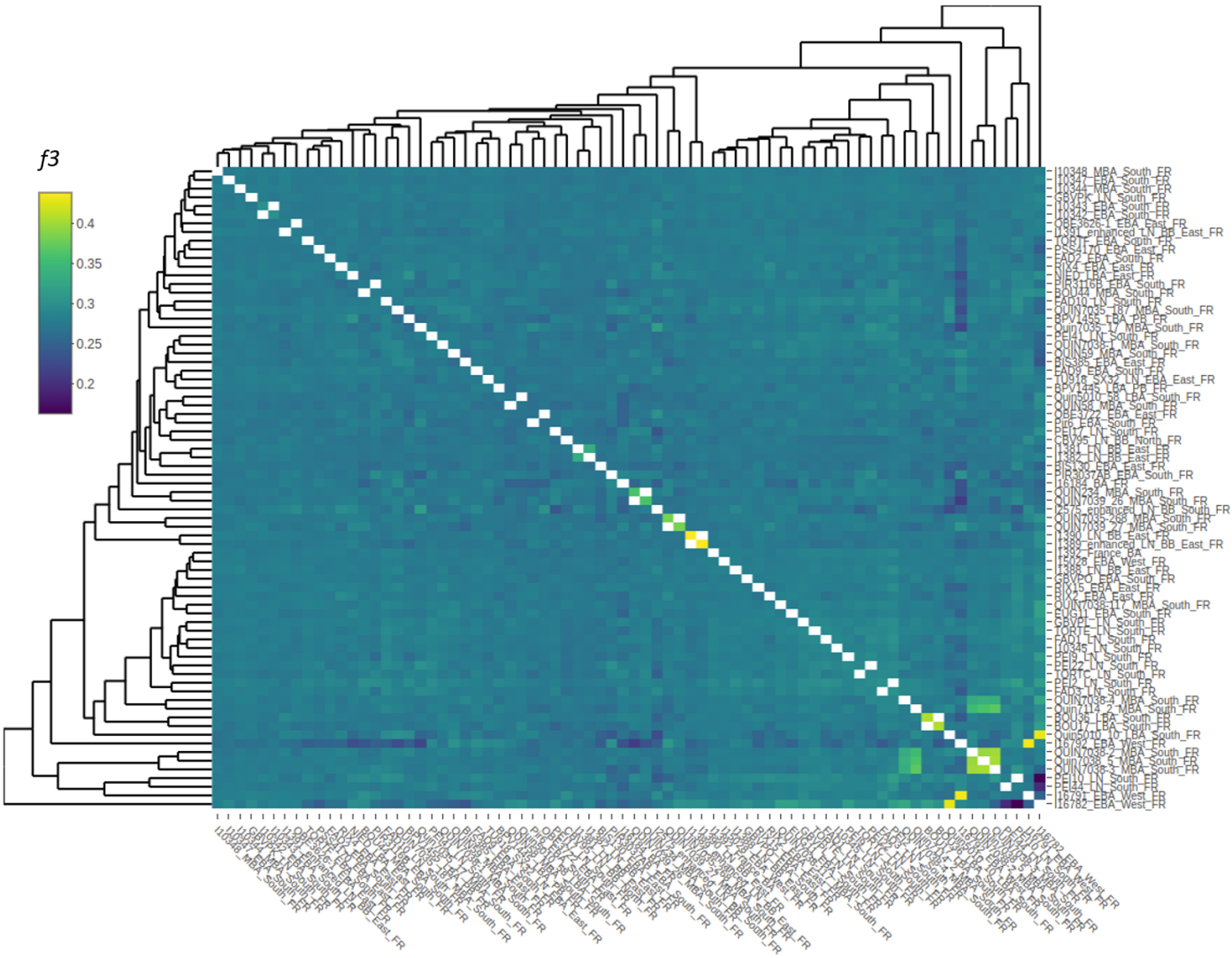


Figure D9 : Résultats des analyses outgroup-f3 incluant 74 individus français datés entre 3 000 et 800 BCE. Les valeurs de f3 entre paires d'individus sont plotées en heatmap.

Figure D9: Heatmap showing the results of pairwise outgroup-f3 statistics, iterating between 74 individuals from France ranging dates between 3,000 BCE and 800 BCE.

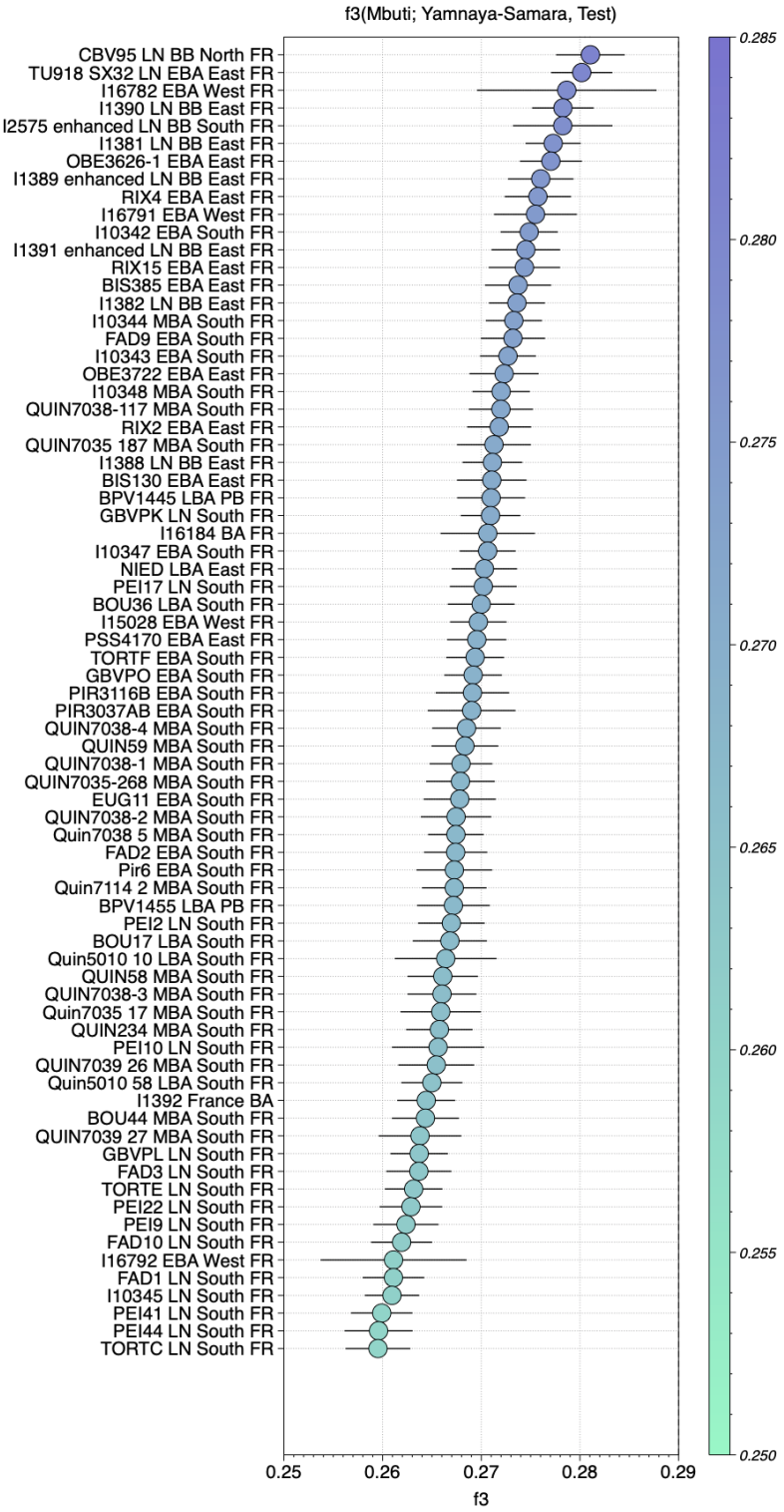


Figure D10 : Test outgroup-f3 de la forme f3(Mbuti ; Yamnaya-Samara, Test).

Figure D10: Outgroup-f3 of the form f3(Mbuti; Yamnaya-Samara, Test).

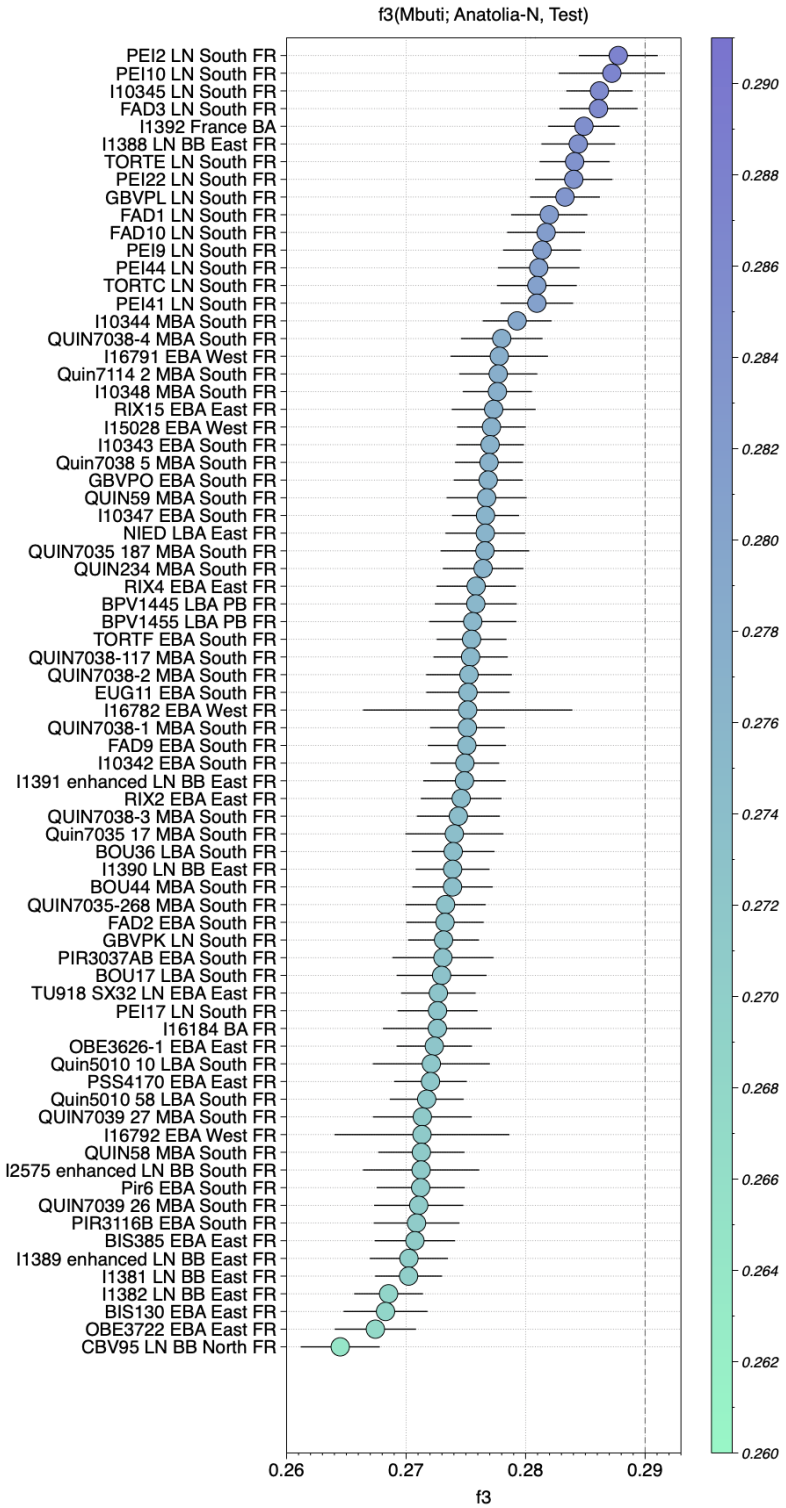


Figure D11 : Test outgroup-f3 de la forme f3(Mbuti ; Anatolia N, Test).

Figure D11: Outgroup-f3 of the form f3(Mbuti; Anatolia N, Test).

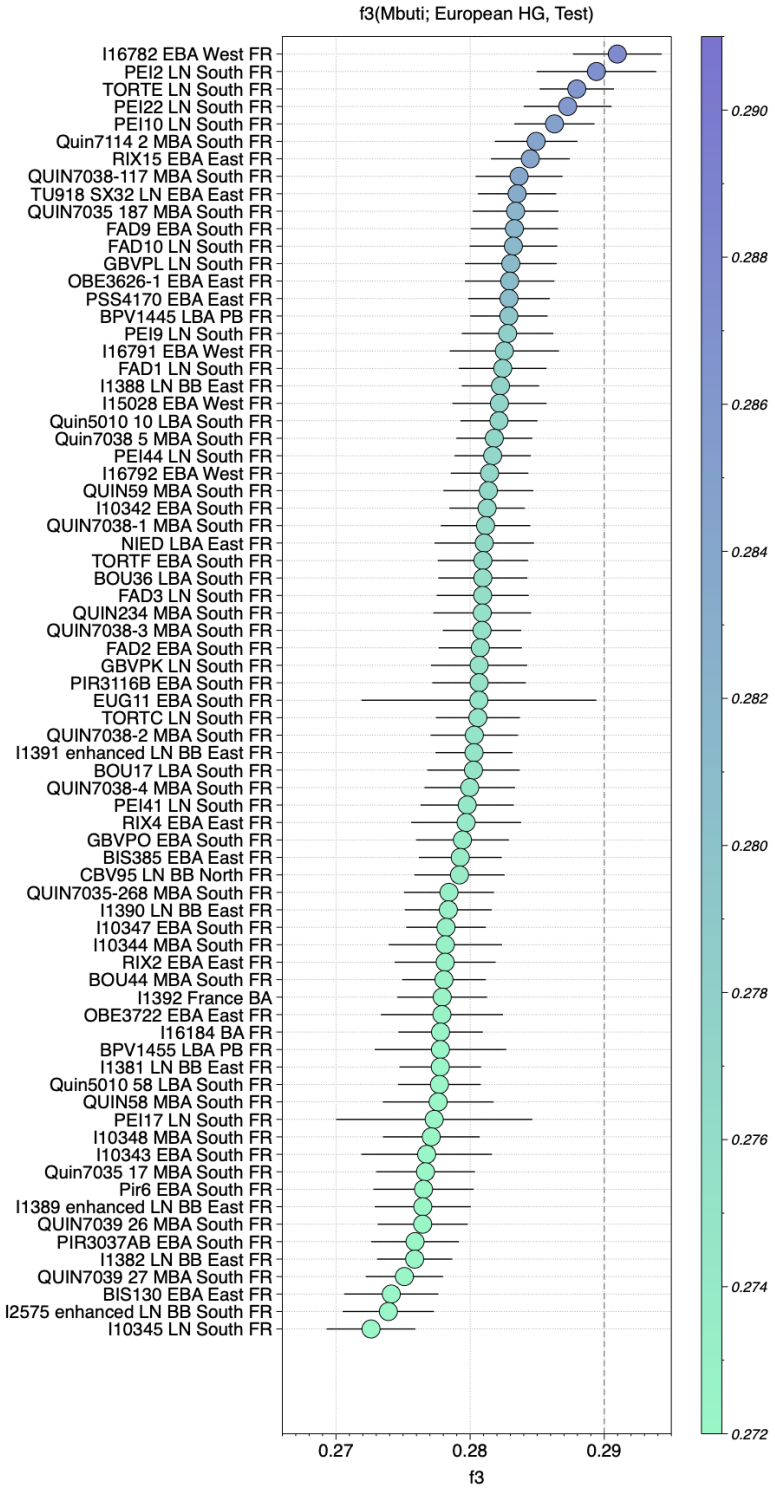


Figure D12 : Test outgroup-f3 de la forme f3(Mbuti ; European HG, Test).

Figure D12: Outgroup-f3 of the form f3(Mbuti; European HG, Test).

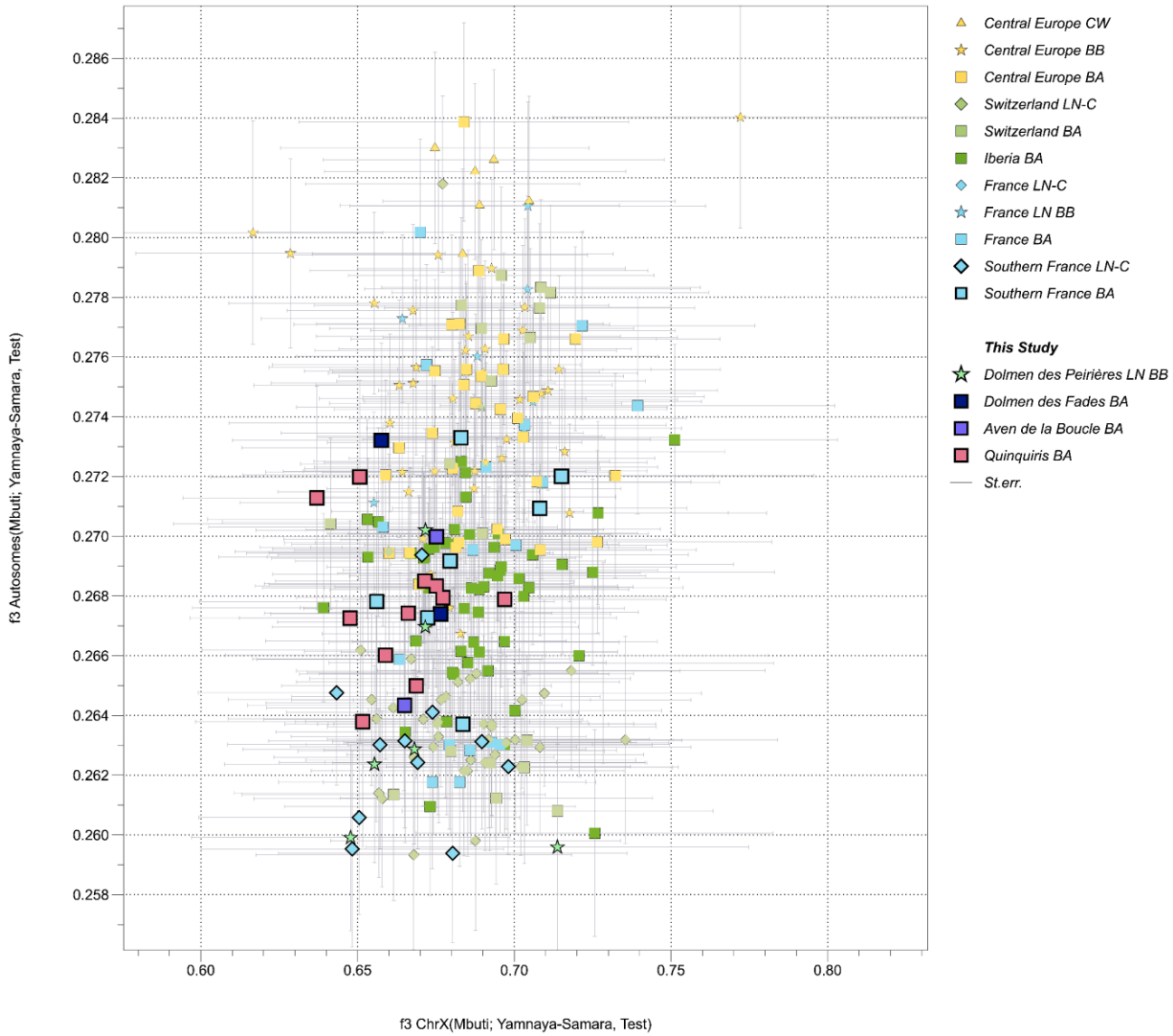


Figure D13 : Test outgroup f3 de la forme f3-autosomes(Mbuti ; Yamnaya-Samara, Test) et f3-chromosomeX(Mbuti ; Yamnaya-Samara, Test). Seuls les individus présentant plus de 2000 SNPs sur le chromosome X sont représentés (Table 10).

Figure D13: Outgroup f3 of the form f3-autosomes(Mbuti; Yamnaya-Samara, Test) and f3-Xchromosome (Mbuti; Yamnaya-Samara, Test). Only individuals presenting more than 2000 SNPs on the X chromosome are plotted (Table 10).

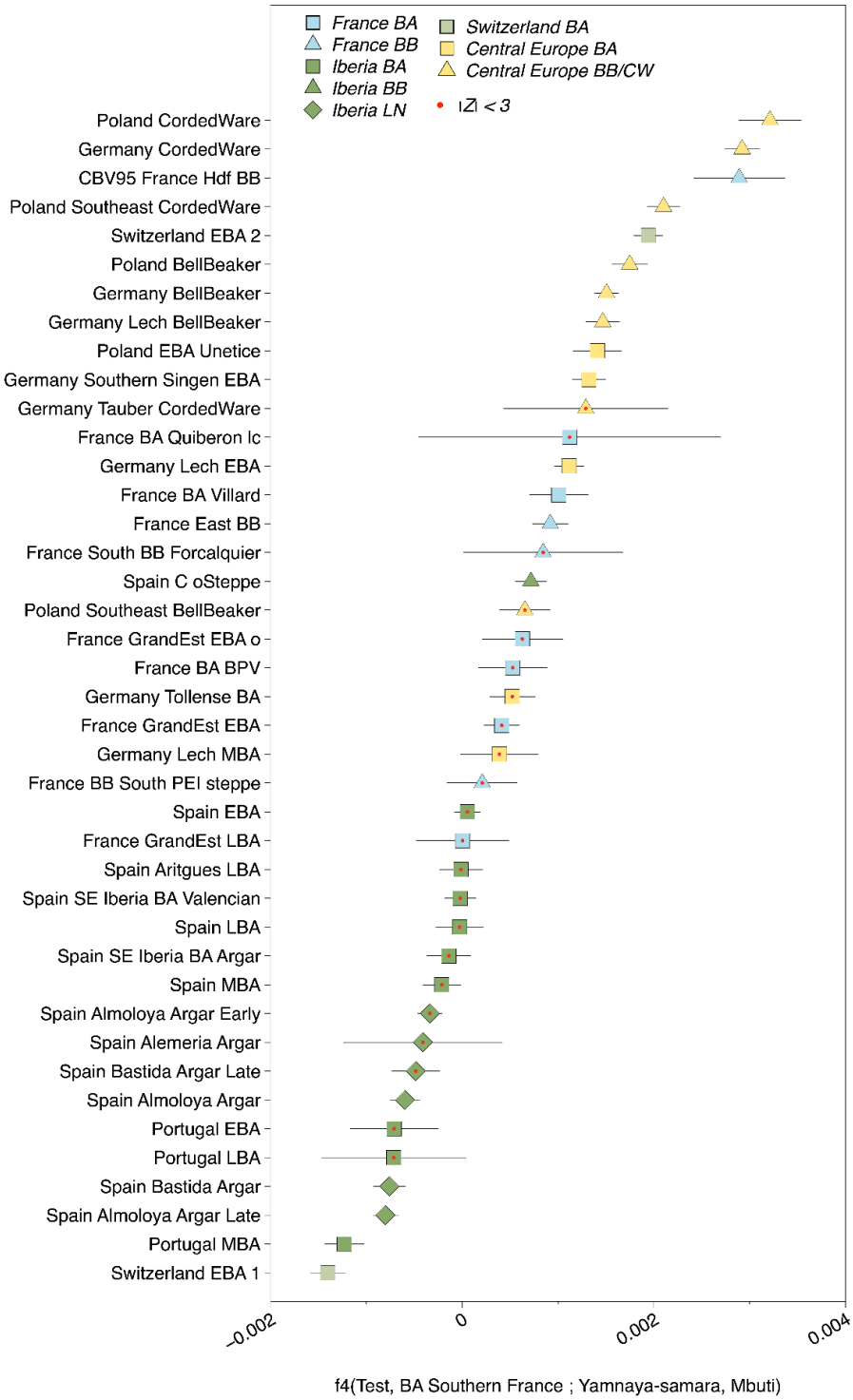


Figure D14 : Test F4 de la forme f4(Test, BA Southern France ; Yamnaya-Samara, Mbuti).

Figure D14: F4-statistics of the form f4(Test, BA Southern France; Yamnaya-Samara, Mbuti).

V. ROH

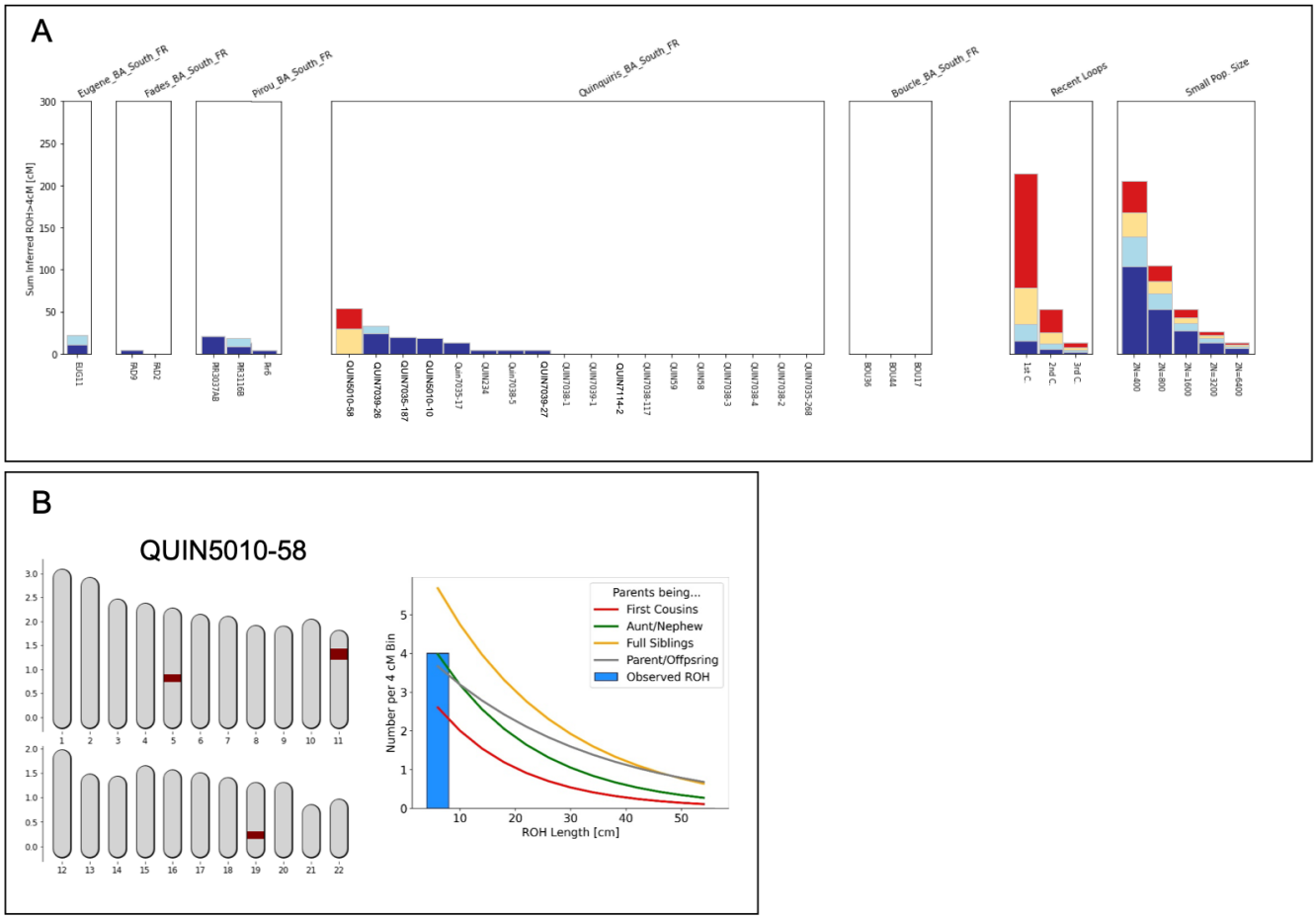


Figure D15 : Résultats des analyses ROH (Runs Of Homozygocity) avec HapROH (Ringbauer et al., 2021). A) Somme des ROH identifiés sur 28 individus de l'Âge du Bronze du sud de la France B) position et taille des fragments homozygotes sur le caryotype de QUIN5010-58.

Figure D15: Results of ROH analysis (Runs of Homozygocity) through HapROH (Ringbauer et al., 2021). A) Sum of ROH recovered on 28 Bronze Age individuals from Southern France. B) Distribution and size of ROH on the karyotype of sample QUIN5010-58.

VI. ADMIXTURE

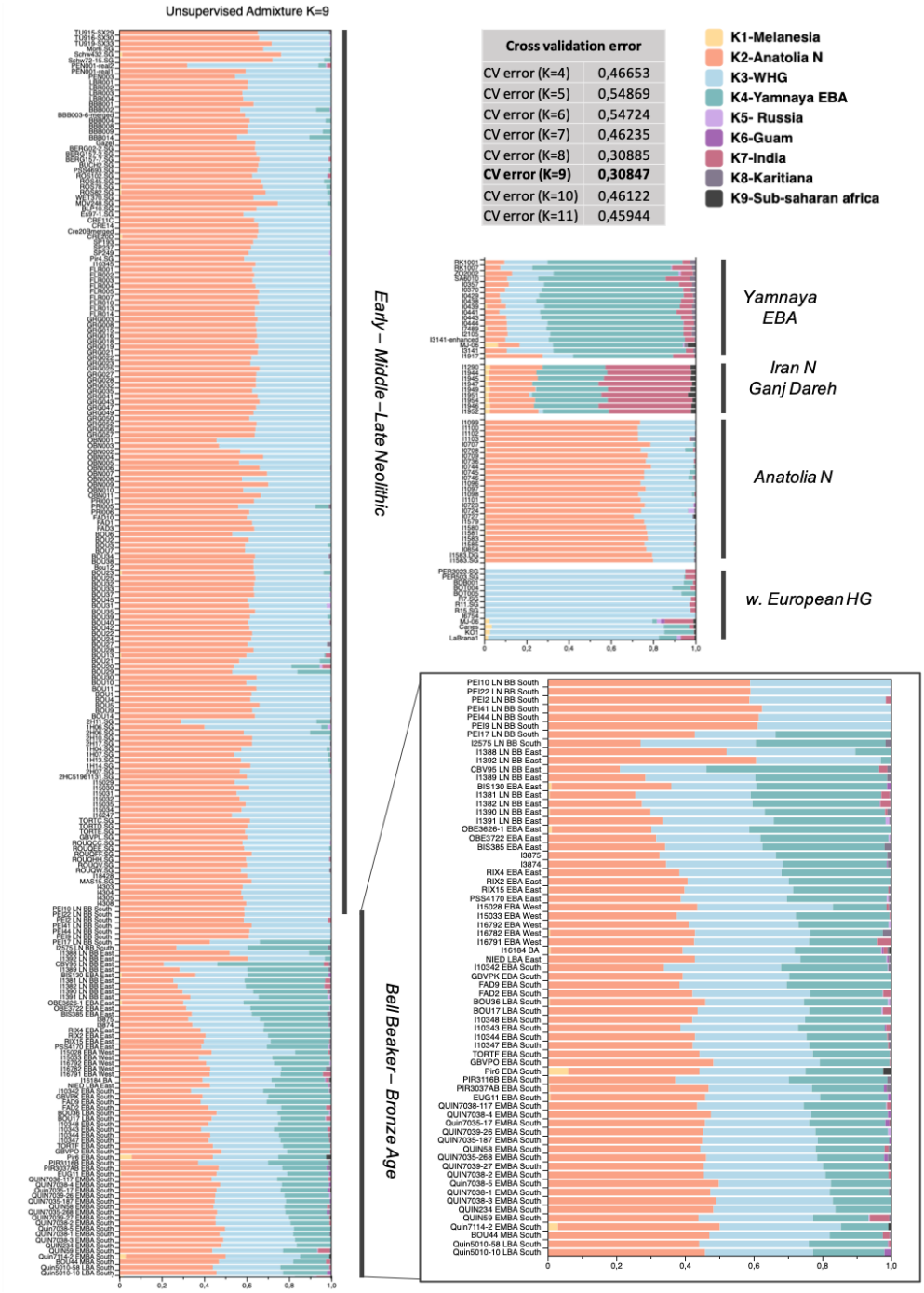


Figure D16 : Résultats des analyses de clusters ADMIXTURE pour K=9 (Table 16). Les résultats modélisent ici des individus français du Néolithique et de l'Âge du Bronze ainsi qu'un set d'individus anciens permettant d'illustrer les principales composantes génétiques représentées.

Figure D16: Results of ADMIXTURE analysis for K=9 (Table 16). The results illustrate Neolithic and Bronze Age individuals from France and a subset of ancient individuals in which the principle genetic components represented are maximized.

Migrations et fonctionnements des groupes humains entre le Néolithique et l'Âge du Bronze dans le sud de la France : Apports de la Paléogénomique

À travers une approche paléogénomique multiscalaire, ce travail vise à étudier la diversité génétique des groupes humain du sud de la France entre le Néolithique et l'Âge du Bronze au regard des transformations culturelles identifiées dans le registre archéologique. Dans une optique de documentation régionale et diachronique, cette étude a été construite autour d'un intervalle chronologique large, s'étendant entre le VIe et le IIe millénaire avant notre ère, et d'une aire spatiale circonscrite à la région Occitanie. Nous nous sommes ainsi intéressés à un corpus de 11 sites archéologiques, totalisant 184 restes humains analysés et permettant d'obtenir des données génomiques pour 78 individus. Grâce à une approche populationnelle, nous avons pu discuter des transformations des pools génétiques et dynamiques populationnelles identifiées à la fois au cours de la transition mésolithique-néolithique et au cours du IIIe millénaire avant notre ère. Nos résultats renforcent la dichotomie entre les courants de néolithisation continental et méditerranéen. La diffusion néolithique méditerranéenne semble, en effet, associée à des groupes de taille plus restreinte, se démarquant par des phénomènes de métissages récurrents avec les groupes mésolithiques. L'examen de la variabilité génétique régionale entre la seconde phase de néolithisation et la première moitié du IIIe millénaire avant notre ère illustre également une relative continuité génétique au sein des groupes du sud de la France, indépendamment des transformations culturelles documentées. À partir de la seconde moitié du IIIe millénaire, une ancestralité génétique nouvelle issue des steppes pontiques se diffuse plus largement en Europe de l'Ouest. Nos résultats complètent et confortent les observations précédentes à l'échelle de l'Europe occidentale, signalant une diffusion plus tardive et moins marquée dans le sud de la France de cette ancestralité génétique. Parallèlement, nous avons également caractérisé la diversité génétique des groupes étudiés à l'échelle des ensembles sépulcraux, afin d'enrichir la compréhension du fonctionnement social de ces communautés et leurs pratiques funéraires. Nous avons par exemple pu explorer le potentiel d'une approche archéogénomique multidisciplinaire, et son application aux contextes sépulcraux collectifs. Dans ce cadre, nous avons ainsi combiné données génomiques, données archéo-anthropologiques et modélisations bayésiennes à partir des dates radiocarbone afin de mener une documentation extensive de la cavité sépulcrale Néolithique récent de l'Aven de la Boucle (Corconne, Gard). Les analyses ont notamment révélé l'existence d'un système patrilinéaire avec une nette corrélation entre l'appartenance à un lignage paternel spécifique et l'accès à la sépulture. En passant par plusieurs échelles de résolution, l'ensemble de nos résultats amorce le comblement d'une lacune temporelle et spatiale pour les groupes du sud de la France entre le VIe et le Ier millénaire avant notre ère et souligne le potentiel d'une approche paléogénomique pluridisciplinaire et locale, permettant ainsi une meilleure appréhension des contextes funéraires régionaux.

Mots clés : Paléogénomique, Pratiques funéraires, Néolithique, Âge du Bronze, Migrations, Fonctionnement social

Migration and social organization of human groups between the Neolithic and the Bronze Age in Southern France: a view from palaeogenomics

Through a multiscale paleogenomic approach, this study aims to document the genetic diversity of human groups in Southern France from the Neolithic to the Bronze Age in relation to the cultural transformations highlighted in the archaeological record. With a regional and diachronic perspective, this study was built around a broad chronological range, spanning from the VIth to the IInd millennium BCE, and a spatial area restricted to the Occitanie region. We focused on a corpus of eleven archaeological sites, totaling 184 analyzed human remains and providing genomic data for 78 individuals. We conducted a population-based approach, documenting regional genetic variability between the Neolithic and the Bronze Age. This allowed us to discuss the transformations in genetic pools and population dynamics identified during both the Mesolithic-Neolithic transition and the IIIrd millennium BCE. Our results reinforce the dichotomy between Continental and Mediterranean Neolithization waves. Mediterranean Neolithic diffusion appears to be associated with smaller groups, characterized by recurrent admixture with Mesolithic groups. The observation of regional genetic variability between the second phase of Neolithization and the first half of the IIIrd millennium BCE also illustrates a relative genetic continuity within the groups of southern France, despite cultural transformations. From the second half of the IIIrd millennium BCE, a different genetic ancestry originating from the Pontic steppes spreads more widely in Western Europe. Our results complement and support previous observations made at the scale of Western Europe, pointing to a later and less pronounced diffusion of this genetic ancestry in Southern France. Additionally, we characterized the genetic diversity of the studied groups at the scale of funerary sites to enhance understanding of the social functioning of these communities and their funerary practices. We extensively documented the Late Neolithic burial cavity of the Aven de la Boucle (Corconne, Gard) using genomic data, archaeo-anthropological data, and Bayesian modeling based on radiocarbon dates. The analyses revealed the existence of a patrilineal system in which the association to a specific paternal lineage and the access to the burial appear to be correlated. Through multiple scales of resolution, our results initiate the filling of a temporal and spatial gap for the groups inhabiting southern France between the VIth and Ist millennium BCE, highlighting the potential of a multidisciplinary paleogenomic approach, thus enabling a better understanding of regional funerary contexts.

Keywords : Palaeogenomics, Funerary practices, Neolithic, Bronze Age, Migration, Social organization