

Toutes les revues ▼



# PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B

## BIOLOGICAL SCIENCES

 You have access Check for updates

Articles de recherche

### L'ADN ancien met en lumière les pratiques funéraires de l'enterrement collectif de la fin du Néolithique dans le sud de la France

Ana Arzelier , Harmonie De Belvalet, Marie-Hélène Pemonge, Pauline Garberi, Didier Binder, Henri Duday, Marie-France Deguilloux et Mélanie Pruvost 

Publié: 28 août 2024 <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1215>

 Historique des critiques

Review history is available via Web of Science

at <https://www.webofscience.com/api/gateway/wos/peer-review/10.1098/rspb.2024.1215>

## Abstrait

L'Aven de la Boucle (Corconne, Gard, sud de France) est un puits karstique utilisé comme sépulture collective entre 3600 et 2800 cal avant notre ère. Le site englobe les restes squelettiques d'environ 75 individus comprenant une grande majorité d'individus adultes, représentés par des restes dispersés et mélangés. À ce jour, peu d'études ont exploré le potentiel de l'ADN ancien pour aborder la documentation des sépultures collectives néolithiques, et les règles de sélection funéraire au sein de ces structures restent largement débattues. Dans cette étude, nous combinons l'analyse génomique de 37 individus avec des données archéo-anthropologiques et la modélisation bayésienne des dates au radiocarbone. Par cette approche pluridisciplinaire, nous visons à caractériser l'identité du défunt et ses relations, ainsi qu'à démêler la diversité génétique et la dynamique funéraire de cette communauté. Les résultats génomiques identifient 76 % des individus mâles du Néolithique, ce qui suggère une sélection marquée biaisée en le sexe. Les données disponibles soulignent l'importance de la parenté biologique et d'une transmission du statut social par l'intermédiaire des hommes, car l'affiliation à une lignée

masculine spécifique apparaît comme un facteur de sélection prépondérant. Les résultats génomiques plaident en faveur de dépôts de 'continu' entre 3600 et 2800 avant notre ère, réalisés par la même communauté, malgré les changements culturels reflétés par le matériau céramique.

## 1. Introduction

L'utilisation de l'enterrement collectif (i.e. le rassemblement successif de plusieurs individus au sein d'une même structure funéraire au fil du temps) est un phénomène emblématique de la seconde moitié de la période néolithique dans toute l'Europe occidentale. Dans le sud de la France, il s'est répandu au cours de la seconde moitié du quatrième millénaire avant notre ère, ce qui correspond au passage de la culture large Chasséen à l'une des diverses cultures qui ont émergé au niveau régional à la fin de la période néolithique (i.e. la culture Ferrières). Identifier la motivation sociale qui sous-tend le recours aux pratiques funéraires collectives reste un défi pour plusieurs raisons. Par exemple, la dichotomie entre monuments mégalithiques et cavités a donné lieu à des débats autour des raisons de ces choix distincts dans les lieux funéraires. Étant donné que les milieux naturels de certaines régions du sud de la France permettent aux deux types de structures de coexister, le choix du lieu appelle des arguments autres que l'opportunisme environnemental et pourrait être lié aux préférences et traditions culturelles [1–4]. Fréquemment utilisées sur plusieurs générations, les sépultures collectives sont généralement considérées comme incluant des individus d'une même communauté, symbolisant l'ascendance collective sans mettre l'accent sur les identités individuelles. Cependant, il est également suggéré que de telles sépultures auraient pu inclure des individus issus de diverses familles, servant ainsi à renforcer les liens sociopolitiques entre des groupes locaux distincts [5,6]. Ici, nous proposons une approche pluridisciplinaire alliant archéologique, données radiocarbonées et génomiques de la cavité naturelle de l'Aven de la Boucle pour documenter pour la première fois la dynamique de l'utilisation d'une sépulture collective néolithique en France.

L'Aven de la Boucle est située près de Corconne (Gard) dans le sud de la France et a été utilisée comme sépulture collective à partir de la seconde moitié du quatrième millénaire avant notre ère (figure 1, matériel supplémentaire électronique, figure C1). Le groupe des défunts est représenté par des restes épars à travers l'espace funéraire, avec peu de connexions anatomiques [7–10]. L'étude archéo-anthropologique des assemblages de l'Aven de la Boucle a démontré le dépôt primaire des morts à l'intérieur de cette cavité, avec une sélection marquée selon l'âge au décès des individus, des, affiché par l'exclusion massive des enfants.

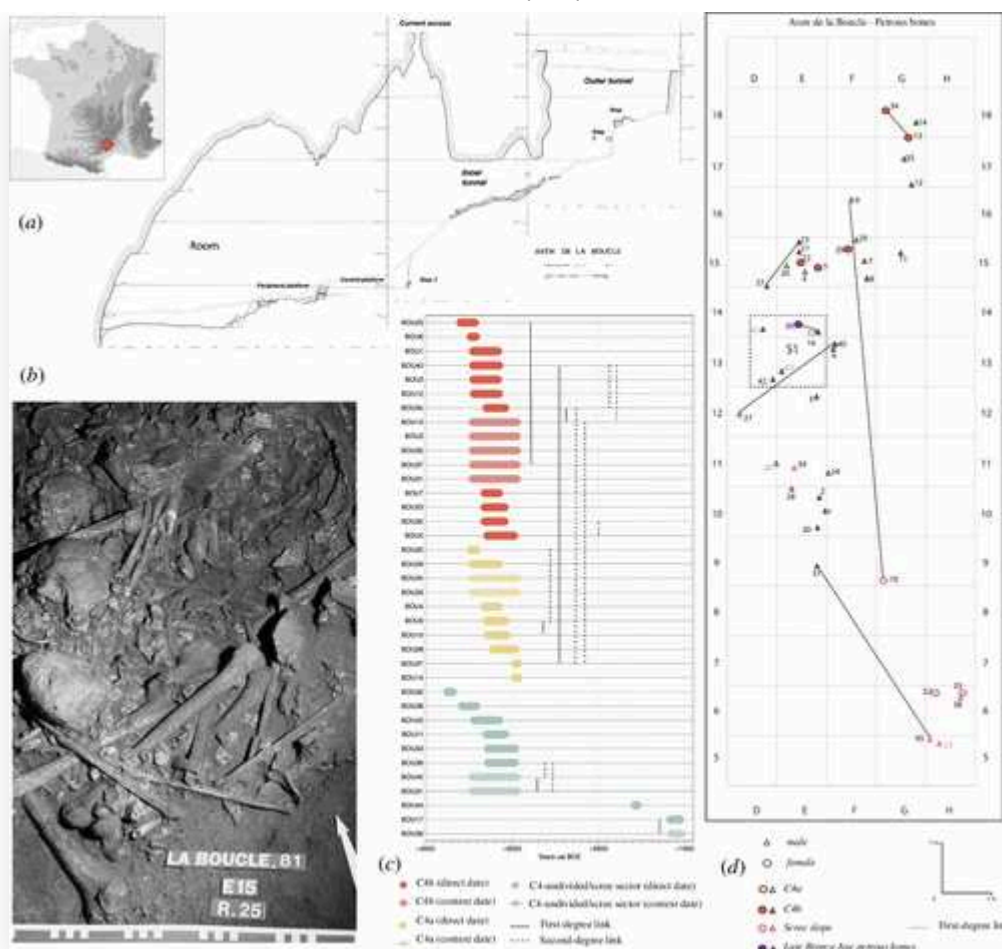


Figure 1. Description géographique et chronologique de l'Aven de la Boucle. (a) Localisation du site dans la France d'aujourd'hui et plan de coupe longitudinale de la cavité. (b) Alignements de crânes et d'os longs rassemblés en faisceaux près de la paroi ouest de la cavité, photo : H. Douday, 1981. (c) Répartition chronologique des échantillons présentant des individus directement datés et des individus datés d'une date contextuelle. Les relations biologiques entre les individus sont indiquées par les lignes complètes (premier degré) et les lignes pointillées (deuxième degré), et les couleurs indiquent les attributions stratigraphiques (matériel supplémentaire électronique, tableaux S1, S3 et S8). (d) Plan et emplacement des os pétreux échantillonnés, les échantillons sans résultats génomiques sont marqués en gris, les grilles indiquent la dénomination des secteurs excavés dans la cavité, les couleurs indiquent les attributions stratigraphiques et les relations au premier degré sont signalées par des lignes complètes.

[Télécharger figure](#) | [Ouvrir dans un nouvel onglet](#) | [Télécharger PowerPoint](#)

L'analyse quantitative des parties squelettiques a identifié un nombre minimum d'individus d'environ 75, sur la base des os calcaneés (MNI par exclusions, matériel électronique supplémentaire, figure C2), avec des preuves de la récupération de certaines parties squelettiques par les vivants [7–11]. En effet, les pièces volumineuses telles que le coxal, les restes crâniens et les os longs représentent environ 30 à 45 individus (electronic supplementary material, figure C2). Deux horizons stratigraphiques sont superposés et distingués à travers du matériel archéologique, notamment des éléments céramiques. À la base, la première correspond à une étape transitoire depuis le Final Chasséen jusqu'aux cultures de Ferrières, également désignées sous le nom de 'Recent Neolithic' ou Pre-Ferrières. La seconde appartient à la culture des Ferrières *sensu stricto* [10]. Ces occupations funéraires, qu'elles soient continues ou non, avaient lieu car la cavité était accessible par l'articulation réarrangée. Ce passage a été condamné après son utilisation à des fins funéraires, et la cavité est restée fermée jusqu'à ce qu'un puits vertical s'ouvre accidentellement. Par conséquent, la cavité a été réoccupée sporadiquement pendant la période Fontbouisse à la fin du troisième millénaire avant notre ère et la dernière de l'âge du bronze (BA) (Âge final du bronze II ; env. 1200–900 BCE) [12]. La succession de

ces principaux horizons néolithiques soulève les questions de continuité versus discontinuité des communautés utilisant la cavité et l'évolution des rites funéraires à la fin du Néolithique dans l'est du Languedoc. A l'échelle génomique, une documentation étendue sur la fin de la période néolithique fait encore défaut en France. Des études récentes à l'échelle du génome ont révélé 39 individus pour l'ensemble du territoire français, couvrant environ 3 600 à 2 000 avant notre ère [13–17]. Malgré l'hétérogénéité des contextes culturels et la variabilité des dynamiques de population documentées à cette époque transectent sur le territoire français actuel, aucune orientation locale ou microrégionale n'a été menée jusqu'à présent.

Notre étude pluridisciplinaire s'articulait autour de plusieurs axes de recherche. Dans un premier temps, nous avons pour objectif de documenter l'identité biologique du défunt et de discuter de l'enchevêtrement des résultats génomiques et des observations archéo-anthropologiques. Deuxièmement, nous avons questionné le potentiel de la combinaison d'études d'ADN ancien et de datation au radiocarbone pour déchiffrer la dynamique d'utilisation de la cavité sépulcrale, notamment en abordant la question de la continuité versus la discontinuité concernant les dépôts décédés. Dans un troisième axe de recherche, nous avons également abordé les résultats génomiques obtenus au niveau de la population en examinant comment les individus représentés à l'Aven de la Boucle s'intègrent dans le tableau régional et paneuropéen.

## 2. Résultats

### (a) Aperçu de l'ensemble de données Aven de la Boucle

Dans cette étude, nous présentons des données pangénomiques pour 37 individus de l'Aven de la Boucle, dont 10 individus précédemment séquencés de cette cavité [18]. Parmi les 37 individus analysés, 27 sont directement datés, nous rapportons 17 nouvelles dates au radiocarbone, complétant 10 dates précédemment rapportées [18] ([figure 1b](#); matériel supplémentaire électronique, tableau S3). L'ensemble de données est représenté par 34 individus néolithiques (3800–2900 BCE) et trois individus BA (electronic supplementary material, tableaux S1–S3).

Pour les analyses paléogénomiques, nous avons échantillonné 41 os pétreux laissés pour récupérer la poudre osseuse dont l'ADN a été extrait. Des bibliothèques ont ensuite été construites et des modèles de désamination post-mortem compatibles avec l'origine ancienne de l'ADN ont été examinés. Le premier criblage via un séquençage shotgun peu profond nous a permis de sélectionner des bibliothèques parmi 39 individus ayant réussi un filtrage de qualité (electronic supplementary material, tableau S2, lectures cartographiées et plus de 0,1% de l'ADN) endogène. Dix bibliothèques avec de faibles proportions de contenu en ADN endogène (0.3–13.5 %) ont été enrichies pour 1,2 million de polymorphismes mononucléotidiques (SNPs) en utilisant une capture ciblée en solution ('1240 k' SNP capture [19]), tandis que 29 bibliothèques avec des proportions satisfaisantes de teneur en ADN endogène (10.3–71.3 %) ont été sélectionnées pour le séquençage par fusil de chasse du génome entier. Après avoir exclu un individu (BOU26) avec une couverture de 0,04×, nous avons obtenu des données pangénomiques pour neuf échantillons avec une couverture moyenne comprise entre 0,08× et 2,7× ainsi que 29 génomes partiels avec une couverture comprise entre 0,05 X et 0,68 X de matériel supplémentaire (électronique, de, tableaux S1 et S2). Nous avons estimé la contamination potentielle du génome nucléaire en analysant l'hétérozygotie des sites polymorphes sur le chromosome X chez les mâles. En

supposant un seuil de contamination d'environ 5 %, nous avons exclu un individu (BOU43) des analyses aval [20].

## (b) Détermination génétique du sexe et marqueurs uniparentaux

Nous avons identifié avec confiance 8 individus femelles (XX) et 28 individus mâles (XY) (matériel supplémentaire électronique, tableau S4, figure C10). Pour deux individus supplémentaires, la détermination génétique du sexe a fourni des résultats ambigus (BOU29, Y lit le rapport 0,0287–0,0299, très probablement une femme ; BOU21 Y lit le rapport 0,0564–0,0585, très probablement male). De plus, le BOU12 individuel présentait un rapport Y/autosome de 0,84, tandis que le rapport X/autosome se situait dans la plage attendue pour un individu masculin et que la contamination par l'X était faible. Par conséquent, il est probable que cet individu portait un matériau supplémentaire (électronique de caryotype XYY, tableau S4, figure C10). Ce type d'anomalie chromosomique est connu sous le nom de syndrome 47,XYY [21]. Avec une prévalence d'une naissance sur 1 000, il s'agit d'un type de trisomie relativement rare qui peut affecter les hommes sans implications phénotypiques. Cela peut également se manifester par des symptômes tels qu'une grande stature, des troubles d'apprentissage et l'infertilité.

Des marqueurs héréditaires uniparentaux ont été identifiés à l'aide de données mitochondriales et sur les chromosomes Y (electronic supplementary material, tableaux S6–S8). Les individus Aven de la Boucle portent des sous-haplogroupes mitochondriaux H ( $n = 13$ ), K ( $n = 8$ ), U ( $n = 9$ ), T ( $n = 4$ ), X2b ( $n = 2$ ) et V ( $n = 1$ ), qui ont déjà été signalés parmi les groupes néolithiques d'Europe occidentale et représentent les ancêtres maternels des agriculteurs anatoliens et des chasseurs-cueilleurs d'Europe occidentale –electronic supplementary material, tableaux S6(S8–. En effet, six individus portaient des haplogroupes dérivés de U5 b, et trois individus portaient des haplogroupes U2e1c1, U4 et U8, qui sont susceptibles d'être attribuables à l'ascendance mésolithique de l'Europe occidentale [22–24].

Il a été constaté que les individus mâles néolithiques portaient des haplogroupes du chromosome Y dérivés de I2a1 ( $n = 4$ ), H2a1 ( $n = 2$ ), G2 ( $n = 19$ ) et R1b1b ( $n = 1$ ). À l'exception de R1b1b, de tels haplogroupes sont relativement courants dans les communautés néolithiques d'Europe occidentale des routes d'expansion continentales et méditerranéennes (i.e. France [15,16,18,25,26], Suisse [17], Allemagne [26–29] et la péninsule ibérique [13,14,28,30–33]). Bien que rare dans les communautés néolithiques d'Europe occidentale, l'haplogroupe R1b1b porté par BOU38 (3626–3369 BCE) a déjà été identifié dans les communautés du Néolithique ancien de la Méditerranée occidentale d'Els Trocs, Cueva de Chaves et Grotta Continenza [19,32,34]. La fréquence élevée de la lignée G2 a (73 %) est similaire à ce qui a été précédemment décrit pour la grotte contemporaine des Treilles (90 % de la lignée G2 a [25]; Aveyron, France). Cela peut refléter une prédominance générale de cet haplogroupe dans le sud-ouest de la France à la fin du Néolithique [31,35]. BOU44 et BOU17, datés de la seconde moitié du deuxième millénaire avant notre ère, portent tous deux l'haplogroupe R1b1a1 b, ce qui concorde avec les enregistrements antérieurs concernant l'impact génétique des éleveurs des steppes pontiques [27].

## (c) Datation au radiocarbone

qui concerne la datation au radiocarbone, 25 individus se situaient entre environ 3 800 et 2 avant notre ère et ont confirmé que l'enterrement collectif était principalement actif au cours

de la seconde moitié du quatrième et du début du troisième millénaire avant notre ère, ce qui correspond globalement aux bornes de la culture de Ferrières dans la région [36]. De plus, cinq individus non datés peuvent être attribués à cette plage chronologique car ils sont impliqués dans la parenté biologique du premier ou du deuxième degré avec des individus directement datés (figure 1c). Dans le secteur de pente d'éboulis et à l'intérieur *Sondage* 1 (matériel supplémentaire électronique S1; figure 1d), les restes peuvent être attribués à une utilisation sporadique de la cavité pendant la BA. Ainsi, le BOU44 individuel variait d'environ 1 600 à 1 500 avant notre ère, correspondant au BA moyen, tandis que le BOU17 individuel était directement daté du BA tardif, entre environ 1 200 et environ 1 000 avant notre ère (matériau supplémentaire électronique, tableau S8; figure 1c).

## (d) Intégration du groupe Aven de la Boucle dans la variabilité macrorégionale

Pour explorer la variation génétique chez nos individus, nous avons construit une analyse en composantes principales (PCA) basée sur un ensemble d'Eurasiens des temps modernes, sur lequel nous avons projeté les échantillons de l'Aven de la Boucle ainsi que des individus anciens précédemment publiés (figure 2). Le groupe néolithique de l'Aven de la Boucle s'inscrit dans la variabilité générale des individus néolithiques d'Europe occidentale et, plus particulièrement, avec des individus précédemment signalés en France et dans la péninsule ibérique, datés du cinquième à la fin du troisième millénaire. Néanmoins, nous avons détecté deux valeurs aberrantes, BOU20 et BOU29, qui affichaient un déplacement très net vers le haut de la variation de PC2 par rapport au cluster principal. Ces individus se regroupent avec des individus Bell Beaker précédemment signalés d'Europe centrale et de la péninsule ibérique ainsi qu'avec des échantillons BA précoces à moyens de France, bien qu'il soit contemporain du reste du groupe néolithique de cette cavité sépulcrale [13,15,16,38].

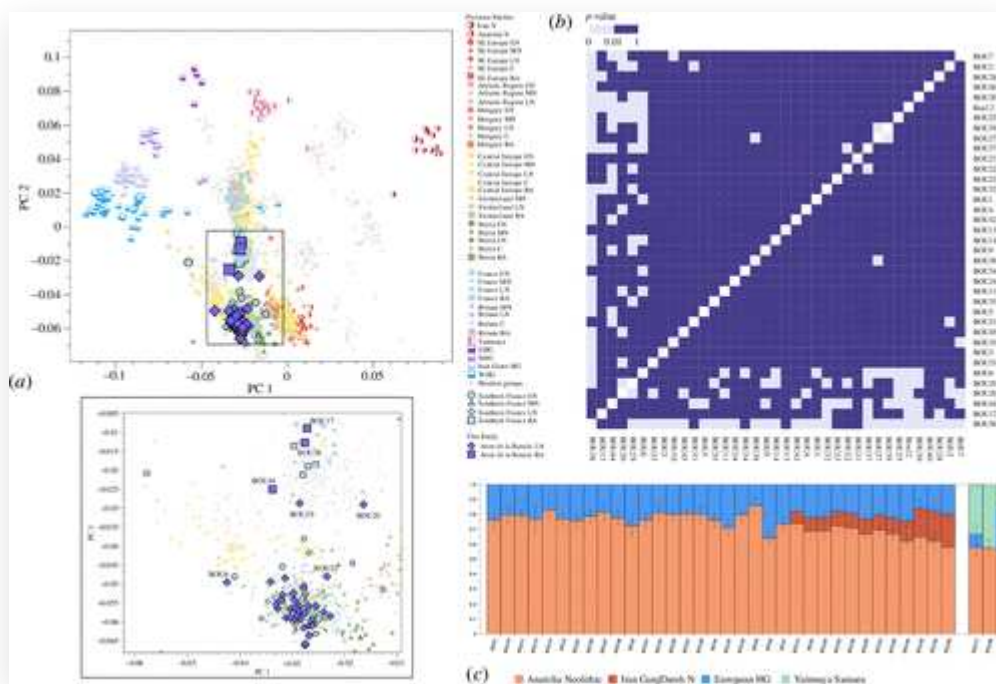


Figure 2. Analyses de génétique des populations. (a) PCA présente la variabilité génétique d'individus anciens d'Eurasie déjà publiés et de 37 individus de la sépulture collective Aven de la Boucle (nouvellement rapportés et publiés) projetés sur des populations modernes de l'ouest Eurasie. (b) Carte thermique du regroupement qpWave par paires des individus Aven de la Boucle.

Boucle. Les paires représentées par des carrés violet clair correspondent à  $p$  valeurs inférieures à 0,01 et ont été rejetées sur la base de [37]. Les détails de la matrice sont fournis dans le matériel électronique supplémentaire, tableau S9. (c) qpAdm analyse des individus BOU en utilisant les groupes Anatolian Neolithic, European\_HG, Iranian Neolithic ou Yamnaya Samara comme sources ancestrales (electronic supplementary material, tableaux S12, S13 et S15).

[Télécharger figure](#) | [Ouvrir dans un nouvel onglet](#) | [Télécharger PowerPoint](#)

Les résultats de l'analyse qpWave ont soutenu le statut aberrant des individus néolithiques BOU20 et BOU29 ainsi que des individus BOU6, qui portent une ascendance WHG supplémentaire, comme déjà décrit dans le matériel supplémentaire (électronique, tableau S9) [18]. Les individus néolithiques restants formaient un clade avec un fond génétique commun (figure 2b; matériel supplémentaire électronique, tableau S9). À l'échelle régionale, Les résultats de QpWave mettent en évidence le regroupement génétique du groupe néolithique de l'Aven de la Boucle avec des individus du sud de la France datant de la fin du IVe au milieu du IIIe millénaire et dépourvus d'ascendance steppique (electronic supplementary material, tableau S9, figure C20). A l'inverse, les individus aberrants BOU20 et BOU29, ainsi que les trois individus BA, se regroupent avec Bell Beaker (La Fare, Grotte des Tortues, Grotte Basse de la Vigne Perdue [13,16]) et individus BA du sud de la France (Villard, Le Pirou, St Eugène, Quinquiris [15,38]). Ce clustering a également été pris en charge par le test exogroupe-f3 par paires de la forme f3 (Mbuti ; individu 1 ; matériel supplémentaire 2) (électronique individuel, tableau S10, figure C16).

À l'image de ces résultats, les statistiques hors groupe-f3 du formulaire f3 (Mbuti; *Test*, BOU), utilisant divers groupes néolithiques d'Europe occidentale entre environ 5 600 et 2 500 avant notre ère *Test*, nous avons permis d'explorer les affinités géographiques du groupe Aven de la Boucle et des individus aberrants avec des individus néolithiques contemporains d'Europe occidentale (matériel supplémentaire électronique, tableau S11, figure C19). Les résultats indiquent que le groupe néolithique d'Aven de la Boucle présente une variabilité locale, comme il montre les affinités génétiques les plus élevées avec les groupes voisins provenant de sépultures collectives aux Peirières (2900–2650 BCE [15]) et Collet Redon (3600–3400 BCE [13]). Les individus aberrants néolithiques BOU20 et BOU29 affichent des valeurs f3 plus faibles et donc des affinités génétiques plus faibles avec les groupes locaux. L'individu BOU20 partage plus d'affinités avec les individus contemporains de Murcie, Espagne (2900–2600 BCE), et BOU29 partage les affinités génétiques les plus élevées avec l'individu néolithique tardif TGM008 de Tangermünde, Allemagne [13,26].

Nous avons utilisé qpAdm pour explorer les sources d'ascendances génétiques dans la communauté Aven de la Boucle. Premièrement, nous avons modélisé les individus néolithiques comme un mélange bidirectionnel d'agriculteurs d'Anatolie et d'ascendances européennes HG (matériel supplémentaire électronique, tableau S12). Comme indiqué précédemment, les individus néolithiques de l'Aven de la Boucle portent diverses quantités de la composante génétique européenne HG (14,7–36,2 % ; matériel supplémentaire électronique, tableau S12), cohérent avec l'héritage hétérogène du HG et les processus de mélange hétérogènes entre les groupes humains tout au long du Néolithique [16,18,26]. En nous appuyant sur les observations rapportées dans des études antérieures sur la distribution différentielle de divers types de HG et les premières ascendances des agriculteurs parmi les groupes néolithiques d'Europe occidentale, nous avons exploré des modèles alternatifs. Nous avons pour objectif de retracer la présence de l'ascendance dite liée au Magdalénien, car des études antérieures ont mis en évidence la présence de ce type de composante génétique parmi les groupes néolithiques du sud-ouest de

l'Europe. Notamment, nous avons cherché à tester si un composant GoyetQ2 supplémentaire pouvait être candidat pour expliquer le statut aberrant de BOU29 et BOU20 [15,18,31,32]. Nous n'avons trouvé aucune preuve d'une ascendance supplémentaire de type Goyet-Q2, car tous les individus néolithiques peuvent être modélisés avec une ascendance Oberkassel uniquement (formal Villabruna ascendance [39] ; matériel supplémentaire électronique, tableau S14, modèle 3). Dans un autre test, nous avons modélisé le groupe néolithique Aven de la Boucle en ajoutant 'Iran\_Ganj\_Dareh\_Neolithic' comme troisième source du composant ancestral au premier modèle (electronic supplementary material, tableau S15, Modèle 4). Cette composante génétique supplémentaire a été mise en évidence précédemment dans plusieurs études récentes, les apparaissant sporadiquement aux côtés de la principale composante d'ascendance néolithique dans les groupes anatolien et levantin du sixième millénaire avant notre ère ainsi qu'au sein des communautés néolithiques européennes provenant principalement de la Méditerranée occidentale [31,35,37]. Cette source supplémentaire semble améliorer légèrement l'ajustement du modèle, notamment pour BOU29 ( $p = 0,984886$ ). Nous notons que plusieurs individus peuvent être modélisés comme un mélange à trois voies d'ascendances européennes du HG, de l'Anatolie et du Néolithique iranien ( $n = 12$ , 7,7–19,9% Iran\_Ganj\_Dareh\_N ascendance). Cela pourrait donc indiquer qu'une composante ancestrale supplémentaire maximisée chez les individus néolithiques iraniens de Ganj Dareh aurait pu contribuer à l'ascendance génétique des individus Aven de la Boucle à divers degrés (électroniques matériel supplémentaire, tableau S15; [figure 2c](#)). Les individus BOU20 et BOU29 portent les niveaux les plus élevés de ce type d'ascendance génétique, car ils peuvent être modélisés respectivement avec 19,9 et 21,9 % de l'ascendance Iran\_Ganj\_Dareh. Ce point se reflète également dans les résultats des statistiques outgroup-f3 du f3 (Mbuti ; Ind, Iran\_Ganj\_Dareh) forme, avec BOU20 et BOU29 affichant les valeurs f3 les plus élevées parmi les groupes (matériau supplémentaire électronique, figure C18).

Il a été émis l'hypothèse que les agriculteurs se propageant vers l'Europe le long de la Méditerranée étaient initialement caractérisés par une variation subtile de l'ascendance du Proche-Orient avec différentes proportions de Levantin/Composants du Caucase occidental par opposition à l'ascendance anatolienne occidentale. Cependant, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que cette composante génétique ait été mise en œuvre dans le pool génétique de la Méditerranée occidentale par le biais d'échanges avec des groupes ultérieurs originaires du Proche-Orient [31].

## (e) Individus de l'âge du bronze

Les trois échantillons BA provenant de l'Aven de la Boucle correspondent à un (BOU36) femelle et à deux individus mâles (BOU17 et BOU44) appartenant à l'haplogroupe du chromosome Y R1b1a1 (matériel supplémentaire électronique, tableaux S4 et S7), qui ont été liés à la dispersion des éleveurs des steppes pontiques qui se sont déplacés vers l'ouest à la fin du Néolithique/début du BA [13,15,16,27]. La projection des trois nouveaux échantillons de BA provenant des sépultures collectives de l'Aven de la Boucle sur le PCA chevauchait les échantillons de BA précoces à tardifs précédemment publiés en France et dans le sud-ouest de l'Europe et regroupés plus spécifiquement avec des individus BA précoces à tardifs du sud de la France (Quinquiris, Le Pirou, Grotte des Tortues, Saint Eugène; [figure 2un](#)). En utilisant qpAdm, nous avons pu modéliser ces individus comme un mélange à trois de fermiers d'Anatolie (Anatolia\_N), European HG et steppe- (Russia\_Yamnaya\_Samara) ascendance (electronic supplementary material, tableau S13, qpAdm modèle 2, [figure 2c](#)). Les trois individus présentaient des quantités moyennes à faibles de



composants ancestraux liés aux steppes, avec des estimations comprises entre 17 et 43 % de l'ascendance Yamnaya\_Samara. Ces observations correspondent aux enregistrements précédents de l'impact local des migrations des steppes, car des proportions d'ascendance plus faibles ont été signalées pour les communautés du Néolithique supérieur et de BA du sud-ouest de l'Europe [13,40].

## (f) Relation biologique, fonctionnement funéraire et social de la communauté néolithique

L'analyse génétique du sexe a mis en évidence une forte sous-représentation des individus féminins, puisque seuls 8 ont été identifiés contre 26 individus masculins, fournir un sex-ratio significativement déséquilibré en faveur des individus masculins représentant 76 % du groupe néolithique ( $p = 0,0432$  ; matériel supplémentaire électronique, tableaux S1 et S4, figure C10). Les examens morphoscopiques des os du coxal soupçonnaient également une prépondérance chez les sujets masculins, même si une quantification appropriée n'a pas pu être réalisée.

Chez les individus mâles, l'analyse des marqueurs héréditaires uniparentaux souligne la sur-représentation de l'haplogroupe du chromosome Y G2a2 ( $n = 19/26$  mâles; 73%). À l'inverse, les haplogroupes mitochondriaux présentent une distribution plus diversifiée, comme on l'observe fréquemment parmi les groupes néolithiques, ce qui est souvent interprété comme une preuve de mobilité féminine et de pratique de l'exogamie féminine dans un système patrilocal (electronic supplementary material, tableaux S6 et S7 [41]).

Nous avons analysé la parenté génétique entre tous les individus néolithiques et identifié 16 paires d'individus biologiquement apparentés à la relation du premier, du deuxième et du troisième degré (electronic supplementary material, tableau S8, chiffres C11–C15; [figure 3](#)). Il est intéressant de noter que la parenté biologique implique à la fois des individus masculins et féminins malgré la sélection marquée par les hommes identifiée. Les deux seules femelles apparentées, BOU13 et BOU34, ont été trouvées à proximité immédiate dans la partie nord de la cavité. Ces individus sont porteurs de l'haplogroupe H4 a et partagent des relations de second degré avec plusieurs individus. En combinant ces observations avec le sexe et les attributions de marqueurs uniparentaux, différents scénarios de pedigree ont été explorés et sont décrits dans le matériel supplémentaire électronique ([figure 3](#); matériel supplémentaire électronique, figures C11–C15). Bien que nous ne puissions pas déduire des pedigrees précis avec une résolution satisfaisante, les résultats de la parenté biologique et de l'analyse par paires de l'exogroupe f3 sont cohérents avec un groupe familial soudé utilisant la cavité comme sépulture collective entre environ 3 600 et environ 2 900 avant notre ère (matériel supplémentaire électronique, tableaux S8 et S10, figure C15). De plus, l'étude anthropologique de l'enterrement collectif de l'Aven de la Boucle a identifié une fréquence élevée d'une variation anatomique appelée *patella emarginata*. En effet, 75 % des rotules présentent une émargination prononcée du bord latéral supérieur, égale ou supérieure à une longueur de 10 mm (electronic supplementary material, figure C5). Il est intéressant de noter que sur 11 individus présentant une émargination supérieure à 16 mm de longueur, 8 individus ont été associés à l'unité C4a (electronic supplementary material, figure C5). Compte tenu de la fréquence inhabituellement élevée de cette variation anatomique, l'hypothèse d'un niveau élevé de proximité biologique entre les défunts a été initialement proposée [7,8,10].

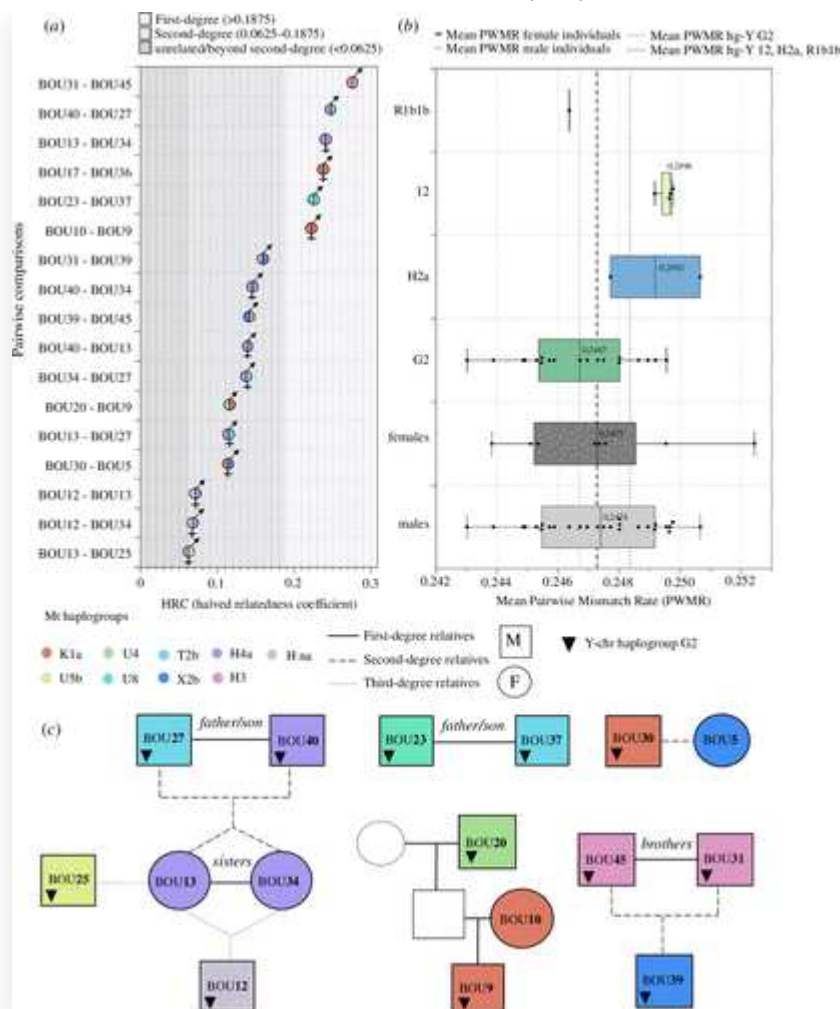


Figure 3. Analyse de la parenté biologique. (a) Relations du premier, du deuxième/troisième degré à l'aide des résultats TKGWV2. Pour chaque paire, les haplogroupes mt sont indiqués par la couleur. (b) Taux moyen de mésappariement par paires extrait de READ pour les 34 individus néolithiques, les couleurs indiquent les haplogroupes du chromosome Y pour les individus mâles (c) Pedigrees reconstruits pour 16 individus impliqués dans la parenté biologique, les relations au premier degré sont représentées par des lignes complètes et au deuxième degré par des lignes pointillées (electronic supplementary material, tableau S8, section V).

[Télécharger figure](#) | [Ouvrir dans un nouvel onglet](#) | [Télécharger PowerPoint](#)

Pour évaluer la parentalité parentale des individus décédés déposés sur l'Aven de la Boucle, nous avons analysé des analyses d'homozgotie à travers du matériel supplémentaire hapROH (électronique, tableau S16, figure C21 [42]). Trois individus affichaient de longs ROH (BOU31, BOU28 et BOU35), dont la longueur et la répartition pourraient suggérer que leurs parents étaient apparentés en tant que cousins germains. Ces observations mises à part, la limitation globale de la ROH longue pourrait indiquer que ce groupe funéraire représente une population dans laquelle les unions de parents proches étaient limitées. Le modèle de distribution ROH observé sur l'Aven de la Boucle fait écho à ceux des groupes et individus néolithiques contemporains signalés en Europe occidentale (electronic supplementary material, tableau S16, figure C21).

Pour confirmer les pratiques d'exogamie féminine au sein de cette communauté néolithique, nous avons testé si les quelques individus féminins enterrés à l'Aven de la Boucle avaient moins de parents proches sur le site que les individus masculins (figure 3b; matériel supplémentaire électronique, tableau S8, figure C15; approche décrite dans [31]). Les taux moyens d'inadéquation parentales observés entre les individus mâles et femelles sont très similaires; par conséquent, il est peu probable que la parenté biologique entre les individus néolithiques soit biaisée selon le sexe (figure 3b). Nous avons testé une différence significative de proximité génétique entre les

individus mâles et femelles avec des statistiques  $f_3$  pour le  $f_3$  (Mbuti ; femelle, femel),  $f_3$  (Mbuti ; femelle, male) et  $f_3$  (Mbuti; mâle, male) forme un matériau de supplémentation (électronique, figure C17). Nous n'avons trouvé aucune différence significative dans les valeurs  $f_3$  entre les groupes femelle–femelle et mâle–male ( $p$ -valeur = 0,13) ou entre les groupes femelle–femelle et femelle–male ( $p$ -valeur = 0,146). Cela ne confirme pas une différence significative de proximité génétique entre les femelles avec d'autres individus femelles et les mâles avec des individus mâles ou femelles (electronic supplementaty material, figure C17). Ces observations contrastent avec le signal d'exogamie féminine exprimé par des marqueurs uniparentaux et pourraient être liées à la sélection biaisée des individus qui ont obtenu l'accès à l'enterrement collectif.

## (g) Modélisation chronologique

Nous avons réalisé une modélisation bayésienne des dates au radiocarbone obtenues pour 26 individus néolithiques analysés à l'échelle génomique (figure 4; matériel supplémentaire électronique, tableaux S17 et S18, section III). Nous avons examiné la distribution chronologique de différents amas d'individus définis selon des attributions stratigraphiques. Le *a posteriori* modes de phases début et fin [43] ont été retenus ici comme pertinents pour décrire les phases d'utilisation du site (electronic supplementary material, tableau S18 ; [44]).

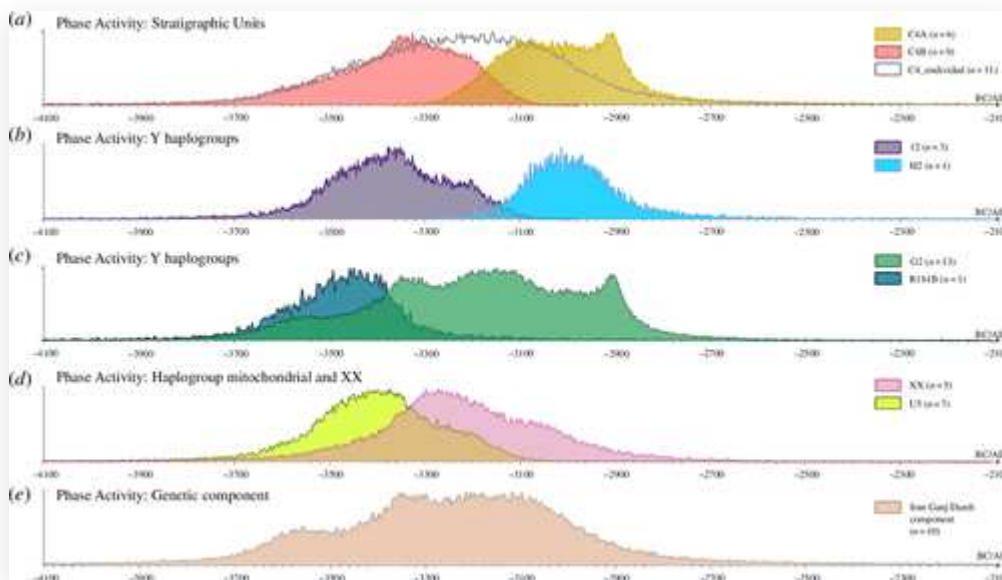


Figure 4. Modélisation bayésienne des phases chronologiques de l'enterrement collectif de l'Aven de la Boucle. Le schéma illustre le *a posteriori* chronologie décrite par les courbes d'activité (densités de probabilité des événements au sein des différentes phases et clusters ; matériel supplémentaire électronique, tableaux S17 et S18, section III).

[Télécharger figure](#) | [Ouvrir dans un nouvel onglet](#) | [Télécharger PowerPoint](#)

Les deux modèles construits placent l'unité C4 b ('Recent Neolithic'/Pre-Ferrières/Final Chasséen Culture) entre 3600 et 3185 avant notre ère, avec une densité d'activité marquée à environ 3350 avant notre ère et l'unité C4 a (Ferrières) entre 3140 et 2880 avant notre ère, et avec un plateau d'activité entre environ 3100 et 2910 avant notre ère (figure 4).

Les observations combinées d'attribution stratigraphique et de datation au radiocarbone des restes crâniens ne révèlent donc aucune rupture nette entre la première culture ('Recent Neolithic'/Final Chasséen, C4 b unit) et deuxièmes phases d'occupation (Ferrières culture, C4 a unit). Dans une certaine mesure, ces observations pourraient plaider en faveur du recours continu

à l'enterrement collectif tout au long de la transition culturelle reflétée dans les dépôts archéologiques plutôt que d'un hiatus entre des phases distinctes.

Nous avons également examiné les traces d'activité *a posteriori* de différents groupes d'individus définis selon des critères génétiques, c'est-à-dire mâles versus femelles, mâles porteurs de différents haplogroupes du chromosome Y, haplogroupe mitochondrial U5 ou 'Iran Ganj Dareh' ascendance (matériel supplémentaire électronique, tableaux S1, S6, S7, S15 et C1, figures C8 et C9). A partir de ces modèles, plusieurs observations et hypothèses peuvent être discutées. Les traces de l'haplogroupe I2 du chromosome Y et de l'haplogroupe U5 de mt sont fortement corrélées les unes aux autres. Les résultats des paires chevauchent la corrélation (ci-après res.OCPaires : 0,91— et avec l'activité de l'unité C4b )res.OCPaires: 0,86 et 0,82, respectivement) mais pas avec C4a (res.OCPaires : 0,14 et 0,13, respectivement; [figure 4](#); matériel supplémentaire électronique, figure C9, tableau C1). De plus, plusieurs individus appartenant au cluster G2 de l'haplogroupe du chromosome Y contribuent au début de la phase C4b (res.OCPaires : 0,59, matériel supplémentaire électronique, figure C9, tableau C1), mais alors que les traces d'activité de l'haplogroupe I2 disparaissent après 3100 avant notre ère, la distribution chronologique des individus porteurs de G2 est plus large et s'étend largement à l'unité C4 a (res.OCPaires : 0,57 ; matériel supplémentaire électronique, figure C9, tableau C1). En effet, si l'on considère la distribution du cluster formé par les individus porteurs de la lignée paternelle G2, ainsi que le cluster individuel féminin (XX), ils contribuent tous deux de manière significative à l'unité C4a ( et secondairement aux individus porteurs de Y-H2 à la fin de la phase). De plus, les individus qui peuvent être modélisés avec 'Iran Ganj Dareh' ascendance (GD ; matériel supplémentaire électronique, tableau S15) sont corrélés à la distribution du cluster G2 (BOU12, BOU23 et BOU30) et l'ensemble du cluster féminin (res.OCPaires : 0,91 et 0,84, respectivement ; matériel électronique supplémentaire, figure C9, tableau C1). Ces individus semblent contribuer de manière égale aux unités C4 b et C4 a (res.OCPaires : 0,67 et 0,49, respectivement). Ils apparaissent au début du C4 b, et même dès la fin du Chasséen, au cours de la première moitié du quatrième millénaire, les, si l'on considère le profil génétique et la date du matériel complémentaire BOU32 (électronique, tableaux S3, S17 et S18).

Il faut peut-être envisager la division du C4 b en deux étapes, soit, la plus ancienne plus fortement ancrée à la fin du Chasséen et la suivante marquée par la contribution d'individus avec des marqueurs uniparentaux liés à l'ascendance mésolithique (Y chromosome haplogroupe I2 et mt haplogroupe U5), dont la visibilité s'estompe après ([figure 4](#); matériel supplémentaire électronique, figures C8 et C9, tableau C1).

### 3. Discussion et perspectives

Un défi majeur dans l'étude des sépultures collectives et des assemblages mélangés est de déchiffrer les règles de sélection préétablies et d'identifier les règles biologiques et/ou des principes sociaux selon lesquels un individu a le droit d'accéder à la tombe. La cavité sépulcrale de l'Aven de la Boucle est l'une des sépultures collectives les plus documentées parmi les quatrièmes sépultures collectives millénaires de la région Languedoc. L'assemblage qui caractérise ce site, dans lequel deux séquences funéraires sont discriminées par la culture matérielle, est, c'est également une occasion unique d'aborder les notions de continuité ou de continuité culturelle et biologique à la fin du Néolithique.

Les résultats génomiques ont mis en évidence une sélection marquée biaisée par le sexe, se manifestant par la surreprésentation des individus mâles déposés à l'intérieur de la cavité. Dans les sépultures collectives, le sexe morphologique est souvent inaccessible ou peu fiable en raison du mélange et de la fragmentation des os pelviens. Par conséquent, l'ADN ancien constitue une contribution importante à cet égard, comme le reflète cette étude. Ce déséquilibre marqué dans la représentation sexuelle plaide en faveur de la présence d'une sélection biaisée par les hommes qui aurait pu être ajoutée à la sélection des adultes précédemment identifiés [9,10]. Une préservation différentielle de blocs cranio-faciaux moins robustes avec un déficit femelle (par fragmentation ou action de water) semble hautement improbable car les niveaux néolithiques de la cavité ont donné un nombre élevé de morceaux d'os humains beaucoup plus fragiles, tels que des os hyoïdes et du cartilage thyroïdien ossifié [9].

À la lumière des gestes secondaires, les restes crâniens représentent un sous-échantillon de la population morte (56 %, matériel électronique supplémentaire). Par conséquent, plusieurs questions peuvent être soulevées concernant la sous-représentation des individus féminins. Premièrement, cette représentation biaisée pourrait illustrer que le dépôt primaire à l'intérieur de la cavité a été préférentiellement accordé aux individus mâles, les, alors que seul un nombre limité de femmes étaient autorisées ou choisissaient d'être incluses dans l'enterrement collectif. Une deuxième hypothèse pour expliquer la surreprésentation des mâles pourrait être que les restes crâniens et coxaux appartenant aux individus femelles ont été préférentiellement retirés de la cavité après la décomposition et déplacés ailleurs. Dans les archives ethnographiques, la pratique de l'accès temporaire à une structure funéraire collective est par exemple attestée à West Sumba, où les individus attendant leur propre monument funéraire auront temporairement accès à une sépulture collective sans s'adapter correctement aux motifs sélectifs [45]. Des cas d'inhumations temporaires se retrouvent également chez les Merina de la région d'Antananarivo à Madagascar, où les restes peuvent être temporairement placés dans une tombe collective avant que l'exhumation traditionnelle des os ne soit effectuée pendant la *famadihana* cérémonies [46–48]. À l'Aven de la Boucle, l'hypothèse de sépultures temporaires féminines présupposerait que ces os restent identifiables, même après squelettisation. Compte tenu de ces observations, les vivants auraient dû récupérer à la fois des blocs cranio-faciaux et des os du coxal auprès d'un grand nombre de femmes. Une sélection biaisée en faveur des sujets masculins pourrait donc être plus probable qu'une récupération sélective de nombreux restes féminins après décomposition.

Parmi la communauté néolithique, la sélection des défunts pourrait donc inclure des critères d'âge au décès et de sexe biologique, mais pas de manière totalement fixe et stricte dans la mesure où une minorité d'individus féminins et immatures accédaient encore à la cavité.

Les liens de parenté, tant biologiquement que socialement définis, sont souvent un candidat sérieux pour expliquer le rassemblement successif des défunts dans des sépultures collectives. À l'Aven de la Boucle, la proximité biologique du défunt suspecté sur la base de traits non métriques fait écho aux schémas de parenté biologique mis en évidence par les résultats génomiques. La surreprésentation des individus masculins, ainsi que la prédominance de la lignée paternelle G2a2, qui est également la seule lignée représentée parmi les individus étroitement apparentés, pourrait indiquer que des critères de sélection concernant l'accès à la cavité étaient également ancrés dans une descente patrilinéaire [49]. Ces observations rappellent quelque peu le schéma de sélection décrit dans le groupe enterré à l'intérieur de la grotte des Treilles I, les, daté de 3000 ans avant notre ère et situé à environ 70 km de l'Aven de la Boucle. Cette grotte sépulcrale contient

également les restes d'individus à prédominance masculine, dont la plupart portaient la lignée du chromosome Y G2a [25]. Des schémas similaires ont été signalés récemment dans des contextes collectifs mégalithiques plus éloignés géographiquement, notamment dans les îles britanniques, et ont été interprétés comme relatifs à l'appropriation transgénérationnelle des lieux de sépulture par des communautés structurées patrilineaires [50,51].

Par ailleurs, La modélisation bayésienne de la répartition chronologique des restes crâniens indique que l'utilisation de cet enfouissement collectif a commencé dans une phase 'Recent Neolithic' (pre-Ferrières) correspondant à l'unité C4b et incluse un groupe dominé par des individus mâles caractérisés par une plus grande diversité de lignée paternelle. Sans phase séparatrice de hiatus nette, les résultats indiquent que l'utilisation de la cavité comme enfouissement collectif s'est poursuivie pendant une période associée aux Ferrières et correspondant à l'unité C4a. Cependant, au cours de cette phase, une modification du fonctionnement funéraire, ou du moins du groupe utilisant la cavité, est perçue comme la lignée paternelle G2 devenant largement dominante et presque exclusive. Cette découverte semble être corrélée à l'inclusion de plusieurs sujets féminins et à l'importance d'une étroite parenté biologique. Globalement, ces observations pourraient illustrer une phase au cours de laquelle la transmission du statut social par l'intermédiaire des hommes est plus exclusive que lors de la phase précédente. L'affiliation à une lignée masculine spécifique semble devenir un facteur de sélection prépondérant qui ne serait pas incompatible avec l'inclusion de certaines femmes liées dans ce système de filiation. Ces observations pourraient également indiquer que les femmes pourraient choisir leur lieu de sépulture [52].

Cependant, les matériaux disponibles et les gestes funéraires sont des biais importants à prendre en compte, car ils entravent sans aucun doute la capacité d'établir une représentation claire de la ou des communautés vivantes impliquées dans l'utilisation de cette cavité sépulcrale. Ce biais de représentation doit prendre en compte à la fois la récupération des morceaux d'os et la sélection funéraire utilisée par les vivants.

Dans le sud de la France, les études génomiques des tombes mégalithiques du Néolithique supérieur sont rares et ont été limitées à un petit nombre d'individus par site, en mettant l'accent sur la génétique des populations et la dynamique des migrations. La présente étude représente la première documentation archéogénomique approfondie d'un enterrement collectif en France et un moyen d'explorer les processus de sélection funéraire sous un angle différent. Des données supplémentaires extraites de différents contextes, notamment les dolmens, seraient donc déterminantes pour comparer correctement les groupes affichant différentes expressions d'enterrement collectif au sein d'une région restreinte.

## 4. Matériel et méthodes

### (a) Contexte archéologique et observations anthropologiques

L'Aven de la Boucle est une cavité naturelle située près de Corconne dans la région du Gard dans le sud de la France. Les fouilles ont été menées sous la supervision de H. Duday et S. Cours entre 1974 et 2002. Les dépôts archéologiques les plus anciens, attribués à une étape transitoire antérieure au stade Chasséen tardif (également connu sous le nom de 'Recent Neolithic' ou Pre-Ferrières), correspondent à l'unité stratigraphique C4b. Un second groupe de dépôts,

correspondant à l'unité C4 a, représente un stade ultérieur de cet horizon néolithique tardif et peut être attribué à la culture de Ferrières. L'analyse archéo-anthropologique a révélé qu'il restait environ 75 individus, avec une sous-représentation massive des individus immatures ; l'ostéologie quantitative a révélé un déficit notable des plus gros os (craniomaxillofacial blocks, os longs des membres) (matériau supplémentaire électronique, figure C2).

## (b) Datation au radiocarbone et modélisation chronologique

Quatre premières mesures radiométriques obtenues sur charbon de bois attribuées à l'occupation funéraire de l'Aven de la Boucle entre le trente-septième et le vingt-cinquième siècle avant notre ère. Au cours de cette étude, 28 dates ont été obtenues par AMS sur le collagène osseux humain (accelerator mass spectrometry). Parmi eux, 26 font référence à des sépultures collectives néolithiques et 2 à des introductions ponctuelles de diminution dans la grotte au cours du BA moyen et final. Nous avons réalisé une modélisation bayésienne de <sup>14</sup>Dates C récupérées sur os pétreux [53] (matériel supplémentaire électronique, section III). Pour ce faire, nous avons d'abord construit différents clusters d'individus définis selon des attributions stratigraphiques. Nous avons ensuite construit différents clusters d'individus datés définis selon des critères génétiques:

- mâles contre femelles;
- individus mâles portant différents haplogroupes du chromosome Y (Y-G2, Y-H2, Y-R1b1b, Y-I2 ; matériel supplémentaire électronique, tableaux S6 et S18);
- individus porteurs de matériel supplémentaire (électronique de l'haplogroupe mitochondrial U5, tableaux S7 et S18) ; et
- individus que nous avons pu modéliser avec 'Iran Ganj Dareh' ascendance (refer matériel supplémentaire électronique, tableau S15, qpadm modèle 4).

Les modèles sont construits uniquement à partir des 26 individus datés du Néolithique ; en effet, ceux du BA sont trop éloignés dans le temps pour contraindre les dates antérieures. Deux modèles bayésiens ont été construits, prenant (BCL\_M1) ou ne prenant pas en compte (BCL\_M2) un individu (BOU32) dont <sup>14</sup>La date C et la position stratigraphique suggèrent que la grotte a été utilisée à des fins funéraires à la fin de la période Chasséen.

Matériel supplémentaire électronique, le tableau S18 présente un aperçu général des clusters construits pour la modélisation bayésienne. Des informations supplémentaires sont disponibles dans le matériel électronique supplémentaire, section III.

## (c) Analyses paléogénomiques

Toutes les expériences ont été menées dans des salles blanches dédiées aux anciennes installations d'ADN du laboratoire du Laboratoire PACEA, CNRS, Université de Bordeaux. Nous avons ciblé un grand nombre d'os pétreux disponibles ( $n = 42$ ) pour maximiser l'obtention de résultats génomiques utilisables et documenter de manière approfondie le groupe(s) représenté dans cette cavité sépulcrale. Nous avons échantillonné 42 os pétreux humains pour récupérer entre 100 et 200 mg de poudre osseuse par échantillon. Des étapes de décontamination ont été réalisées avant l'échantillonnage. Les os pétreux ont été irradiés à la lumière ultraviolette pendant 30 minutes de chaque côté ; la surface osseuse a été grattée sur la zone ciblée pour l'échantillonnage, et les outils ont été nettoyés avant de percer la cochlée pour récupérer la poudre osseuse [54]. Les 42 échantillons de poudre osseuse provenant de l'Aven de la Boucle ont été traités selon une procédure d'extraction en deux étapes et la purification a suivi une méthode à base de silice en utilisant une colonne MinElute (Qiagen) [15].

Pour chaque extrait d'ADN, des banques double brin ont été réalisées selon un protocole adapté de [15,55], en utilisant un traitement UDG partiel (UDG half) pour éliminer les désaminations tout en préservant les anciens modèles de dommages à l'ADN [56]. Les bibliothèques ont été mises en commun et séquencées sur un Illumina NextSeq 500 à l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées (Brétigny-sur-Orge, France) à l'aide d'un NextSeq 500/550 High Output Kit v. 2,5 (150 cycles).

Les données séquencées brutes ont été traitées après démultiplexage via EAGER (v. 1.92.37) en utilisant les étapes suivantes [57]. Les séquences d'adaptateurs ont été découpées et traitées en lectures uniques avec Clip&Merge, et les séquences découpées ont ensuite été mappées sur le génome de référence humain hs37d5 à l'aide de BWA v. 0.7.12 [58,59]. Les lectures en double ont été supprimées avec DeDup, et pour observer d'anciens modèles caractéristiques de dommages à l'ADN, nous avons utilisé mapDamage v. 2.06, à l'exclusion des lectures avec une qualité de mappage  $<30$  [60]. Les résultats du séquençage sont présentés dans du matériel supplémentaire électronique, tableau S2.

Tous nos fichiers bam ont été découpés pour deux bases de chaque côté à l'aide de la fonction trimBam du package BamUtil et ont été génotypés à l'aide de PileupCaller. Nous avons considéré le génome humain comme pseudo-haploïde, appelant aléatoirement un allèle pour chaque position selon l'origine humaine (approx. 600 000 SNPs) et 1240k panneaux [28,61–63]. Les personnes ayant au moins 19 000 SNP dans les panels de 1 240 000 ont été prises en compte pour une analyse plus approfondie, et les informations sur la couverture des 37 personnes retenues sont fournies dans le matériel électronique supplémentaire, tableau S1.

Nous avons déterminé le sexe génétique en utilisant la méthode décrite en [64], basé sur les estimations des rapports de lectures correspondant aux chromosomes X et Y par rapport aux lectures correspondant aux autosomes. Nous avons déterminé un seuil de rapport Y basé sur la méthode publiée par [64]. Nous avons utilisé un seuil supérieur de 0,016 du rapport entre la cartographie des séquences et le chromosome Y pour les femmes et une limite inférieure de 0,077 pour les hommes (electronic supplementary material, tableau S4). Pour les 10 échantillons capture, nous avons également calculé la couverture pour les chromosomes X et Y et comparé



à la couverture relative observée pour les autosomes [65] (matériel supplémentaire électronique, tableau S4, figure C10).

Nous avons utilisé le package Analysis of Next Generation Sequencing Data (ANGSD) pour tester le degré d'hétérozygotie des sites polymorphes sur le chromosome X et estimer les niveaux de contamination chez tous les individus mâles [20]. En considérant un seuil de contamination d'environ 5 %, nous avons exclu un individu (BOU43–13,7 %) des analyses en aval (matériel supplémentaire électronique, tableau S5).

Les lectures ont été mappées sur la séquence de référence de Cambridge révisée et les fichiers (VCF) au format d'appel de variante ont été construits à l'aide de bcftools avant d'être traités via HaploGrep 2 et Phy-Mer pour déterminer les haplotypes mitochondriaux [66,67]. Les séquences mitochondriales ont également été inspectées visuellement grâce à des attributions généreuses pour renforcer les attributions des lignées mitochondriales, présentées dans du matériel électronique supplémentaire, tableaux S1 et S7.

Pour chaque individu mâle, les haplotypes du chromosome Y ont été déduits à l'aide du progiciel Yleaf (v. 2.1) [68] et une affectation manuelle via un script interne. Les résultats pour les 28 individus de sexe masculin sont fournis dans le matériel électronique supplémentaire, tableau S6.

Les degrés de parenté génétique entre tous les individus inclus dans cette étude ont été estimés en appliquant une combinaison de quatre méthodes, TKGWV2, estimation de la relation à partir de l'ADN ancien (READ), IcMLkin et KIN pour déduire des relations par paires jusqu'aux deuxième et troisième degrés (electronic supplementary material, section V) [69–72].

Nous avons testé la parenté moyenne globale pour chaque individu néolithique en extrayant le taux de mésappariement par paires (PWMR) de READ pour chaque paire d'individus. Nous avons ensuite calculé le PWMR moyen par individu, en considérant chacune des 33 paires d'individus possibles. Nous avons également confronté le PWMR moyen obtenu pour tous les individus féminins à celui calculé pour tous les individus mâles (matériel supplémentaire électronique, tableau S8, figure C15).

Pour les analyses génétiques des populations, nous avons co-analysé nos données avec des individus anciens et modernes publiés d'Eurasie. Pour explorer qualitativement la variabilité génétique de notre jeu de données, nous avons conduit une PCA en utilisant le jeu de données HO et le programme smartpca (Eigensoft) [73]. La PCA a été construite sur la base de la variation génétique de 796 individus modernes d'Eurasie sur laquelle des individus anciens (>10 000 SNPs) ont ensuite été projetés (lsqprojet : OUI, mode rétractable : OUI; [figure 2](#)).

Nous avons évalué les cycles d'homozygotie et les niveaux de consanguinité dans nos échantillons en utilisant le génome 1000 comme panneau de référence, en appelant les SNP pour chaque chromosome individuel par chromosome, via hapROH [42]. Nous avons pu récupérer des données pour tous nos échantillons (electronic supplementary material, tableau S16, figure C21).

## Éthique

Cet travail n'a pas nécessité l'approbation éthique d'un sujet humain ou d'un comité de bien-être.

## Accessibilité des données

Les données sont disponibles sur Dryad [74].

Du matériel supplémentaire est disponible en ligne [75].

## Déclaration d'utilisation de l'IA

Nous n'avons pas utilisé les technologies assistées par l'IA dans la création de cet article.

## Contributions des auteurs

AA : analyse formelle et rédaction—ébauche originale, rédaction—révision et édition ; HDB : analyse formelle ; MHP : analyse formelle ; PG : analyse formelle ; DB.: analyse formelle et rédaction—revue et édition ; HD : conservation des données, ressources et rédaction—revue et édition ; MFD : conceptualisation, administration de projet, supervision et rédaction—revue et édition ; MP.: conceptualisation, administration de projet, supervision et rédaction—revue et édition.

Tous les auteurs ont donné leur approbation finale pour la publication et ont accepté d'être tenus responsables du travail qui y était effectué.

## Déclaration de conflit d'intérêts

Nous déclarons n'avoir aucun intérêt concurrent.

## Financement

Pour la datation au radiocarbone, cette étude a reçu un financement du laboratoire PACEA suite aux actions ANCOR (Actions Nouvelles et Collectives de Recherche). Ce projet a reçu un financement de l'Agence nationale française de la recherche (ANR) et de la Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) dans le cadre du projet ANR ANCESTRA, Grant ANR15-CE27-0001 et ANR LINK, Subvention ANR22-CE27-0012 coordonnée par M Pruvost et le projet d'Appel franco-allemand aux sciences humaines et sociales ANR-DFG INTERACT, subvention ANR-17-FRAL-0010, DFG-HA-5407/4-1, 2018-2023, coordonné par MF Deguilloux et W Haak. Cette recherche a bénéficié du cadre scientifique du programme IdEx 'Investments for the Future' de l'Université de Bordeaux /GPR 'Human Pasta'. Ce projet fait partie d'un projet de recherche doctorale réalisé à l'Université de Bordeaux, supervisé par MF Deguilloux et M Pruvost et financé par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

## Remerciements

Nous remercions O Gorgé et l'équipe de Biologie Moléculaire du Département des Plateformes et Recherche Technique de l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées pour le traitement d'échantillons pour le séquençage de Nouvelle génération. Nous sommes reconnaissants à la plateforme bioinformatique génotoul Occitanie (Bioinfo Genotoul) pour avoir fourni de l'aide, des ressources informatiques et de stockage. Nous remercions W Haak pour ses discussions et pour avoir financé la datation au radiocarbone. Nous sommes reconnaissants à F Santos de la PACEA

pour ses discussions et ses idées sur l'analyse informatique. Nous remercions M Gandelin et V Ard pour les discussions concernant les données archéologiques et le contexte culturel. Nous remercions E Patin de l'Institut Pasteur pour ses discussions et ses idées sur l'analyse informatique. Nous remercions P Lanos, chez Archéosciences Bordeaux, pour son aide et son examen inestimables en analyse statistique et informatique. Les auteurs remercient D Castex, F Mendisco, J Henrion, E Orellana-González ainsi que les autres membres du laboratoire PACEA pour leurs discussions. Les auteurs remercient le Service Régional de l'Archéologie Occitanie ainsi que l'Institut National de Recherches Archéologiques Préventives à travers le PAS ANCESTRA (Coord. M Pruvost et F Maziere) pour avoir accordé l'accès au matériel archéologique.

## Notes de bas de page

Le matériel supplémentaire électronique est disponible en ligne à l'adresse

<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.7403404>.

© 2024 L'auteur(s).

Publié par la Royal Society. Tous droits réservés.



[VOIR LE TEXTE INTÉGRAL](#) | [TÉLÉCHARGER PDF](#)

### Articles recommandés

L'ADN mitochondrial ancien de la frange nord de l'expansion agricole néolithique en Europe met en lumière le processus de dispersion

Hélène Malmström, *Transactions philosophiques B*, 2015

Le dernier diadectomorphe met en lumière la biogéographie des tétrapodes du Paléozoïque supérieur

Jun Liu, *Lettres Biologie*, 2015

Un nouveau crocodylien du Paléocène du sud de l'Argentine met en lumière les débuts de l'histoire des caïmanines

Paula Bona, *Procédure B*, 2018

L'ADN ancien révèle une présence méridionale de la morue du nord-est de l'Arctique au cours de l'Holocène

Lourdes Martínez-García, *Lettres Biologie*, 2022

Un examen du développement de l'irrigation au Malawi : opportunités, approches et défis [↗](#)

KA. Wiyo, *Journal of Public Administration and Development Alternatives (JPADA)*, 2018

Réticence des employés à dénoncer le secteur public et privé en Afrique du Sud : exploration de la loi 26 de 2000 sur les divulgations protégées [↗](#)

J. Mojapelo, *Journal of Public Administration and Development Alternatives (JPADA)*, 2019

Médias sociaux et comportement au Zimbabwe : un cas des jeunes Ruwa à Harare [↗](#)

DH Mapuvire, *Journal of Public Administration and Development Alternatives (JPADA)*, 2022

Au nom de l'ignorance : piétiner les pouvoirs des institutions soutenant la démocratie constitutionnelle en Afrique du Sud [↗](#)

SM. Madue, *Journal of Public Administration and Development Alternatives (JPADA)*, 2016





PROCÉDURE B

ÉDITION DE LA ROYAL SOCIETY

LA SOCIÉTÉ ROYALE



**THE ROYAL SOCIETY**

[f](#) [X](#) [▶](#) [Blog](#)

Copyright © 2024 La Société Royale

