HAL open science

Apports de l'archéogénétique à l'étude des groupes du Second âge du Fer en France : Approche multi-scalaire

Claire-Elise Fischer

To cite this version:

Claire-Elise Fischer. Apports de l'archéogénétique à l'étude des groupes du Second âge du Fer en France : Approche multi-scalaire. Anthropologie biologique. Université de Bordeaux, 2019. Français. NNT : 2019BORD0332 . tel-03092247

HAL Id: tel-03092247

https://theses.hal.science/tel-03092247v1

Submitted on 2 Jan 2021

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

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

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS
SPÉCIALITÉ ANTHROPOLOGIE BIOLOGIQUE

par Claire-Elise FISCHER

Apports de l'archéogénétique à l'étude des groupes du Second âge du Fer en France - Approche multi-scalaire -

Sous la direction de : Marie-France DEGUILLOUX
et la codirection de : Stéphane ROTTIER

Soutenue le 17 décembre 2019

Membres du jury

M. Ludovic ORLANDO, Professeur, Université Toulouse Paul Sabatier	Président et rapporteur
M. Ian ARMIT, Professeur, Université de York	Rapporteur
Mme Christine KEYSER, Professeur, Université de Strasbourg	Examinatrice
M. Pierre-Yves MILCENT, Maître de conférences, Université Toulouse Jean Jaurès	Examinateur
Mme Réjane ROURE, Maître de conférences, Université Montpellier Paul Valéry	Examinatrice

« — Comment pouvons-nous accomplir l'impossible ?
- Avec enthousiasme. »

P. Coehlo, La Cinquième Montagne

De tout, il restera trois choses :

La certitude que tout était en train de commencer,

la certitude qu'il fallait continuer,

la certitude que cela serait interrompu avant que d'être terminé.

Faire de l'interruption, un nouveau chemin,

faire de la chute, un pas de danse,

faire de la peur, un escalier,

du rêve, un pont,

de la recherche…

une rencontre.

Fernando Sabino

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à adresser mes remerciements à Ian ARMIT (Professeur, University of York, Humanities Research Center) et Ludovic ORLANDO (Professeur, Université Toulouse Paul Sabatier, UMR 5288-AMIS) pour me faire l'honneur d'être les rapporteurs de ce travail. Merci également à Christine KEYSER (Professeur, Université de Strasbourg), Pierre-Yves MILCENT (MCF, HDR, Université Toulouse Jean Jaurès, UMR 5608-TRACES) et Réjane ROURE (MCF, Université Paul Valéry, UMR 5140-ASM) pour avoir accepté d'en être les examinateurs.

Ce travail a été rendu possible grâce à une bourse d'allocation au mérite attribuée par le Ministère de l'Enseignement et de la Recherche à l'issue du concours organisé par l'École doctorale Sciences et Environnement (ED 304), dont je remercie le directeur, Frédéric GARABETIAN, pour sa disponibilité et son implication dans le bien-être de ses doctorants.

Les analyses menées ont été financées par le LabEx Identi-Fer (dir. S. ROTTIER, ANR-10-LABX-52). Une partie des analyses (notamment le typage des SNPs) a été réalisée à la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (Conseil Régional d'Aquitaine n°20030304402FA et 20040305003FA).

Je remercie l'UMR 5199-PACEA ainsi que Anne DELAGNES, directrice du laboratoire, Christine COUTURE-VESCHAMBRE, directrice adjointe, Catherine MOREL-CHEVILLET, responsable administrative et financière ainsi que Régine WORTMANN, secrétaire et Nathalie KELLAY, gestionnaire, pour les conditions de travail optimales dont j'ai pu bénéficier au cours de cette thèse.

J'exprime toute ma reconnaissance à mes directeurs de thèse Marie-France DEGUILLOUX et Stéphane ROTTIER pour la confiance qu'ils m'ont accordée, ainsi que pour leur implication, tant scientifique qu'humaine, tout au long de ce travail. Un grand merci à Christine COUTURE-VESCHAMBRE qui a accepté de s'engager avec Marie-France, rendu cette thèse possible et veillé au bon déroulement de ces trois années. Marie-France, je voudrais, tout particulièrement te dire merci. Pour tout. Oui tout. Pour m'avoir pris sous ton aile en Master 2, avec (déjà !) un sujet sur Urville-Nacqueville et pour avoir eu envie de poursuivre cette aventure gauloise avec moi. Pour ta patience, ta bienveillance, ton soutien, ton énergie (communicative !), tes précieux conseils, le partage de ton savoir ainsi que pour la façon dont tu as réussi à m'impliquer dans « plus » que la thèse. Tu as par ailleurs réussi à réaliser certains de mes rêves, dont l'enseignement et surtout… la correction de copies ! J'espère pouvoir continuer, si tu es d'accord, à apprendre auprès de toi.

Il est évidemment impossible et impensable d'écrire ces remerciements sans évoquer le rôle joué par Stéphane ROTTIER. Le vent soufflait sur les plages de Normandie quand j'ai jeté mon premier regard sur Urville-Nacqueville… Je me souviens du jour où Marie-France m'a parlé du sujet de Master, puis de notre

premier rendez-vous. J'étais un peu perdue, moi qui souhaitais travailler sur du vieux « vieux » et sur des aspects plutôt phylogéographie, face à ce sujet qui portait sur une période qui m'était totalement inconnue et qui soulevait de nombreuses questions à l'échelle du groupe, de l'organisation de l'espace funéraire… Ma première pensée a été « Mais qu'est-ce que je fais là ? » mais tu as su me convaincre de tenter l'aventure et je t'en remercie. Jamais je n'aurais pu imaginer que ces quelques semaines de fouilles et ces quelques mois de stage de Master 2 allaient me conduire si loin sur les traces de « Nos Ancêtres les Gaulois ».

Et bien sûr, qui dit « Urville » dit Anthony LEFORT. Merci de m'avoir fait confiance en 2015 pour la réalisation des premières analyses ADN sur ce site fantastique. Je profite du thème « Urville » pour dire un grand merci à l'équipe de fouille, campagne 2014, pour ces quelques semaines passées en votre compagnie. Et merci à tous les fouilleurs, toute campagne confondue, pour le merveilleux travail réalisé dans des conditions plus ou moins évidentes et le tout sans contaminer les ossements, chapeau ! Et pour finir sur Urville, merci et surtout bravo à David GEOFFROY pour l'excellent documentaire qui relate l'histoire du « Peuple des Dunes » et qui permet de diffuser le travail réalisé par l'équipe scientifique. C'est une belle façon de rendre notre travail plus accessible.

Et bien évidemment, un immense merci à la personne sans qui rien n'aurait été possible dans de si bonnes conditions. Je te dois beaucoup, Marie-Hélène. Merci pour ton aide plus que précieuse à la paillasse mais aussi et surtout au maintien de mon équilibre. Merci d'avoir toujours été là pour moi ces cinq dernières années, d'avoir ri avec moi, d'avoir râlé avec moi… merci de m'avoir rassurée (plus d'une fois !), conseillée, écoutée… Tu as été, et tu restes évidemment !, une alliée de choix dans ce monde un peu flou et très fou.

Je voudrais aussi remercier Mélanie PRUVOST. Ton arrivée parmi nous a été un vrai bénéfice, un réel atout même si, il faut bien l'avouer, j'étais (un peu ?) anxieuse au départ ! J'ai beaucoup appris avec toi je suis ravie de pouvoir travailler sur le projet **GENETIX** avec Marie-France et toi.

Je souhaite aussi remercier les membres de mon comité de suivi de thèse : Christine KEYSER (MCF, Université de Strasbourg), Pierre-Yves MILCENT (MCF, Université Toulouse Jean Jaurès) et Rémy PETIT (INRA) dont les conseils ont permis d'améliorer considérablement ce travail de thèse. Par ailleurs, cela a été l'occasion de créer, je le crois, de belles dynamiques de travail. Je remercie tout particulièrement Pierre-Yves MILCENT pour l'aide qu'il m'a apportée lors de la réalisation de cartes de synthèses ainsi que pour les discussions fructueuses autour des hypothèses concernant la transition âge du Bronze – âge du Fer. Et enfin, merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir conviée à animer un séminaire pour les étudiants du Master Archéologie, Sciences pour l'Archéologie (parcours Arts, Sociétés et Environnements de la Préhistoire et de la Protohistoire : Europe, Afrique ; Université Toulouse Jean Jaurès).

Un merci tout particulier à l'ensemble des membres de PACEA. Merci à l'équipe pédagogique qui, dès ma licence, m'a permis d'entrevoir ce monde et de m'y faire une (petite) place. Merci à Priscilla BAYLE, Isabelle CRÈVECŒUR, Jean-Philippe FAIVRE, Myriam BOUDADI-MALIGNE et Jean-Baptiste MALLYE de

m'avoir donné l'opportunité de fouiller avec eux et de découvrir d'autres facettes de notre travail. Un merci spécial à Frédéric SANTOS, sans qui la vie serait bien plus compliquée ! Un grand merci à ceux qui ont pris et prennent toujours le temps de s'arrêter pour dire bonjour, prendre des nouvelles et apporter leur soutien. Enfin, merci à tous ceux avec qui j'ai partagé mes repas en rigolant et en échangeant (souvent) des recettes !

Enfin, aux collègues rencontrés lors de colloques, notamment au colloque de l'AFEAF, à Prague : merci pour ces échanges ! J'adresse mes remerciements les plus chaleureux à Stéphanie ADROIT, Antoine DUMAS, Alexandre BERTAUD et Marilou NORDEZ. Je propose qu'on se retrouve prochainement autour d'un banquet !

Je remercie aussi Marion BINDÉ, Arthur LECK, Carole BIRON, Sarah KOURDI et Edith GUIRO avec qui j'ai eu le plaisir d'organiser la 5e Journée des Doctorants de la FSAB.

J'adresse aussi mes remerciements à Frédéric GARABETIAN ainsi qu'à tous les membres du Conseil de l'Ecole Doctorale pour tout ce que j'ai pu apprendre à leurs côtés au cours des différents conseils. Mes remerciements à Bettie CORMIER, Betty CHAUMET, Charlie PAUVERT, Manon PIERDET, Simon MICHEL et Royston FERNANDES. Ce fut une fantastique aventure d'organiser avec vous la Première Journée des Doctorants de l'EDSE.

Je voudrais aussi adresser un remerciement tout particulier à Aurélie. Merci pour tes cours de Yoga qui m'ont fait, le temps d'un instant, ne penser qu'à moi. Merci pour tes retraites en Dordogne et au Portugal qui ont été une grande source de joie, de plaisir et surtout de belles rencontres (n'est-ce pas Marie ?!). Comme dirait Marie, « t'es canon » ! J'espère que tu nous concoctes pour très bientôt une belle aventure. Namasté.

Merci à tous mes amis qui ont su, par un sourire, un message, un verre partagé… alléger mon quotidien et me rappeler à quel point tout cela en valait la peine. Mes pensées vont à Eloise & Guillaume, Harmony & JB, Cycy & Alice, Valérie, Jonas, Laura, Manon, Ronich & Glenn, Orianne & Pierre, Charlotte & Jérémy, Emilie & Julien (et surtout le petit Corentin), la famille Moillet-Pinchon…

Une spéciale dédicace à mes amies parties s'exiler en région parisienne. Il parait que l'on dit « loin des yeux loin du cœur » mais en ce qui nous concerne ça ne s'est pas vérifié ! Chaque petit moment passé avec chacune d'entre vous est une pépite précieuse. Merci, Léa & Sophie, d'être vous.

Je voudrais aussi, bizarrement, remercier ma thèse. Oui oui. Après 3 ans, je ne peux toujours pas dire s'il s'agit d'une bonne situation. « *Mais vous savez, moi je ne crois pas qu'il y ait de bonne ou de mauvaise situation. Moi, si je devais résumer ma vie aujourd'hui avec vous, je dirais que c'est d'abord des rencontres, des gens qui m'ont tendu la main, peut-être à un moment où je ne pouvais pas, où j'étais seul chez moi. Et c'est assez curieux de se dire que les hasards, les rencontres forgent une destinée… Parce que quand on a le goût de la chose, quand on a le goût de la chose bien faite, le beau geste, parfois on ne trouve pas l'interlocuteur en face, je dirais, le miroir qui vous aide à avancer. Alors ce n'est pas mon cas, comme je le*

disais là, puisque moi au contraire, j'ai pu ; et je dis merci à la vie, je lui dis merci, je chante la vie, je danse la vie… Je ne suis qu'amour ! » Pardon, je m'égare… Merci à toi, donc, ma thèse, d'avoir mis sur mon chemin des gens extraordinaires. Plus que de simples collègues, certains sont devenus de vrais amis. Antho, je ne sais même pas par où commencer ! Alors, entre autre : merci pour les cours de SIG, d'utilisation d'Inkscape, de LibreOffice et autres logiciels libres en tout genre. Merci pour tes nombreuses relectures (du manuscrit de thèse, des articles, des propositions de communication…), pour les citations du jour, les articles insolites… Et surtout merci d'être mon ami. Parmi ces belles rencontres, totalement inattendues, il y a la famille CHALOPIN. Le hasard a voulu, Domitille, que tu viennes terminer ton post-doc au sein de notre laboratoire, et quelle belle idée il a eu, ce hasard. Cette dernière année aurait été moins agréable sans vous. Il y aurait eu moins de barbecue-piscine, d'apéro ou de glace sur la plage… Caro, que dire sinon un énième merci ?! Pour ton soutien lors de moments vraiment difficiles, pour ton sourire, pour ton envie de danser permanente, pour nos virées shopping, pour l'amour partagé des mojitos…

Merci à la famille PRUVOST-DE PAOLA, Mélanie, Ricardo, Néo et Lou de nous avoir convié à des soirées Barbecue et à des stages de danse.

Enfin, à tous mes compagnons de galère : Daniela ROSSO, Anthony SÉCHER, Elsa GAROT, Mathilde SAMSEL, Caroline PARTIOT, Marion BINDE, Mathieu BOSQ, Camille LESAGE, Lysianna LEDOUX, Rebeka ROUMTILOVA, Mikel ARLEGUI, Flora CHAUVET, Sélim NATAHI, Marie MATU, Léonie REY, Erwan VAISSIÉ, Anaïs VIGNOLES, Quentin VILLENEUVE, Monica GALA, Dany COUTINHO-NOGUEIRA. Bravo à ceux qui ont accosté, et bon vent à ceux qui naviguent encore ! À Anna LOEFF, j'admire le courage dont tu as fait preuve. Il faut de la force, pour accepter de renoncer à un rêve qui nous fait mal.

À tous ceux que je n'ai pas eu le temps de mieux connaître : Ana ARZELIER, Laura MARÉCHAL, Eliza ORELLANA-GONZALEZ… je vous souhaite de vivre de belles aventures.

À tous les post-doctorants croisés au cours de ces trois années : Pierre, Vito, Véro, Jessica, Kate, Laura, Irene, Alessandra… Qui sait ce que l'avenir nous réserve ?

À Dany : ces derniers mois à tes côtés ont été très agréables, notamment grâce à notre tentative de recréer une jungle dans notre bureau.

À Maïté RIVOLLAT, Alexandre BERTAUD, Anthony SÉCHER et Mélanie PRUVOST : ce manuscrit ne serait pas le même sans vos relectures et vos conseils avisés. Une mention spéciale à Alexandre, pour la patience dont il a fait preuve, pour les discussions passionnantes, pour l'amour des fibules, des torques et des épées… Et à Anthony : merci pour ton aide, plus que précieuse, dans la mise en page de ce manuscrit.

Un immense merci à ma famille. Mon papa & ma maman, tout particulièrement. Vous avez cru en moi à chacun de mes pas et bien que mes choix aient pu vous paraître farfelus, vous m'avez laissé essayer, rater, me relever, bifurquer, et, j'espère, réussir… À mes grandes sœurs adorées, Anne-Sophie & Aude-Laurence,

qui m'ont offert la chance, l'honneur même ! de devenir « Tata Claire ». À Charlyne, Roxanne et Maxime : merci d'être là, d'être innocents, curieux, joyeux. Surtout ne grandissez pas ! Ou en tout cas pas trop vite… Merci aussi à mes deux beaux-frères, Philippe & Erwann ainsi qu'à Sandrine, José, Mathis, Anaïs et Nicole pour les moments passés tous ensemble. À ma Oma pour la transmission des recettes de famille (peut-on parler d'archéologie de la cuisine ?!) et pour l'intérêt porté à mon travail (quel travail méticuleux de conserver pour moi chaque article que tu lis qui parle d'archéologie !). Je suis ravie de pouvoir partager tout ça avec toi. À Brigitte, Claude, Johanna, Stéphane, Virginie, David, Soledad, Benjamin, Samuel, Clément, Hugo et Largo pour les soirées Flammenkuëche et le reste.

Mes remerciements les plus chaleureux à ma belle-famille : Bernard, Clara & Thomas, Zélie, Mamie et *cie*. À Magali : tu nous manques. Une pensée toute particulière pour mes charmants neveux Marianne & Cédric… J'aimerais tant avoir autant d'énergie que vous !

Enfin, à Koren qui m'a portée (et surtout supportée) et relevée tout au long de ce périple avec une confiance et un engagement à toute épreuve. Ma vie est bien plus lumineuse depuis que tu en fais partie. Merci de faire de notre chez nous un refuge, pour nous deux, mais aussi pour nos adorables boules de poils. Et surtout un immense merci pour ton rire et ton sourire, pour ta patience, pour ton amour. Qu'importe ce que l'avenir nous réserve, tant que nous sommes ensemble. Je t'aime.

Sommaire

Remerciements.....5
Introduction.....17
Partie 1 État de l'art et Problématiques.....20
Chapitre 1. L'âge du Fer en Europe : données archéologiques.....22
I. Un bref historique des recherches.....23
II. Le Premier âge du Fer.....25
III. Le Second âge du Fer.....26
III.1. Une ou des cultures celtiques ?.....26
III.2. La transition entre le Premier et le Second âge du Fer.....28
IV. Une géographie culturelle en regard de la géographie physique.....30
IV.1. La haute vallée de la Seine.....31
IV.2. La basse vallée de la Seine.....32
IV.3. Diversité culturelle et diversité biologique.....33
Chapitre 2. La génétique, un outil précieux pour reconstruire les évènements du passé.....35
I. Du Paléolithique supérieur à la Néolithisation.....37
I.1. Le Paléolithique supérieur.....37
a. Les marqueurs uni-parentaux.....37
b. Les données paléogénomiques.....39
I.2. La Néolithisation.....41
a. Les marqueurs uni-parentaux.....42
b. Les données paléogénomiques.....43
II. La fin du Néolithique et l'âge du Bronze.....43
II.1. Les marqueurs uni-parentaux.....43
II.2. Les données paléogénomiques.....45
III. L'âge du Fer.....49
III.1. Les marqueurs uni-parentaux.....51
a. Le cas de l'Allemagne.....51
b. Le cas de l'Espagne.....52
c. Le cas de l'Italie.....53
III.2. Les données paléogénomiques.....54
a. L'Europe de l'Est et les Balkans.....54
b. L'Europe de l'Ouest.....55
III.3. Synthèse.....58
Chapitre 3 : Objectifs & Problématiques.....60
Partie 2 Matériel & Méthodes.....66

Chapitre 1. Matériel : Trois nécropoles au nord de la France....68
I. Barbuise 'Les Grèves de Frécul'....69
I.1. Généralités....69
I.2. Historique des découvertes....69
I.3. Données biologiques et archéologiques....72
I.4. Choix des individus étudiés....73
II. Gurgy 'Les Noisats'....74
II.1. Généralités....74
II.2. Données biologiques et archéologiques....75
II.3. Choix des individus étudiés....76
III. Urville-Nacqueville....77
III.1. Généralités....77
III.2. Historique du site : premières découvertes, premières opérations....77
III.3. La reprise des études....78
III.4. La nécropole : données biologiques et archéologiques....79
III.5. Choix des individus étudiés....80
IV. Critère de sélection des échantillons....82
IV.1. Critères bio-moléculaires....82
IV.2. Critères archéologiques....83
a. À l'échelle du site....83
b. À l'échelle régionale....84
c. À l'échelle continentale....84
Chapitre 2. Les méthodes en paléogénétique et paléogénomique....87
I. Objet d'étude : l'ADN humain....87
I.1. L'ADN nucléaire....87
I.2. Le chromosome Y....88
I.3. L'ADN mitochondrial....88
II. Les limites de l'ADN ancien....89
II.1. La conservation....89
II.2. La contamination....91
III. Préparation, extraction et purification de l'ADN....91
III.1. Les prélèvements....92
III.2. La préparation des échantillons....92
a. Les prélèvements en conditions aseptiques....92
b. Les prélèvements en conditions non aseptiques....92
III.3. L'extraction....93
a. La décontamination....93
b. L'extraction....93

c. La purification....94
IV. La paléogénétique « classique »....94
IV.1. Les Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs)....94
IV.2. Le séquençage de la région HVR1....95
IV.3. L'ADN mitochondrial : analyses statistiques....97
a. Description génétique....97
b. Distances génétiques....97
IV.4. Chromosome Y : analyses....98
V. Les années 2000 et l'essor de la paléogénomique....98
V.1. Principe....99
a. Les génomes complets et les génomes à faible couverture....100
b. L'enrichissement par capture....103
V.2. Les analyses bio-informatiques....104
V.3. Les analyses statistiques....106
a. À l'échelle de l'individu....106
b. À l'échelle du groupe....107
c. À l'échelle de la population....107
Partie 3 De l'approche populationnelle aux dynamiques de population....112
Chapitre 1. Analyses de la nécropole d'Urville-Nacqueville....114
I. Objectifs des études....114
II. Les échanges transmanches en Normandie : l'apport de l'étude paléogénétique....115
III. Croisement des données génétiques, archéothanatologiques et biologiques....136
III.1. Matériel & Méthodes....136
III.2. Résultats et discussions de l'analyse SIG....137
a. Les données paléogénétiques....137
b. Le traitement SIG....138
c. Confrontation des données paléogénétiques et du traitement SIG....142
III.3. Les cas particuliers : des corps sans tête et des têtes sans corps....144
a. La mandibule 108- et l'os coxal 108-2....144
b. Les sépultures 40-1 et 40-2....144
c. Les sépultures 87-A et 87-B....145
d. La sépulture 20....147
e. La mandibule 83-bis....147
f. Synthèse & discussions....147
IV. Une sépulture de jumeaux à l'âge du Fer....152
IV.1. Introduction....153
IV.2. A burial included in a specific funerary sector....154

IV.3. A Simultaneous burial....155
IV.4. Same age at death....155
IV.5. Same maternal lineage....156
IV.6. Discussion....158
IV.7. Acknowledgements....160
IV.8. References....160
Chapitre 2. Unité et Diversité du monde celtique : un nouveau regard....163
I. Objectifs....163
II. Le site de Gurgy 'Les Noisats'....164
III. Comparaison des sites de Gurgy 'Les Noisats' et d'Urville-Nacqueville....168
IV. Le site de Barbuise : fonctionnement et comparaisons diachroniques....179
IV.1. Matériel & Méthodes....179
IV.2. Résultats & Discussions....180
a. Diversité génétique....180
b. Fonctionnement du groupe inhumé à Barbuise 'Les grèves de Frécul'....183
c. Héritage maternel des groupes de l'âge du Fer en France....187
Chapitre 3. Approche paléogénomique....194
I. Introduction....194
II. Matériel & Méthodes....195
II.1. Présentation des sites....195
II.2. Choix des individus....196
III. Résultats....196
III.1. Détermination du sexe....200
III.2. Détermination des haplogroupes mitochondriaux et du chromosome Y....200
III.3. Comparaison avec les populations européennes actuelles....202
III.4. Comparaison avec les populations anciennes européennes....206
III.5. Un ou des groupes de l'âge du Fer en France ?....209
a. Composante 'chasseurs-cueilleurs de l'Ouest (WHG)'....210
b. Composante 'Néolithique'....210
c. Composante 'Yamnaya'....210
III.6. Différences hommes & femmes....214
a. Alsace....215
b. Bassin parisien....215
c. Nord....216
d. Normandie....216
e. Occitanie....216
Partie 4 Synthèse générale & Discussions....220
I. Résumé des données obtenues....222

I.1. L'approche paléogénétique....222
I.2. L'approche paléogénomique....224
II. L'approche populationnelle : un nouveau regard sur les sociétés gauloises....227
Conclusions & Perspectives....235
Bibliographie....240
Table des figures....254
Table des tableaux....259
Annexes....261
Partie 2 – Chapitre 1 : Matériel....263
I. Individus sélectionnés pour le site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul'....263
II. Individus sélectionnés pour le site de Gurgy 'Les Noisats'....264
III. Individus sélectionnés pour le site d'Urville-Nacqueville....265
Partie 2 - chapitre 2 : Méthodes....266
I. Protocole de construction des librairies d'ADN non UDG....266
II. Bilan des extractions et des librairies réalisées sur le site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul'....270
III. Bilan des extractions et des librairies réalisées sur le site de Gurgy 'Les Noisats'....271
IV. Bilan des extractions et des librairies réalisées pour le site d'Urville-Nacqueville....272
Partie 3 – Chapitre 1 : Analyses d'Urville-Nacqueville....274
I. Illustration des relations transmanches (SI de l'article)....274
I.1. Données génétiques des manipulateurs....274
I.2. Résultats pour les 40 individus analysés....275
I.3. Base de données en ADN ancien....276
I.4. Résultats des SNPs mitochondriaux et du chromosome Y....280
I.5. Indices de diversité génétique....281
I.6. Fréquences des haplogroupes dans les populations anciennes....282
I.7. Haplotypes partagés avec les populations anciennes....283
I.8. Table des FST avec les populations anciennes....284
I.9. Base de données des populations modernes....285
I.10. Fréquences des haplogroupes dans les populations modernes....289
I.11. Table des FST avec les populations modernes....290
I.12. Haplotypes partagés avec les populations modernes....291
I.13. Carte de répartition des principaux complexes culturels en Europe à l'âge du Bronze et à l'âge du Fer....292
I.14. Répartition des haplogroupes mitochondriaux....292
I.15. ACP prenant en compte les possibles apparentements....293
I.16. MDS réalisée à partir des FST calculées avec les populations anciennes....294
Partie 3 – Chapitre 2 : Unité et Diversité du monde celtique, un nouveau regard....295
I. Comparaison des sites de Gurgy 'Les Noisats' et d'Urville-Nacqueville (SI de l'article)....295

I.1. Base de données des populations anciennes.....295
I.2. Haplogroupes et haplotypes des individus d'Urville-Nacqueville.....299
I.3. Haplogroupes et haplotypes des individus de Gurgy 'Les Noisats'.....300
I.4. Résultats des SNPs mitochondriaux d'UN.....301
I.5. Résultats des SNPs du chromosome Y pour UN.....302
I.6. Résultats des SNPs mitochondriaux de GLN.....303
I.7. Résultats des SNPs du chromosome Y pour GLN.....304
I.8. Diverité génétique.....305
I.9. Fréquences des haplogroupes dans les populations anciennes.....306
I.10. Haplotypes partagés avec les populations anciennes.....307
I.11. Table des FST.....309
I.12. Haplotypes partagés avec les populations anciennes en fonction de l'enclos d'UN.....310
I.13. Table des FST.....312
I.14. Taux de succès dans la récupération de l'ADN mitochondrial, selon le site et les éléments anatomiques. En bleu UN : Urville-Nacqueville et en GLN orange : Gurgy'Les Noisats.....312
I.15. ACP prenant en compte les potentiels apparentements.....313
I.16. ACP considérant UN comme deux groupes (un groupe intra et un extra enclos).....314
II. Le site de Barbuise : fonctionnement et comparaisons diachroniques.....315
II.1. Résultats des analyses sur le site de Barbuise.....315
II.2. Résultats des SNPs mitochondriaux.....316
II.3. Résultats des SNPs du chromosome Y.....317
II.4. Base de données des populations anciennes.....318
II.5. Fréquence des haplogroupes dans les populations anciennes.....322
II.6. Haplotypes partagés avec les populations anciennes.....323
II.7. Table des FST avec les populations anciennes.....324
Partie 3 chapitre 3 : Approche paléogénomique.....325

INTRODUCTION

Dans l'archéologie de la mort comme dans celle des peuplements anciens, les études paléogénétiques et, plus récemment paléogénomiques, ont permis de réaliser des avancées considérables dans la compréhension des sociétés humaines. Que ce soit pour le Paléolithique supérieur, le Néolithique ou l'âge du Bronze, ces études ont apporté de nouveaux arguments permettant de reconstituer les dynamiques de ces groupes en Europe et de discuter du fonctionnement des communautés (modes matrimoniaux, système de filiations…). Au cours de la dernière décennie, les approches archéogénétiques, ont vu leur nombre augmenter de façon considérable. Néanmoins, deux constats peuvent être faits. Le premier est que ces études ne couvrent pas la totalité du territoire européen, la France étant, à l'heure actuelle, la grande oubliée des études paléogénomiques. Le second concerne une sous-représentation des populations de l'âge du Fer en Europe, les données disponibles pour cette période ne regroupant que 44 séquences mitochondriales (Allemagne, Espagne, Italie) et 26 données génomiques (Angleterre, Bulgarie, Croatie, Espagne et Hongrie) et aucune donnée n'est disponible pour le territoire français. Or, l'âge du Fer, et notamment le Second âge du Fer, est bien connu du grand public pour ses batailles légendaires comme celles de Gergovie ou d'Alésia. Cette période présente, depuis Napoléon et la création de la Commission Topographique des Gaules et du Musée des Antiquités Celtiques et Gallo-Romaines, une position particulière dans l'imaginaire français (liée à un fort sentiment de nationalisme) qui explique sans doute les nombreuses recherches sur ce contexte chrono-culturel. Cependant, ces études se sont longtemps attachées à décrire ces sociétés via leur culture matérielle et leurs pratiques funéraires. Elles se sont aussi reposées sur les sources antiques, à savoir les récits des auteurs grecs et latins, dont l'objectivité peut être discutée. Ces nombreuses études ont soulevé plusieurs débats majeurs et persistants, telles que les modalités de mise en place et de diffusion des cultures de l'âge du Fer. Pour le Premier âge du Fer, le noyau Hallstattien a été considéré comme le point d'émergence de ce complexe culturel qui, dans la nomenclature archéologique est aussi appelé Hallstatt (ce qui prête à confusion). Pour certains auteurs, le Second âge du Fer est assimilé à une entité culturelle unique qui aurait émergé en Europe Centrale et en Bohême avant de diffuser sur une large partie de l'Europe. Pour d'autres auteurs, il correspond à une mosaïque de complexes culturels, unis par des marqueurs communs, comme, par exemple l'art. Ces complexes se positionneraient en continuité de ceux définis pour l'âge du Bronze et le Premier âge du Fer.

L'obtention de données génétiques pour les populations Gauloises, et leur comparaison avec les données archéologiques permettra de renouveler la documentation disponible et de participer entre autres au débat questionnant les processus de transition culturelle (entre migration(s) et/ou acculturation). Par ailleurs, l'obtention de ce type de données constituera également une opportunité majeure d'aborder les questions de corrélation entre diversité culturelle et biologique ainsi que les questions d'échanges entre populations. D'autres questions, notamment l'organisation des sociétés ou les modes matrimoniaux pourront enfin être abordées. Pour l'âge du Fer, nous avons la chance de disposer de témoignages indirects, décrivant le fonctionnement social des populations Gauloises, qui pourront donc être directement confrontés aux données génétiques.

L'enjeu de ce travail est donc de proposer un renouvellement de la documentation permettant de contribuer de façon innovante aux débats sur les sociétés Gauloises.

Ce travail a tout d'abord été construit autour de la nécropole d'Urville-Nacqueville (Manche). Ce site avait fait l'objet d'une première analyse paléogénétique dans le cadre de mon master de recherche en 2015, qui avait révélé une conservation exceptionnelle de l'ADN sur cette nécropole. Par ailleurs, cette nécropole atypique offrait l'opportunité d'utiliser les données génétiques à plusieurs échelles. En effet, le grand nombre d'individus, la présence d'un enclos ainsi que les indices d'échanges avec l'Angleterre permettaient d'aborder à la fois les questions d'organisation de l'espace funéraire (et d'en faire des inférences socio-culturelles) et de tester l'existence de flux de gènes entre l'Angleterre et la Normandie. L'application d'une approche similaire pour deux sites situés dans les vallées de la Seine (Barbuise 'Les Grèves de Frécul') et de l'Yonne (Gurgy 'Les Noisats'), également fouillés par S. Rottier, permettait d'étendre le cadre géographique de l'étude et de rechercher les variations ou ressemblances entre sites / communautés gauloise. En effet, ces deux sites, bien que géographiquement proches, présentent chacun leurs singularités, tant dans l'organisation de l'espace funéraire et le recrutement des défunts que dans les réseaux d'échanges auxquels ils semblent être intégrés. Le site de Barbuise (Aube) correspond à un ensemble funéraire composé de plusieurs enclos regroupant eux-mêmes plusieurs individus, était l'occasion d'avoir accès à une communauté importante (car ayant livré une centaine d'individus) permettant de discuter du fonctionnement de ces enclos entre-eux. Le site de Gurgy (Yonne), qui correspond à un tumulus ayant livré les restes d'une quarantaine d'individus dont l'étude était l'opportunité de tester l'hypothèse d'un fonctionnement peut-être familial. En outre, Gurgy 'Les Noisats' est aussi connu pour un site daté du Néolithique ayant permis l'obtention de données paléogénétiques attestant que

cette région est un carrefour de communication. Des données similaires pour l'âge du Fer permettront donc de discuter du maintien de ces réseaux d'échanges sur un temps long.

À partir de ces différents sites, l'objectif est d'obtenir des données populationnelles permettant de discuter des groupes à l'échelle *(i)* locale, *(ii)* régionale et *(iii)* continentale.

Afin d'exposer de façon claire les questionnements abordés dans notre travail, il nous semble primordial de présenter, dans une première partie, les apports de l'archéogénétique à l'étude des populations du passé ainsi que les données archéologiques concernant l'âge du Fer. Nous avons essayé de dresser, dans ces chapitres, un bilan des connaissances de façon à présenter, de façon didactique, les cadres chrono-culturel et méthodologique dans lesquels notre étude se place. Ces deux chapitres permettront de démontrer, dans les objectifs et problématiques de notre étude, en quoi l'approche archéogénétique a toute sa place pour l'étude des populations Gauloises. Cette première partie est suivie de la présentation du matériel étudié ainsi que des méthodes appliquées sur l'ensemble des vestiges. La troisième partie présente les résultats des études. Cette thèse suivant le format d'une thèse sur article (deux articles sont publiés et un est prêt à être soumis), chaque étude est proposée sous le format d'un article présentant le matériel, un bref résumé des méthodes puis les résultats et discussions. Le premier chapitre est dédié aux études portant sur la nécropole d'Urville-Nacqueville. Le deuxième chapitre confronte, de façon systématique, les données obtenues pour l'ensemble de nos sites et illustre ainsi l'importance des données populationnelles pour discuter de l'unité et de la diversité de ces groupes. Le troisième et dernier chapitre présente les résultats des analyses génomiques, menées en collaboration avec M. Pruvost. Enfin, une discussion générale reprend l'ensemble de nos résultats, paléogénétiques et paléogénomiques afin d'en faire la synthèse et d'en dégager les principaux apports.

PARTIE 1

ÉTAT DE L'ART ET PROBLÉMATIQUES

CHAPITRE 1.

L'ÂGE DU FER EN EUROPE : DONNÉES ARCHÉOLOGIQUES

En Europe tempérée, l'âge du Fer se découpe en deux périodes distinctes : le Premier âge du Fer, aussi appelé Hallstatt et le Second âge du Fer connu sous le nom de La Tène (fig. 1).

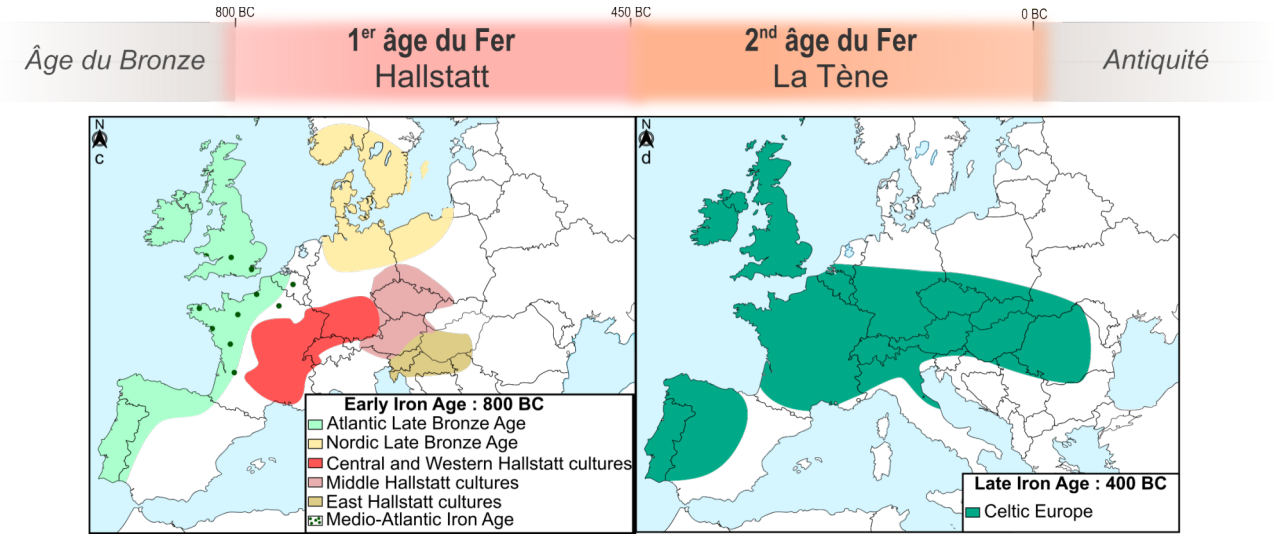


Figure 1: Chronologie de l'âge du Fer en Europe tempérée et répartition géographique des différents complexes identifiés au Premier et au Second âge du Fer (d'après Fischer et al., 2018). Ici la répartition de l'entité celtique a été définie par https://www.universalis.fr/encyclopedie/celtes/

Il ne s'agit pas ici de présenter exhaustivement l'âge du Fer mais seulement de dresser un portrait de cette période afin que le lecteur puisse comprendre, d'une part le cadre chronologique, culturel et régional dans lequel nous nous plaçons, et, d'autre part, présenter les hypothèses débattues par la communauté des archéologues concernant la mise en place de ces cultures de l'âge du Fer. Ces deux aspects nous paraissent indispensables pour saisir la portée de nos analyses ainsi que nos résultats. L'hétérogénéité de la documentation disponible, non seulement par région mais aussi par période chronologique, explique l'absence d'une synthèse globale à l'échelle de la France. Ces disparités nous ont conduits à préférer présenter l'évolution des complexes à l'échelle régionale plutôt que de tenter une synthèse chronologique regroupant nos régions d'intérêt, à savoir le Bassin parisien et la Normandie.

Ainsi, nous présenterons succinctement le Premier âge du Fer et les mécanismes avancés par les scientifiques pour expliquer le passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer. Le Second âge du Fer

sera défini et une attention particulière sera portée sur les pratiques funéraires. De même que pour la transition Bronze-Fer, nous discuterons des processus suggérés par les archéologues pour expliquer la transition entre le Premier et le Second âge du Fer.

I. Un bref historique des recherches

Pour des besoins de compréhension et de classification des collections, Ch. J. Thomsen établit, en 1836, le système des trois âges : l'âge de la pierre, l'âge du bronze et l'âge du fer (T. Lejars 2013) Pour P. Brun, il existe trois alternatives pour définir un nouvel âge technique : la date d'apparition des premiers objets, la généralisation spatiale ou encore la généralisation sociale. Si la première option est envisagée, alors l'âge du Fer débute vers le XVIII^{è} siècle BC, si c'est la deuxième, il commence au VIIIe siècle BC et enfin, si c'est la généralisation sociale qui est envisagée comme point de départ, le début de l'âge du Fer correspond au IIIe siècle BC (Brun *et al.* 2009). De plus, selon les aires géographiques, les dates divergent. Les premières preuves attestant de l'usage du fer sont retrouvées sur le site d'Alaça Höyük (Turquie) vers 2100 BC. Il s'agit a priori d'objets de prestige (épingle…). Pour les Hittites (Anatolie), un véritable âge du Fer est établi dès le milieu du IIe millénaire. Les Grecs et les Égyptiens semblent adopter le fer vers 1200-1100 BC. Concernant l'Europe tempérée occidentale, l'utilisation du fer est attestée dans le courant du VIIIe siècle BC puis plus tardivement pour les Iles Britanniques et l'Europe du Nord (Mohen et Taborin 2009). **Pour la France, les dates consacrées sont de 800 à 25 BC, c'est-à-dire de l'arrivée du fer en Europe occidentale jusqu'à la création des provinces romaines.**

Dès le XIXe siècle, une dynamique de recherches sur l'âge du Fer s'installe et des organismes, comme la « Commission Topographique des Gaules » sont créés afin de financer, entre autre, des opérations de fouilles sur des sites de grande envergure tels que Bibracte ou Alésia. Les objets trouvés lors de ces fouilles n'ont pas toujours été correctement interprétés par les scientifiques. Pour eux, les Gaulois, peuple « barbare », ne pouvaient pas produire des objets aussi avancés, comme en témoigne ce texte de 1861 : « ce que nous tenons surtout à constater, c'est que l'on trouve à Alise des épées de type très distinct, dont l'un […] se retrouve comme nous l'avons dit à la fois en Suisse, en France, en Belgique, en Danemark, en Suède et en Irlande, et toujours reproduit en bronze ; […] nous le désignons sous le nom de 'type Gaulois' ; l'autre beaucoup plus rare jusqu'ici et appartenant à des épées de fer, ne s'est guère rencontré que là où les Romains ont laissé des traces évidentes de leur passage : nous ne craignons pas de dire […] que c'est l'épée romaine » (auteur anonyme, Revue archéologique, 1861, in Lejars 2013). Ce sont les fouilles menées sur le site palafittique de

La Tène (Autriche) qui vont faire évoluer cette vision des Gaulois. **À la fin des années 1860, le fer est reconnu comme marqueur de la civilisation Gauloise** (Lejars 2013).

Ces sept siècles sont, depuis 1876, divisés en deux périodes : la période du Hallstatt, qui correspond au Premier âge du Fer (800-450 BC) et la période de La Tène, ou Second âge du Fer (450-50 BC). C'est à H. Hildebrandt (Hildebrandt 1874) que l'on doit cette dichotomie bien qu'elle ait été rendue usuelle par J. Déchelette au début du XXe siècle dans son « Manuel d'Archéologie Préhistorique » (Dechelette 1914). Cependant, plusieurs classifications et nomenclatures existent en Europe pour ces périodes. Par exemple, dans le système établit par P. Reinecke au début du XXe siècle (tableau 2 ; et utilisé par les auteurs germaniques), le Hallstatt correspond à la phase récente de l'âge du Bronze final et le Premier âge du Fer (Verger 2015). Pour P. Reinecke, le Second âge du Fer se divise en quatre phases dont une, appelée « A » est antérieure à l'expansion celtique (Verger 2015). Un autre système a été défini, par J.-J. Hatt, au sein duquel le Hallstatt ne correspond qu'au Premier âge du Fer (Verger 2015). Cependant, pour l'âge du Fer en France, le système de P. Reinecke est aussi privilégié, notamment pour l'est du Bassin parisien et le Jura, voir même la vallée du Rhône (tableau 1).

Tableau 1: Chronologie et nomenclatures de l'âge du Fer

Dates (BC)	Période	Système « Allemand » (P. Reinecke)	Système « Français » (J.-J. Hatt)
1150-1050	Âge du Bronze	Hallstatt A1-A2	Bronze final IIa-IIb
1050-800		Halstatt B1-B2	Bronze final IIIa-IIIb
730-620	Premier âge du Fer	Hallstatt C	Hallsatt ancien
620-530		Hallstatt D1	Hallstatt moyen
530-460		Hallstatt D2-D3	Hallstatt final I-II
460-400	Second âge du Fer	La Tène A	La Tène Ia
400-320		La Tène B1	La Tène Ib
320-250		La Tène B2	La Tène Ic
250-180		La Tène C1	La Tène IIa
180-150		La Tène C2	La Tène IIb
150-90		La Tène D1	La Tène IIIa
90-25		La Tène D2	La Tène IIIb

Un problème délicat, et inhérent aux périodes dites protohistoriques, est la confrontation des données littéraires (textes grecs et latins), archéologiques et linguistiques. Il existe parfois des différences ou des décalages entre ces témoignages qui attestent que les individus celtophones ont

pu avoir des manifestations culturelles différentes (Vitali 2006). Ces recherches par région ont permis d'établir que derrière cette apparente unité se cache une réelle diversité (Mohen et Taborin 2009).

II. Le Premier âge du Fer

La civilisation du Hallstatt tient son nom du site éponyme situé en Autriche. La **nécropole de Hallstatt**, découverte en 1846 par G. Ramsauer, a été fouillée pendant une vingtaine d'années et a permis de mettre au jour près d'un millier de squelettes et de nombreux objets en fer.

À la lecture de textes anciens, certaines hypothèses concernant le début de l'âge du Fer ont été établies. Certains pensaient que le fer avait été introduit en Europe par les Cimmériens venus des steppes orientales (Mohen et Taborin 2009). Ces hypothèses sont désormais abandonnées et, malgré l'existence de caractères communs, il existe des détails locaux ou régionaux qui semblent contester ou au moins minimiser les hypothèses d'invasion. Mais dans ce cas, comment aborder la question de la transition entre l'âge du Bronze et le Premier âge du Fer ? Doit-on imaginer que les transitions sont nécessairement dichotomiques et se traduisent soit par une continuité soit par une rupture ? Depuis plus d'une trentaine d'années, ces questions sont réévaluées et les spécialistes tendent non plus à raisonner à l'échelle générale mais à décrire des phénomènes reconnaissables. Ces réévaluations ont révélé des rythmes différents en fonction des régions et/ou du matériel archéologique étudié (Milcent, 2009 ; Verger, 2015). **Par conséquent, fixer la limite pour le passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer entre le Hallstatt B3 et le Hallstatt C est une convention arbitraire qui ne reflète pas la réalité archéologique régionale** (Verger 2015). Cette difficulté à placer une limite claire entre ces deux périodes s'explique par une utilisation progressive du fer et non pas par une substitution brusque d'un matériau à un autre (Verger 2015). Ainsi, certains objets peuvent être mixtes, comme certaines épées à lame martelée en fer et poignée en bronze (Verger 2015). Par ailleurs, cela se traduit aussi dans la fabrication des épées hallstattiennes qui, jusqu'au milieu du VIIe siècle BC, peuvent être en bronze ou en fer, sans que cela n'ait une réelle incidence sur leur forme (Verger 2015). D'autres marqueurs culturels, comme la céramique, ne montrent pas une rupture franche entre les deux périodes et semblent plutôt être soumis à une lente évolution (Verger 2015).

Enfin, notons que les différents évènements marquant la transition de l'âge du Bronze à l'âge du Fer ne sont pas contemporains, ne sont pas soumis aux mêmes rythmes et s'étalent, en réalité, sur les deux siècles qui couvrent la fin de l'âge du Bronze et la première phase de l'âge du Fer

(Verger 2015). Par ailleurs, bien que J. Déchelette désigne tout le Premier âge du Fer par « période de Hallstatt », il existe des différences. On peut ainsi déceler plusieurs traditions au sein de cet ensemble. Pour plus de détails concernant cette période, nous renverrons à la lecture de la bibliographie (par exemple : Dechelette, 1914 ; Mohen et Taborin, 2009 ; Verger et Buchsenschutz, 2015).

III. Le Second âge du Fer

Le Second âge du Fer, ou **période de La Tène, doit son nom au site éponyme situé au bord du lac Neuchâtel en Suisse**. Ce site, découvert au XIXe siècle a été fouillé par H. Kopp, sous la direction du colonel F. Schwab. A la même époque, en France, certains sites, tels qu'à Alise-Sainte-Reine (Alésia), à Gergovie ou au mont Beuvray (Bibracte) sont aussi découverts. C'est J. Déchelette qui va mettre en évidence de fortes ressemblances entre ces sites dits **« celtiques »** des IIe et Ier siècles BC malgré leur large répartition géographique qui s'étend de l'Atlantique jusqu'à la Hongrie (fig. 1).

III.1. Une ou des cultures celtiques ?

Une question qu'il est nécessaire de se poser, lorsque l'on parle de « celtes » ou de « culture celtique » est, qu'est-ce qu'un celte ? « Les 'Celtes', quel que soit le sens qu'on leur donne… sont un sac magique, dans lequel on peut mettre ce que l'on veut, et d'où peut sortir à peu près n'importe quoi… » (J.R.R. Tolkien, cité par Raftery, 2006 p. 221). Cette définition donnée par J.R.R. Tolkien peut prêter à sourire, mais reflète un constat qui est toujours d'actualité. Peut-on d'ailleurs parler « d'un peuple celte » ou « de peuples celtes » ? La question est toujours débattue et a fait l'objet, en 2018, d'un colloque à l'AFEAF dont le thème était « Unité et diversité du Monde Celtique[1] ». Si l'on cherche une définition de « Celte » dans un dictionnaire (https://www.cnrtl.fr/definition/celte), nous pouvons trouver les définitions suivantes :

- 1er sens : « Anciens peuples de race indo-européenne, originaire du Haut-Danube, qui émigrèrent fréquemment en Europe occidentale au IIe et Ier millénaire avant Jésus-Christ » ;
- 2e sens : « Habitants de la Gaule celtique au temps de Jules César. Synonyme : Gaulois ».

Le Larousse donne la définition suivante, qui semble plus en accord avec les publications scientifiques les plus récentes : « Ensemble de peuples de même civilisation et parlant une langue de la famille indo-européenne, qui occupèrent une partie de l'Europe ancienne ». Il est précisé aussi **« […] Les Celtes avaient non pas une unité ethnique véritable, mais une unité de civilisation »**

1 Prague, 10-13 mai 2018

(https://www.larousse.fr/encyclopedie/divers/Celtes/112310). Ces définitions rejoignent celle publiée dans un article de P. Brun qui écrit, à propos des Celtes, « ce sont des locuteurs d'une langue celtique, porteurs d'une même culture matérielle et artistique. Il faut, bien sûr, concevoir cette communauté culturelle au niveau le plus global, ce que l'on appelle un 'complexe culturel' » (Brun, 2017 p. 137). Ce complexe culturel est mis en évidence par plusieurs standards que l'on retrouve sur une majeure partie de l'Europe à partir du Ve siècle BC. Les armes, les fibules, la céramique ainsi que l'art définissant la culture matérielle laténienne (Milcent 2006). Notons que les termes de « celtique » et de « laténien » ne sont pas équivalents, la culture laténienne étant inclue dans la diversité de la culture celtique.

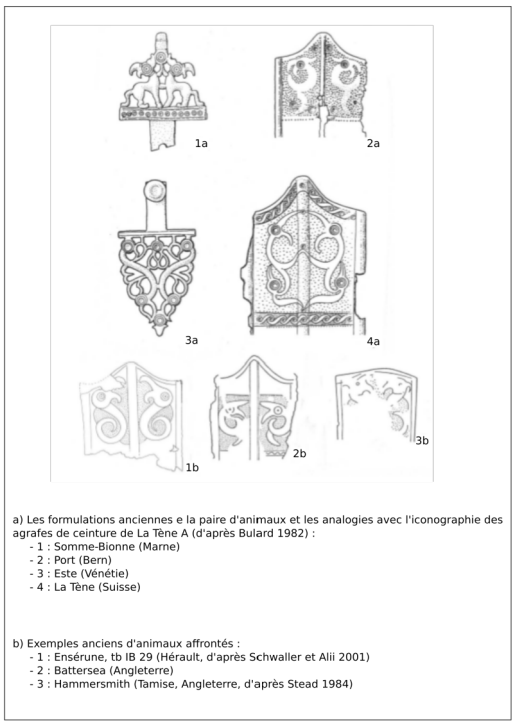


Figure 2: Exemples de figures de dragons affrontés (modifié d'après Lejars, 2003)

Un des éléments les plus caractéristique de ce complexe culturel est l'art. En effet, il s'étend sur une grande partie de l'Europe comprenant les Iles Britanniques, la Gaule, l'Europe centrale, le Nord de l'Espagne ainsi que l'Italie (Duval 1989). Quelques traces de cet art sont aussi retrouvées dans les Balkans, en Pologne ou encore en Russie méridionale (Duval 1989).

Les décors les plus emblématiques de cet art sont les figures de dragons affrontés (fig. 2), qui ont été découverts sur plusieurs fourreaux d'épées répartis sur un vaste territoire (Lejars 2003).

L'apogée de « l'expansion de la culture celtique » (par expansion celtique, nous parlerons ici des limites géographiques) est placée autour du IIIe siècle BC mais les raisons ayant conduit à cette vaste répartition (fig. 1) sont encore débattues (Kruta, 2000 ; Brun, 2017) bien que l'hypothèse la plus évoquée pour discuter de cette expansion soit celle de migrations de la zone nord-alpine vers le reste de l'Europe (Brun 2017). Cette théorie migrationniste est soutenue par l'étude des objets dits « d'art » qui semble indiquer que ce dernier serait apparu dans les régions du Rhin et du Danube avant de se répandre ensuite d'un bout à l'autre de l'Europe (Duval 1989). La forte concentration de mobilier ancien retrouvé dans un espace géographique allant de la Marne à la Bohême a conduit certains archéologues à identifier cette région comme le berceau du monde laténien à partir duquel

la culture aurait diffusé vers les espaces périphériques (Milcent 2006). Cette théorie peut aussi prendre racine dans les explications avancées pour la transition du Hallstatt vers La Tène, à savoir l'influence des cultures méditerranéennes, notamment l'Italie, qui aurait été facilitée par la modification des structures sociales du Hallstatt (par exemple la chute des élites ; Kruta, 2000). Néanmoins, les recherches récentes vont à l'encontre de cette théorie diffusionniste. P.-Y. Milcent, dans ses travaux, a pu mettre en évidence que dans des régions du nord et de l'ouest de la Gaule ainsi que dans le sud-est de l'Angleterre, correspondant à l'espace « médio-atlantique » (fig. 1) certains traits caractéristiques des cultures de La Tène (par exemple : la vaisselle de table, les fibules, les armes…) sont apparus de façon précoce (Milcent 2006 ; 2009), *i.e.* une apparition contemporaine voir même antérieure à son émergence au sein du berceau laténien. Par ailleurs, on observe en Champagne, région située au cœur du potentiel lieu d'origine de la culture celtique, des liens avec l'espace médio-atlantique, liens mis en évidence par les structures d'habitats, funéraires ou cultuelles (Milcent 2006). En outre, ces liens semblent parfois exister depuis une période plus ancienne que la période de transition entre le Hallstatt et La Tène (Milcent 2006). **Ces données démontrent ainsi que la région considérée comme le noyau d'origine de la culture celtique est loin d'être une région uniforme, ce qui, de fait, remet en question l'hypothèse diffusionniste**. P.-Y. Milcent propose un modèle de « genèse multipolaire en réseaux » qui, via des réseaux de contact et d'échanges mènent à l'émergence des cultures laténiennes et non pas de la culture laténienne (Milcent 2006).

III.2. La transition entre le Premier et le Second âge du Fer

Chronologiquement, le passage du Premier au Second âge du Fer est situé autour du milieu du Ve siècle (tableau 1), **ce qui correspond à La Tène A ou La Tène Ia** (Verger 2015). Du point de vue des cultures matérielles, cette transition est caractérisée par de nombreuses ruptures. On voit ainsi un changement dans l'armement, un remplacement des chars et une réorganisation des sphères sociales et politiques, avec la disparition des résidences princières (Verger 2015). C'est aussi l'apparition du fameux « art celtique », plus particulièrement du Premier Style celtique (Verger 2015). Cependant, tout n'est pas que rupture et une certaine forme de continuité persiste entre ces deux périodes chronologiques, qui s'illustre par la persistance des formes d'exploitations du sol et l'organisation de l'espace rural ainsi que le maintien des réseaux à longue distance (Verger 2015). Par ailleurs, comme nous l'avons souligné plus haut, les recherches récentes ont montré que ces changements ne semblaient pas être en lien avec d'importants mouvements de populations. Les causes de cette transition sont donc plutôt à chercher du côté de crises économiques, sociales,

politiques ou même climatiques. La principale cause avancée serait la fin des centres de pouvoirs et le développement de grandes agglomérations artisanales et commerciales, bien que ces observations ne soient pas applicables à l'ensemble de l'Europe (Verger 2015). Cette mosaïque de caractères observée pour l'organisation des territoires est aussi valable dans le domaine funéraire, avec la persistance de certains types de monuments funéraires d'héritage hallstattien et l'apparition de nouvelles structures caractéristiques de La Tène (Verger 2015). Ainsi, la période de La Tène A correspondrait plus à une période charnière, pendant laquelle de nouvelles relations se mettent en place, qu'à une véritable rupture, ce qui conduit certains spécialistes à situer la véritable rupture entre le Premier et le Second âge du Fer au IVe siècle BC, soit La Tène B (Lejars 2015). Cette rupture semble être corrélée à plusieurs évènements, comme, par exemple, la prise de Rome (Lejars 2015). C'est à partir de là que le monde celtique s'étend à l'Europe (de l'Atlantique à la Mer Noire) et que l'on observe une homogénéisation culturelle, homogénéité perceptible à travers les objets d'artisanats comme l'art ou la parure (Lejars 2015). **Si cette uniformisation peut être liée à des mouvements de populations, mouvements évoqués par les récits des auteurs antiques, on ne peut pour autant déterminer ni le sens ni l'ampleur de ces mouvements**.

Cependant, malgré cette apparente uniformité (tout du moins au niveau des élites) se cache une réelle diversité, perceptible notamment, à travers l'étude des différentes pratiques funéraires en Gaule au Second âge du Fer. Ainsi, la définition que nous privilégions ici lorsque nous parlerons de « Celtes » ne sera pas celle d'une culture et d'une population homogène mais celle considérant qu'il s'agisse plus vraisemblablement d'une **multitude de peuples apparentés ayant des coutumes différentes** (Lejars et Gruel 2015).

Pour la France, le terme de « Gaulois » est celui le plus usité. Cette distinction est notamment due à César et à son fameux récit « La Guerre des Gaules ». Pour la suite de notre propos, nous parlerons donc essentiellement des Gaulois, qui, bien qu'il puisse susciter diverses questions semblables à celles soulevées par le mot « celte », nous semble plus approprié, au moins géographiquement.

Compte-tenu de la variabilité ainsi que de l'abondance des données, nous concentrerons notre discours sur deux régions d'intérêt : la haute vallée de la Seine et la basse vallée de la Seine (et plus spécifiquement la Normandie ; fig. 3). Le choix de ces deux régions s'explique par la localisation des sites étudiés pour notre travail, à savoir Barbuise 'Les Grèves de Frécul' (Aube), Gurgy 'Les Noisats' (Yonne) et Urville-Nacqueville (Manche). Pour la présentation des sites, nous renvoyons à la lecture de la Partie 2 – Chapitre 1.

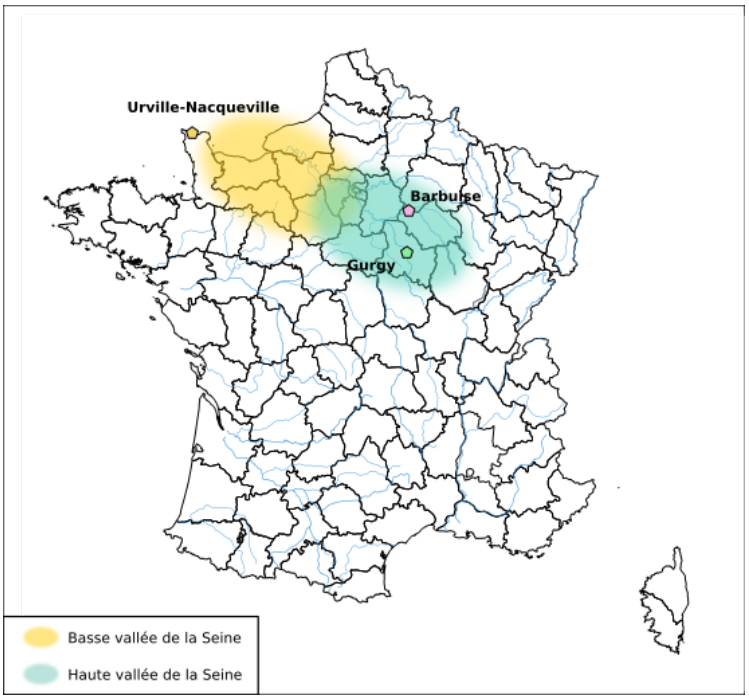


Figure 3: Localisation des sites étudiés par rapport à la vallée de la Seine

IV. Une géographie culturelle en regard de la géographie physique

La Seine est un axe fluvial majeur, qui, depuis des millénaires, oriente les flux de communication du Bassin parisien vers Paris puis la Manche et les Îles Britanniques ; puis, en retour, des provinces Atlantiques vers les Pays du Rhin supérieur et du Val de Saône, permettant ainsi une ouverture vers la Méditerranée (Mordant *et al.* 2018). **Le bassin de la Seine, structuré par ce réseau fluvial est non seulement un carrefour des voies de communication mais aussi, et surtout, un carrefour pour les différents complexes culturels**. Dès l'âge du Bronze ancien (entre 2300 et 1500 BC), on observe l'influence des cultures d'origines Atlantiques avec la diffusion de marqueurs culturels tels que des poignards ou des haches en bronze ou encore l'élaboration de tumulus qui atteignent la Haute-Seine, en aval de la ville de Troyes (Mordant *et al.* 2018). Plus à l'est, les marqueurs présentent des affinités avec ceux retrouvés dans la vallée de la Saône ainsi qu'au niveau du plateau suisse et du bassin du Rhône (Mordant *et al.* 2018). Au cours du XIVe siècle BC, l'Aube et l'Yonne vont être marqués par l'arrivée de nouvelles influences culturelles issues du Rhin supérieur ce qui se traduit par un renouvellement des traits culturels (céramique, pratiques funéraires…) potentiellement en lien avec l'arrivée de nouvelles populations (résumé par Mordant, Augereau et Millet, 2018).

Enfin, à la fin de l'âge du Bronze, une bipartition du bassin de la Seine est observée : l'est semble soumis à une influence orientale alors que le long de la basse vallée de la Seine jusqu'à Paris, ce sont les influences atlantiques qui prédominent (fig. 4 ; Mordant *et al.,* 2018).

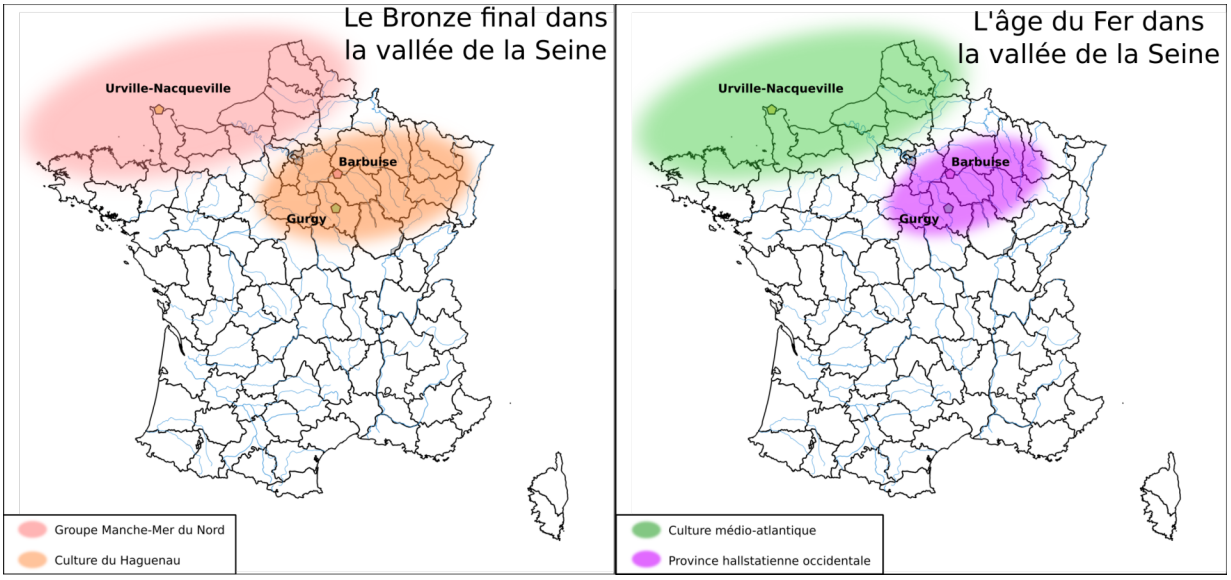


Figure 4: Cultures archéologiques identifiées en haute et en basse vallées de la Seine à l'âge du Bronze final et au Premier âge du Fer (modifié d'après Mordant et al., 2018)

Cette partition culturelle qui se met en place à l'âge du Bronze va persister et les régions de la Basse-Seine et de la Haute-Seine vont évoluer distinctement, évolution rythmée par les différentes dynamiques culturelles (fig. 4 ; Mordant, Augereau et Millet, 2018). **Cependant, il n'existe pas de barrière géographique entre ces régions et les échanges entre les sphères occidentales et orientales restent possibles *via* la Seine** (Mordant *et al.* 2018).

Néanmoins, ce constat nous pousse à considérer la haute Seine et la basse Seine comme deux espaces géographiques et culturels distincts, c'est pourquoi ils seront traités en deux parties ci-après. En effet, la haute vallée de la Seine, va s'inclure dans le domaine culturel hallstattien occidental alors que la basse-vallée de la Seine et la plupart des départements côtiers le long de la Manche vont faire partie intégrante du complexe médio-atlantique.

IV.1. La haute vallée de la Seine

Le site de Barbuise (Aube), est localisé sur la rive droite de la Seine alors que Gurgy est sur l'Yonne (principal affluent gauche de la Seine). Cette localisation par rapport à ce fleuve et à ses différents affluents revêt une certaine importance car cela les place dans des réseaux d'échanges différents, vers la Méditerranée ou vers le Rhin.

Comme mentionné précédemment, la haute vallée de la Seine fait partie, au Premier âge du Fer, de ce que l'on appelle le domaine hallstattien occidental (fig. 1 et 4). Les limites géographiques de ce complexe culturel sont vastes et correspondent au domaine Nord-Alpin, de la Bohême jusqu'à l'Est de la France en passant par la Suisse occidentale et le Sud de l'Allemagne (fig. 1 ; Verger 2015). **Le phénomène le plus emblématique de ce complexe est celui des tombes princières**. Parmi les plus connues de la région, nous pouvons citer celle de Vix, découverte en 1953 (Joffroy 1953), et celle de Lavau, découverte plus récemment, en 2015 (Dubuis *et al.* 2015). **Ces découvertes archéologiques ont confirmé l'importance des réseaux d'échanges** à cette époque, avec la présence, au sein de la tombe de la « Princesse de Vix », d'un cratère en bronze d'origine italique de Grande Grèce et de récipients étrusques. La tombe de Lavau (Ve siècle BC) représente, à bien des égards, la transition entre le Premier et le Second âge du Fer. En effet, de par son architecture, cette tombe fait partie des dernières sépultures princières de tradition hallstattienne alors que certains éléments mobiliers et immobiliers sont porteurs de nouveautés (Dubuis, 2018 ; Garcia, 2018 ; Verger, 2018). Ainsi, certains spécialistes n'hésitent pas à dire de la sépulture de Lavau que « […] c'est 'encore' le premier âge du Fer et 'déjà' le second âge du Fer » (Dubuis, 2018, p.243).

Au Second âge du Fer, la haute vallée de la Seine fait donc partie intégrante du « monde celtique ». Comme nous l'avons vu précédemment, une diversité culturelle est tout de même perceptible au sein de cet ensemble, notamment en ce qui concerne les pratiques funéraires. Une importante documentation est disponible concernant cet aspect de ces sociétés, voir par exemple L. Baray, 2003, 2016.

IV.2. La basse vallée de la Seine

Dès l'âge du Bronze, nous l'avons vu, **cette région géographique est imprégnée des cultures altlantiques**. Outre cette composante « atlantique », il est important de noter qu'**il existe des liens très forts avec l'Angleterre**, en particulier le sud-est, et que ces liens ont conduit certains chercheurs à parler d'un complexe Manche-Mer du Nord (fig. 1 et4; Marcigny et Talon, 2009). Ces liens culturels perdurent tout au long des âges du Fer, comme en témoignent de nombreux marqueurs, tels que les objets métalliques, les céramiques, les habitats circulaires ou encore les pratiques funéraires (Marcigny et Talon, 2009 ; Godard, 2013). **Les régions côtières le long de l'Atlantique et de la Manche sont d'ailleurs, au Premier âge du Fer, englobées dans un complexe dit médio-atlantique** (Milcent 2006).

Au Second âge du Fer, la basse vallée de la Seine, de même que la majorité de l'Europe, est associée aux cultures celtiques. Comme pour la haute vallée de la Seine, des différences existent et mettent en avant la variabilité des groupes observés. Les pratiques funéraires sont, à bien des égards, un aspect révélateur des différences entre des groupes régionaux contemporains et peuvent renseigner non seulement sur les choix culturels mais aussi sur l'organisation sociale du groupe. L'essor de l'archéologie préventive nous permet aujourd'hui de dresser un bilan des connaissances concernant les pratiques funéraires à l'âge du Fer en Basse-Normandie. Le corpus, estimé à une quinzaine de sites dans les années 1990 est passé à près de quatre-vingt-dix aujourd'hui, rendant difficile l'élaboration d'une synthèse. Dresser un portrait des pratiques funéraires en basse vallée de la Seine ne nous semble pas être ici le plus pertinent, et nous préférons replacer notre site d'étude, Urville-Nacqueville, au sein de ces pratiques (Partie 2 – Chapitre 1).

IV.3. Diversité culturelle et diversité biologique

Si une documentation variée et abondante existe concernant la diversité culturelle des groupes celtiques du Second âge du Fer en Europe, force est de constater que **leur identité biologique reste méconnue**. Le vaste domaine géographique considéré fait que la documentation accessible reste inégale entre les régions. Cela reste vrai pour les données génomiques récemment acquises car même si les études sont de plus en plus nombreuses, seuls une trentaine de génomes sont disponibles pour le second âge du Fer en Europe de l'ouest et seulement trois génomes pour l'est. Par ailleurs, les données disponibles à l'ouest portent essentiellement sur le Second âge du Fer alors que ceux de l'est documentent plutôt le Premier âge du Fer. En ce qui concerne le territoire de la Gaule ainsi que ses habitants, aucune donnée n'est, à ce jour, disponible. Or, comme nous allons le voir, les données paléogénétiques et paléogénomiques obtenues au cours de la dernière décennie ont permis d'apporter de nouveaux arguments convaincants permettant de discuter des problématiques de peuplements, de transition culturelle vs mouvements de populations… Par ailleurs, il nous semble important de présenter ces études afin de dresser le cadre méthodologique et de discuter de la diversité biologique des groupes antérieurs à ceux de l'âge du Fer européen, afin de pouvoir appréhender celle des groupes de l'âge du Fer et de comprendre comment elle se met en place. La partie ci-après sera donc dédiée à l'apport des données paléogénétiques et paléogénomiques dans la compréhension de la mise en place des groupes du Paléolithique supérieur jusqu'à l'âge du Fer.

L'âge du Fer en Europe

- L'âge du Fer en Europe tempérée couvre environ 800 ans et se découpe en deux périodes :
  - le Premier âge du Fer, entre 800 et 450 BC
  - le Second âge du Fer, entre 450 et 25 BC
- Le Premier âge du Fer ne correspond pas à une culture homogène, plusieurs complexes étant définis en fonction des régions.
- Le Second âge du Fer ne représente pas une culture uniforme et il est plus prudent de parler des cultures celtiques plutôt que de la culture celtique
- Les transitions entre l'âge du Bronze et le Premier âge du Fer ainsi qu'entre le Premier et le Second âge du Fer ne semblent pas être en lien avec un/des remplacement(s) de populations mais en lien avec des bouleversements sociaux et économiques.

European Iron Age

- In temperate Europe, Iron Age covers about 800 years and is subdivided into two periods :
  - the Early Iron Age, between 800 and 450 BC
  - the Late Iron Age, between 450 and 25 BC
- The Early Iron Age is not a homogeneous culture, as several complexes are identified.
- The Late Iron Age do not represent a single culture and it is more cautious to talk about Celtic cultures rather than Celtic culture
- The shifts observed between the Bronze Age and the Early Iron Age and between the Early and Second Iron Age do not appear to be due to the replacement(s) of populations but to social and economic changes.

CHAPITRE 2.

LA GÉNÉTIQUE, UN OUTIL PRÉCIEUX POUR RECONSTRUIRE LES ÉVÈNEMENTS DU PASSÉ

Les données génétiques et génomiques obtenues au cours des dernières décennies ont mis en évidence que l'histoire de l'Homme est complexe et que les populations modernes sont le résultat de nombreuses migrations (fig. 5) et colonisations ayant favorisé les métissages entre différents groupes (Harris et DeGiorgio 2016). Ces données ont révélé des flux de gènes qui ont laissé une signature dans les génomes de leurs descendants, que ce soit entre l'Homme Anatomiquement Moderne (HAM) et différents hominidés archaïques (Néandertal, Denisova…) ou bien l'Histoire du peuplement de l'Europe ou de l'Amérique (Harris et DeGiorgio 2016).

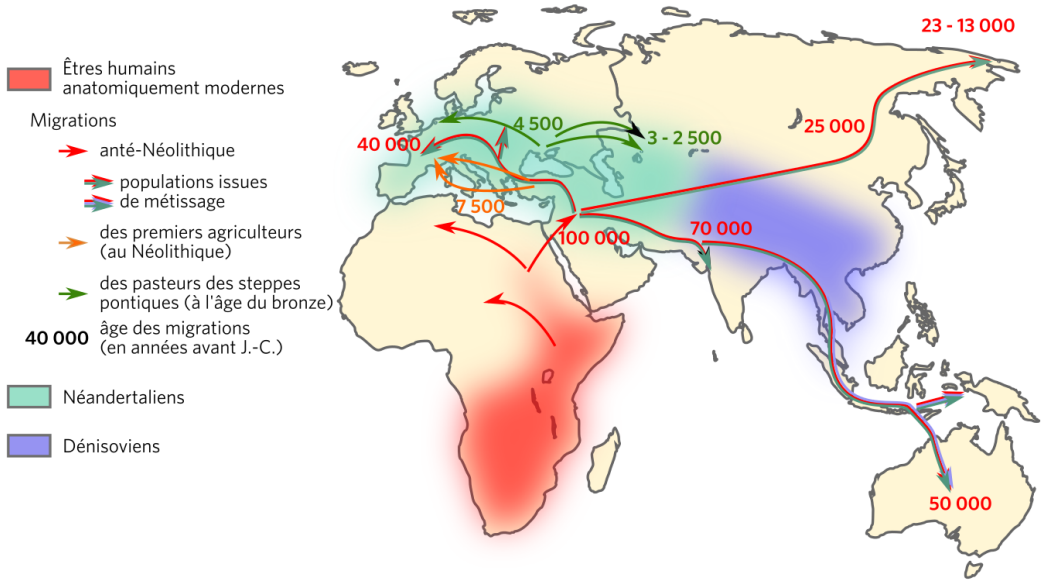


Figure 5: Carte des migrations humaines à l'échelle mondiale (P. Combemorel et E.-M. Geigl https://planet-vie.ens.fr/video/2520/dernieres-etapes-evolution-humaine-peuplement-eurasie-vues-paleogenomique)

Pour la région qui nous intéresse pour ce travail, à savoir l'Europe, nous nous attacherons à discuter des évènements qui ont modelé les populations actuelles du Paléolithique Supérieur, *i.e.* à partir de l'arrivée de l'Homme Anatomiquement Moderne, jusqu'à l'âge du Fer.

Les différents évènements de migrations et de flux de gènes entre populations se traduisent par le fait que la majorité des populations européennes actuelles s'expliquent avec trois sources distinctes (fig. 6) : *(i)* une ascendance « chasseurs-cueilleurs » héritée principalement de groupes humains du Paléolithique, *(ii)* une ascendance « agriculteur néolithique » liée à la migration des fermiers originaires du nord-ouest de l'Anatolie et à l'expansion du néolithique en Europe, et *(iii)* une ascendance 'Yamnaya' reflétant la diffusion en Europe au cours du troisième millénaire BC de groupes pastoraux originaires des steppes pontiques-caspiennes et présentant des affinités génétiques avec des individus associés au complexe Yamnaya.

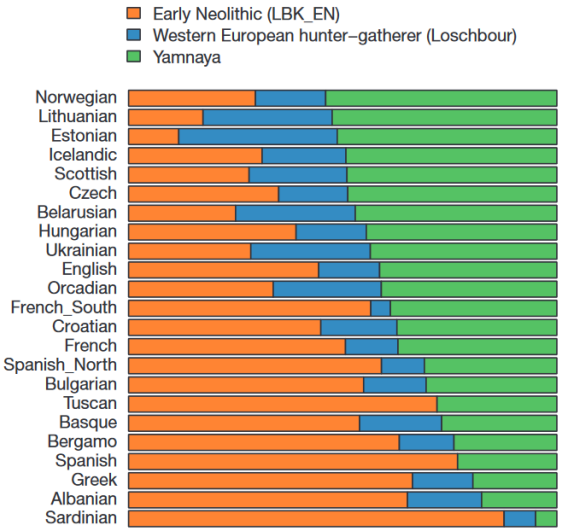


Figure 6: Proportion des 3 composantes génétiques majeures constituant les génomes des populations européennes actuelles (Haak et al., 2015)

Ces trois composantes seront décrites dans les parties ci-après.

Pour chaque période chronologique, nous discuterons d'abord de l'apport des données paléogénétiques, c'est-à-dire des données portant sur les marqueurs uni-parentaux (à savoir l'ADN mitochondrial, qui permet de retracer les histoires maternelles, et le chromosome Y, qui lui permet de discuter des histoires paternelles), puis des données paléogénomiques obtenues plus récemment. Pour plus de détails concernant les méthodes en paléogénétique et paléogénomique, nous renvoyons les lecteurs à la Partie 2 – Chapitre 2.

Il nous semble important de préciser que pour les périodes les plus anciennes (du Paléolithique supérieur au Néolithique), les dates seront données, si possible en BP[2] alors que pour les périodes plus récentes (à partir du Néolithique final et du début de l'âge du Bronze) les dates seront données en BC[3]. Nous avons souhaité conserver les dates telles que publiées par les auteurs des différents travaux.

2 BP : Before Present

3 BC : Before Christ

I. Du Paléolithique supérieur à la Néolithisation

I.1. Le Paléolithique supérieur

a. Les marqueurs uni-parentaux

Les premiers groupes humains modernes sont arrivés en Europe il y a environ 45 000 ans avant notre ère et sont associés aux cultures du Proto-Aurignacien et de l'Aurignacien (Mohen et Taborin, 2009). Plusieurs restes humains, notamment en France (par exemple Brassempouy, Henry-Gambier, Maureille et White, 2004) ou en République Tchèque (par exemple Mladec, Wild *et al.*, 2005) ont été retrouvés et associés à ces cultures (Mohen et Taborin, 2009). Les données paléogénétiques générées pour ces individus ont principalement été obtenues sur de l'ADN mitochondrial et ont donc concerné les lignées maternelles. Les études publiées démontrent que tous les individus modernes hors Afrique appartiennent aux haplogroupes de base M et N (par exemple : Wallace, Brown et Lott, 1999 ; Maca-Meyer *et al.*, 2001).

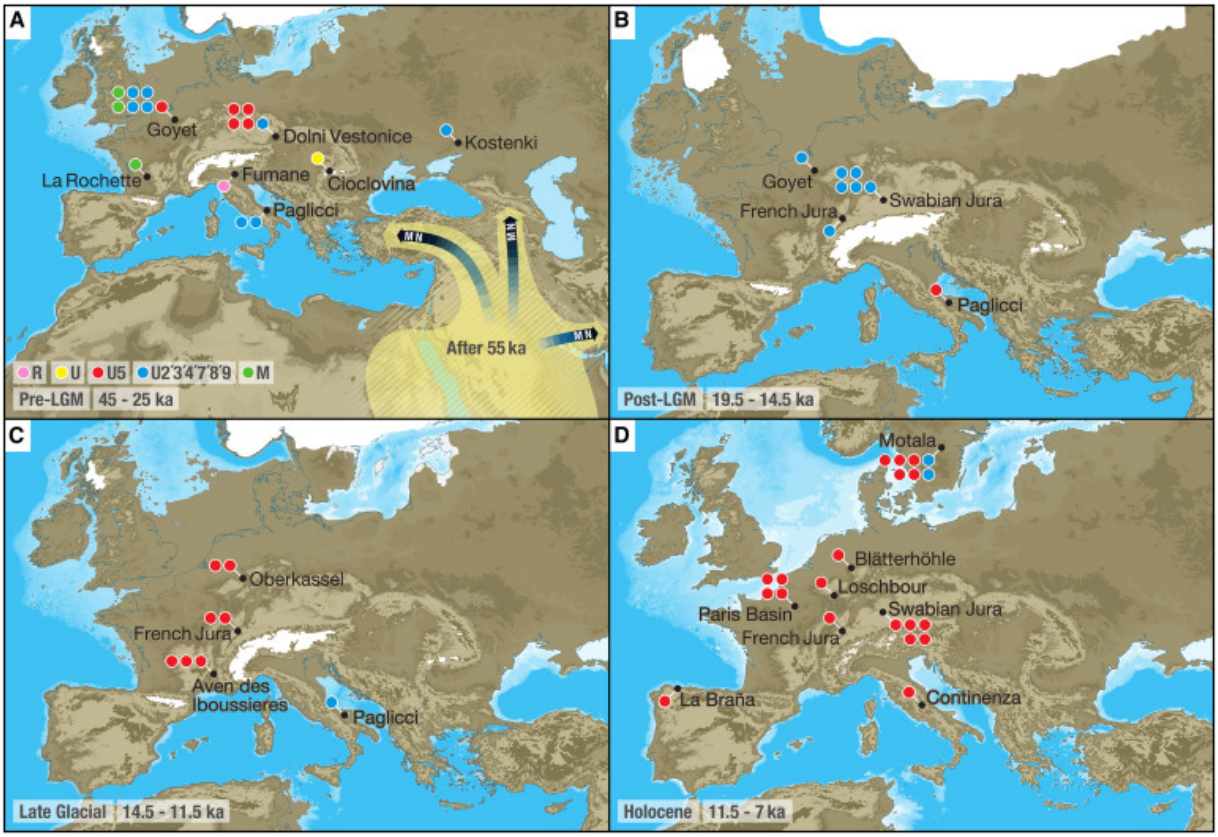


Figure 7: Répartition des haplogroupes mitochondriaux en Europe au cours du Paléolithique supérieur. A : L'Europe avant le Dernier Maximum Glaciaire (45-25 ka BP), B : L'Europe après le Dernier Maximum Glaciaire (19,5-14,5 ka BP), C : l'Europe au cours du Dryas (14,5-11,5 ka BP) et D : L'Europe à l'Holocène (11,5-7,5 ka BP) (Posth et al., 2016)

Les populations asiatiques, amérindiennes et australiennes appartiennent à ces deux haplogroupes et à leurs sous-clades alors que les populations européennes sont uniquement porteuses de l'haplogroupe N et de ses sous-clades (Maca-Meyer *et al.* 2001).

Deux hypothèses peuvent expliquer cette différence :

1) une première vague de diffusion de l'haplogroupe M vers l'Asie suivie d'une seconde vague de peuplement qui aurait participé à l'expansion de l'haplogroupe N en Europe et en Asie ;

2) une vague de peuplement qui aurait entraîné la diffusion des haplogroupes M et N en Europe et en Asie suivie d'une disparition de l'haplogroupe M en Europe. Cette deuxième hypothèse a été soutenue par une étude publiée par Posth et collaborateurs (Posth *et al.* 2016).

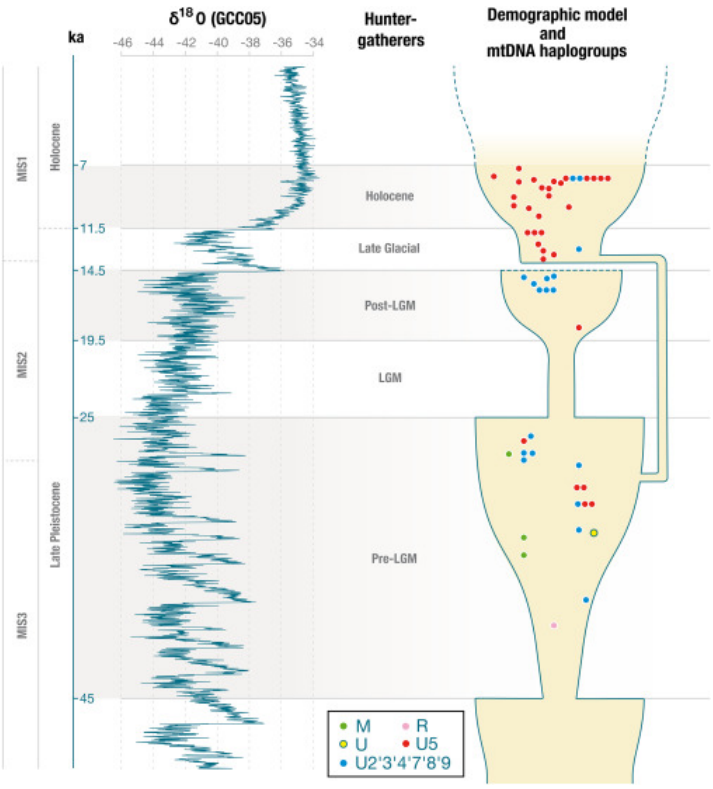


Figure 8: Fluctuation climatique et démographie des populations de chasseurs-cueilleurs en Europe au cours du Paléolithique supérieur et de l'Holocène (Posth et al., 2016)

Au Paléolithique Supérieur, avant le Dernier Maximum Glaciaire (DMG, entre 45 et 25 000 BP), en Europe, la plupart des individus sont porteurs des haplogroupes R, U, U5, U'2'3'4'7'8'9 (qui sont des sous-clades de l'haplogroupe N) mais C. Posth et collègues ont pu démontrer que trois individus

(Goyet Q116-1, Goyet Q376-6 et La Rochette) datés entre 35 000 et 28 000 BP, étaient porteurs de l'haplogroupe M (fig. 7A ; Posth *et al.*, 2016). La compilation des données obtenues par C. Posth et collaborateurs avec les autres séquences mitochondriales disponibles a mis en évidence, d'une part, que l'haplogroupe M n'était plus présent en Europe après le DMG et, d'autre part, que la plupart des individus entre 19 000 et 14 500 BP étaient porteurs de l'haplogroupe U'2'3'4'7'8'9 signalant ainsi une réduction de la diversité mitochondriale (fig. 7B ; Posth *et al.*, 2016). Un autre changement climatique, le Dryas (16000-10200 BP qui correspond à une période de refroidissement) semble avoir impacté la structuration des groupes chasseurs-cueilleurs en Europe. En effet, au cours de cette phase (fig. 7C), la diversité mitochondriale est modifiée et les individus étudiés datant de cette période sont porteurs de l'haplogroupe U5* (Posth *et al.* 2016). Ce bouleversement pourrait s'expliquer par un remplacement des populations.

Les données obtenues mettent en évidence des lignées maternelles principalement dérivées du macro-groupe N et une prépondérance des haplogroupes U. La présence de trois individus porteurs de l'haplogroupe M permet d'émettre l'hypothèse d'une dispersion unique, rapide et récente d'une population issue d'Afrique porteuse des haplogroupes M et N contribuant à la diversité actuelle des populations non africaines (Posth *et al.* 2016).

En Europe, les changements climatiques majeurs qui ont eu lieu au cours du Paléolithique ont contribué à la structuration du pool génétique mitochondrial des chasseurs-cueilleurs. En effet, les périodes de froids ont poussé les populations à coloniser des zones refuges (notamment dans le Sud-Ouest et le Sud), créant ainsi des évènements dits de « goulot d'étranglement » suivi de ré-expansion (fig. 8; Posth *et al.,* 2016).

b. Les données paléogénomiques

Les données génomiques ont permis de montrer que la première vague de population, représentée génétiquement par les individus d'Ust'Ishim (Sibérie occidentale, 45 000 BP ; Fu *et al.*, 2014) et d'Oase1 (Roumanie, 42 000 – 37 000 BP ; Fu *et al.*, 2015) ne semble pas avoir contribué aux génomes des populations européennes modernes (Fu *et al.* 2016).

Plusieurs groupes culturels se sont ensuite succédés, et ce n'est qu'à partir du Gravettien, qui débute aux alentours de 37 000 BP, que tous les individus analysés partagent une ancestralité avec les Européens actuels (Fu *et al.* 2014 ; 2015 ; 2016). Les analyses conduites sur les génomes obtenus (*f*-statistiques, voir Partie 2 – Chapitre 2) ont permis de mettre en évidence cinq clusters d'individus (Fu *et al.,* 2016). Ces clusters, ou groupes, ont été nommés d'après l'individu le plus

ancien du groupe ayant une couverture supérieure à 1X et sont présentés ci-après par ordre chronologique :

- **'Věstonice'** est composé de 14 individus antérieurs au DMG et sont datés entre 34 000 et 26 000 BP. Tous ces individus sont associés au Gravettien, culture pan-Européenne que l'on retrouve de la Russie à la côte Atlantique (Mohen et Taborin, 2009) ;

- **'El Mirón'** est composé de 7 individus postérieurs au DMG datés entre 19 000 et 14 000 BP. Ce cluster est associé à la culture Magdalénienne, qui s'étend sur l'ensemble de l'Europe occidentale. La validité de ce cluster a été remise en question récemment grâce aux travaux de Villalba et collaborateurs (Villalba-Mouco *et al.* 2019). En effet, le re-séquençage du génome d'un individu découvert en Belgique (Goyet Q2, environ 15 000 BP, Magdalénien) a permis de mettre en évidence que l'individu « El Mirón », qui a été utilisé pour définir ce cluster, est lui même issu du métissage entre les les clusters Goyet Q2 et Villabruna (fig. 9; Villalba-Mouco *et al.,* 2019)

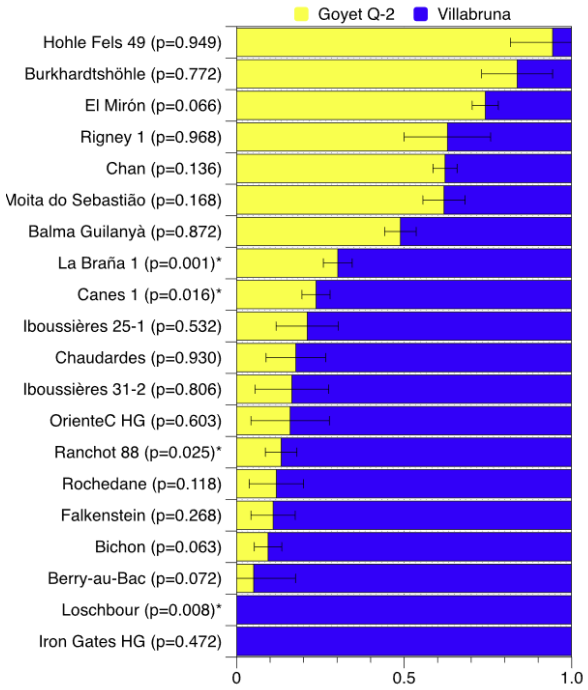


Figure 9: Proportion des deux composantes génétiques Goyet Q2 et Villabruna en Europe (Villalba-Mouco et al., 2019)

- **'Villabruna'** est composé de 15 individus postérieurs au DMG associés aux cultures de l'Azilien, de l'Epipaléolithique et du Mésolithique. Ces individus, datés entre 14 000 et 7000 BP, sont ceux qui semblent avoir le plus impacté l'ouest de l'Europe au Paléolithique (Fu *et al.* 2016). L'individu qui représente actuellement le mieux l'ancestralité du cluster 'Villabruna' chez les chasseurs-cueilleurs d'Europe de l'Ouest est Loschbour (environ 8 000 BP, Luxembourg ; Mathieson *et al.*, 2018)). C'est d'ailleurs le génome de l'individu de Loschbour qui est généralement utilisé pour déterminer la part de chasseurs-cueilleurs dans les populations modernes européennes (fig. 9), notamment car c'est l'individu le mieux couvert ;

- D'autres clusters, comme **'Mal'ta'** (3 individus, 24 000 – 17 000 BP, Lac Baïkal) et **'Satsurblia'** (2 individus, 13 000 – 10 000 BP, Sud du Caucase) ont aussi été définis. Ils sont associés aux chasseurs-cueilleurs de Sibérie et du Caucase.

Pour résumer, le Paléolithique supérieur en Europe est composé de plusieurs populations qui vont se succéder en laissant plus ou moins leur signature dans les génomes des populations modernes. **Le groupe des chasseurs-cueilleurs de l'Ouest (WHG) représente une population homogène** (Jones *et al.* 2015) **répartie en Europe depuis la façade Atlantique jusqu'aux Balkans et à la Sicile** (Mathieson *et al.* 2017), **et ce pendant au moins 6 000 ans** (*i.e.* entre 12 000 et 6 000 BC ; Mathieson *et al.,* 2017). Cette population s'est étendue à la fin du DMG, aux alentours de 15 000 BP, depuis un refuge du sud-est de l'Europe vers l'ouest (Mathieson *et al.* 2017). Au cours de son expansion, cette population a pu se métisser avec des populations issues des refuges d'Europe de l'ouest (Mathieson *et al.*, 2017 ; Villalba-Mouco *et al.*, 2019).

Une autre transition qui a contribué de façon majeure à la constitution génétique des populations modernes est la Néolithisation.

I.2. La Néolithisation

Le phénomène de Néolithisation débute au Proche-Orient vers 13 000 BP. Les hommes passent d'un mode de vie chasseur-cueilleur à un mode de vie sédentaire et développent la domestication des végétaux et des animaux. C'est aux alentours de 10 600 BP que les premières preuves de ce mode de vie sont observées hors du Proche-Orient (Chypre ; Vigne *et al.*, 2012) et il faut attendre 6 500 BP pour que toute l'Europe tempérée soit « néolithisée ». Cette néolithisation de l'Europe s'est faite via deux courants : le courant Danubien et le courant Méditerranéen (fig. 10 ; par exemple : Childe, 1925 ; Zvelebil, 2001)

Trois théories ont été proposées pour expliquer les modalités de diffusion du mode de vie néolithique en Europe :

- la théorie **migrationniste** défend l'idée d'un remplacement des chasseurs-cueilleurs autochtones par des fermiers allochtones venus du Proche-Orient renouvelant ainsi le pool génétique. Cette théorie peut s'expliquer par deux mécanismes : le premier est la diffusion démique et le second la colonisation « leapfrog » qui se définit comme l'installation de petits groupes au sein d'aires d'exploitation optimales et formant des enclaves parmi les groupes autochtones (Zvelebil 2001) ;

- la théorie **culturaliste**, qui soutient que la Néolithisation de l'Europe a eu lieu uniquement par contact et diffusion culturelle. Cette théorie exclut complètement l'idée de migrations (Zvelebil 2001) ;
- la théorie **intégrationniste** est une théorie plus intermédiaire entre les deux précédentes. Elle accepte l'idée de migrations et de colonisation de type « leapfrog » mais intègre aussi la notion de métissages entre les groupes autochtones et les populations qui arrivent du Proche-Orient (Zvelebil 2001).

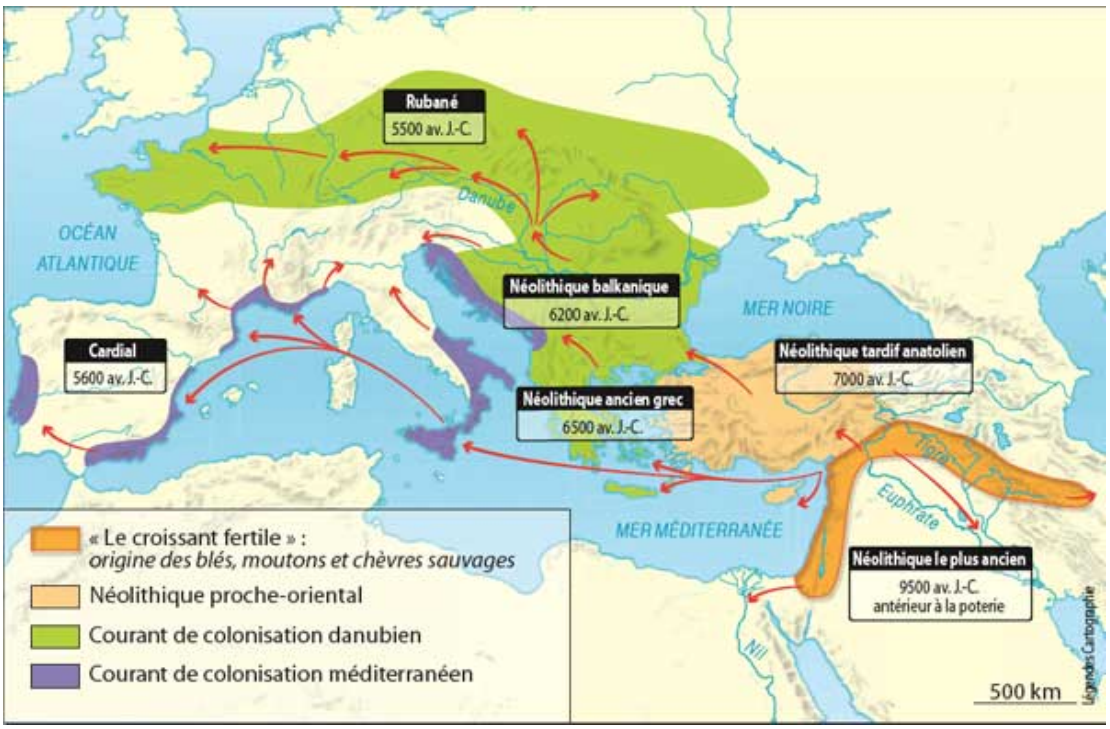


Figure 10: Diffusion du Néolithique en Europe (Source : F. Giligny, in J.-P. Demoule (dir.), La révolution Néolithique en France, La Découverte, 2007)

Pour une synthèse de ces différentes idées, nous renvoyons à des ouvrages de référence (par exemple : Childe 1925 ; Bailloud *et al.* 1986 ; Guilaine 1998 ; Zvelebil 2001) et nous ne présenterons ici que les principaux résultats apportés par l'ADN ancien.

a. Les marqueurs uni-parentaux

Les données obtenues au cours des dernières décennies sur les marqueurs uniparentaux ont permis de mettre en évidence une forte diversité des lignées maternelles (haplogroupes ; Fernández *et al.*, 2014) en rupture presque totale avec les pools de chasseurs-cueilleurs établis sur ces mêmes territoires. En effet, le pool génétique maternel des chasseurs-cueilleurs précédemment établis en Europe semble avoir été remplacé par les haplotypes des populations migrantes (Bramanti *et al.*,

2009 ; Haak *et al.*, 2010 ; Hervella *et al.*, 2012). Le grand nombre de données accumulées a permis de documenter de nombreuses régions d'Europe et de mettre en évidence que, dans chaque région, ce sont les mêmes haplogroupes qui sont retrouvés et que seules les fréquences varient, ce qui a conduit G. Brandt et collaborateurs à parler de « package mitochondrial néolithique » (Brandt *et al.* 2015).

Par ailleurs, la proximité avec les données disponibles en **Anatolie** et au **Proche-Orient** semble cohérente avec **une diffusion du Néolithique par migration depuis ces régions** (Haak *et al.*, 2010 ; Fernández *et al.*, 2014 ; Mathieson *et al.*, 2015).

b. Les données paléogénomiques

Des données obtenues sur des fermiers néolithiques d'Anatolie (Turquie, 6 700 BP) et de la Mer Egée (6 500 BP) ont montré que ces deux groupes sont ceux qui ont le plus contribué aux génomes des premiers fermiers Européens (E.E. Harris 2017). Des analyses menées sur des individus d'Europe (allant de la Hongrie à l'Espagne) ont démontré que la contribution des chasseurs-cueilleurs aux génomes des fermiers européens était inférieure à 10 %, suggérant ainsi une faible admixture entre les populations migrantes et les populations indigènes (Harris, 2017). De manière générale, ces données soutiennent l'idée d'une **diffusion démique qui plus est menée à parts égales par les hommes et les femmes** (Harris, 2017).

Désormais, les données disponibles permettent de discuter de ce phénomène à l'échelle régionale et d'observer des processus différents en fonction des zones étudiées (Harris, 2017).

Ces données sont valables jusqu'au Néolithique récent qui marque une nouvelle phase majeure de transformation des pools génétiques européens.

II. La fin du Néolithique et l'âge du Bronze

II.1. Les marqueurs uni-parentaux

En 2013, une étude publiée par G. Brandt et collaborateurs (Brandt *et al.* 2013) portant sur l'ADN mitochondrial de 364 individus datés du Néolithique ancien au début de l'âge du Bronze en Europe Centrale met en évidence une nouvelle discontinuité maternelle entre les groupes culturels d'Europe. Ces discontinuités sont celles correspondantes aux évènements C et D (fig. 11) qui ont eu lieu au Néolithique récent.

L'évènement C (fig. 11b correspond à l'**émergence de la culture cordée (Corded Ware Culture ; CWC)** aux alentours de 2 800 BC dont les groupes se sont répandus en Europe de l'Est et en Europe Centrale (fig. 11a). L'évènement D est lui associé à l'**émergence et à la diffusion de la culture campaniforme (Bell Beaker Culture ; BBC) vers 2 500 BC en Europe de l'Ouest** (fig. 11b). À ces cultures sont associés les haplogroupes mitochondriaux I, U2, T1, U4 et U5.

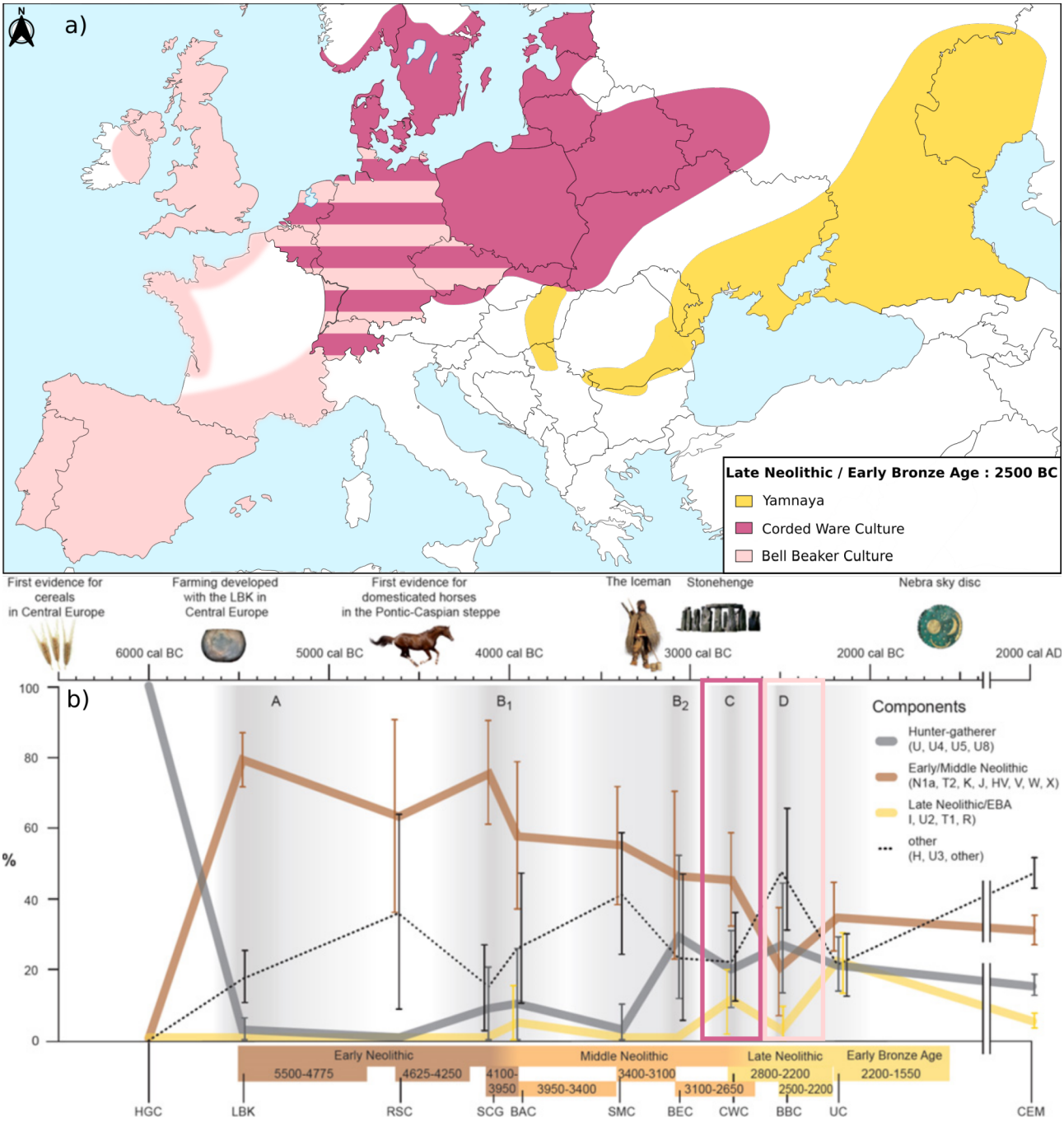


Figure 11: (a) Réparition des complexes chrono-culturels en Europe à la fin du Néolithique et au début de l'âge du Bronze (Fischer et al., 2018) et (b) : Les composantes mitochondriales en Europe, du Mésolithique à aujourd'hui (modifié d'après Brandt et al., 2013)

Comme illustré sur la figure 4b, ces haplogroupes passent de 0 % à presque 15 % (courbe jaune) vers 2 800 cal. BC et on observe, de façon concomitante une diminution des haplogroupes spécifiques du Néolithique (courbe marron) qui se poursuit au cours de la phase D jusqu'à atteindre sa fréquence la plus basse vers 2 500 cal. BC. Au même moment, les fréquences des haplogroupes du Néolithique récent et du début de l'âge du Bronze diminuent (jusqu'à 0 % pour ces derniers) alors que les haplogroupes caractéristiques des chasseurs-cueilleurs augmentent. Ces haplogroupes chasseurs-cueilleurs (courbe grise) qui disparaissent vers 5 500 cal. BC réapparaissent de façon sporadique aux cours des millénaires suivants. Ces phénomènes de variations de fréquences peuvent s'expliquer par les remplacements de population (baisse des fréquences des haplogroupes autochtones et augmentation / apparition des haplogroupes allochtones) ainsi que par les résurgences de lignées plus ancestrales en lien avec le métissage des populations locales et migrantes. Les résurgences liées au métissage de populations autochtones et allochtones ne sont pas observables dès l'arrivée des nouvelles populations et interviennent après un délai.

Par ailleurs, les données ont permis de démontrer *(i)* des liens (lignées maternelles mais aussi paternelles) entre les Kourgans (Sibérie) et les groupes CWC et *(ii)* des affinités entre les CWC et les populations modernes d'Europe de l'Est et du Caucase **suggérant un flux de gènes de l'Est vers l'Europe Centrale principalement influencé par les cultures kourganes** (Brandt *et al.* 2013). Ce schéma semble différent pour l'Europe de l'Ouest et les groupes BBC partagent plus d'affinités avec les populations de la péninsule Ibérique, permettant ainsi de proposer un flux de gènes depuis l'Europe du Sud-Ouest vers l'Europe Centrale (Brandt *et al.* 2013), ce qui est cohérent avec les données archéologiques qui proposent le Portugal comme point d'émergence des groupes BBC (Lemercier 2005).

G. Brandt et collaborateurs ont permis de poser les premiers jalons permettant de comprendre les transitions qui ont eu lieu à la fin du Néolithique. Cependant, cette étude, bien que conséquente, ne portait que sur des marqueurs uni-parentaux et sur l'Europe centrale ce qui ne permet pas de dresser un bilan plus global à l'échelle européenne.

II.2. Les données paléogénomiques

Il a fallu attendre 2015 pour que deux études paléogénomiques, à l'échelle européenne, discutent de la mise en place des populations de la fin du Néolithique et de l'âge du Bronze. Il s'agit des publications de W. Haak *et al.* « Massive migration from the Steppes was a source for Indo-European languages in Europe » et de M. Allentoft *et al.* « Population genomics of Bronze Age Eurasia ». Ces deux articles ont lancé une dynamique de recherche sur ces périodes allant de 2500

BC jusqu'au début de l'âge du Fer. D'autres études, à l'échelle européenne, ou plus locales, ont vu le jour dans les années suivantes. Ces travaux ont porté sur les groupes campaniformes à l'échelle de l'Europe (Olalde *et al.* 2018), sur les groupes chalcolithiques et âge du Bronze de la péninsule Ibérique (Szécsényi-Nagy *et al.*, 2017 ; Olalde *et al.*, 2019) mais aussi des Balkans (Damgaard *et al.* 2018).

Les données paléogénomiques obtenues par W. Haak et collaborateurs (2015) ainsi que par M. Allentoft et collègues (2015) ont confirmé les résultats précédemment mis en avant par Brandt *et al.* L'ACP présentée par W. Haak *et al.* (2015) permet de visualiser les différents groupes anciens en Eurasie (fig. 12). Les individus anciens sont « projetés » sur une ACP construite à partir des populations modernes d'Europe et du Proche-Orient (voir Partie 2 Chapitre 2). Plusieurs clusters sont individualisés :

- les chasseurs-cueilleurs de l'Europe de l'Ouest, en bleu ;
- les fermiers Néolithiques, en orange. Ces individus du Néolithique ancien et moyen se rapprochent des populations du Proche-Orient, illustrant ainsi le remplacement des populations locales par des groupes venus d'Anatolie ;
- les individus CWC, Néolithique récent et Bronze ancien, en vert. Ces individus se « déplacent » vers les individus de l'Est de l'Europe et du Caucase (EHG : Eastern Hunther-Gatherers ; Yamnaya) et occupent une position intermédiaire entre les fermiers du Néolithique et les groupes pastoralistes des Steppes.

Les individus associés à la culture cordée d'Allemagne sont ceux se rapprochant le plus des individus Yamnaya et portent jusqu'à 75 % d'ancestralité liée aux Yamnaya, ce qui témoigne d'**une migration massive d'Europe de l'Est / Caucase vers l'Europe Centrale** (Allentoft *et al.*, 2015 ; Haak *et al.*, 2015). Les groupes culturels qui succèdent aux CWC se différencient, notamment par leur proportion de l'ancestralité Yamnaya, qui a tendance à diminuer au cours des périodes suivantes. W. Haak et collègues mettent en évidence que cette dilution est liée à l'arrivée des groupes Bell Beaker et Unetice, ce qui a aussi été explicité par l'étude de M. Allentoft *et al.,* qui démontre que les individus CWC partagent plus d'affinités avec les Yamnaya que les individus BBC d'Europe Centrale (Allentoft *et al.* 2015).

De plus, ils observent au sein des populations modernes un gradient nord-est / sud-ouest, les populations du nord-est partageant plus d'affinités avec les individus Yamnayas que les populations

du sud-ouest. Ces résultats ont été confirmés par d'autres études (Allentoft *et al.*, 2015 ; Juras *et al.*, 2018).

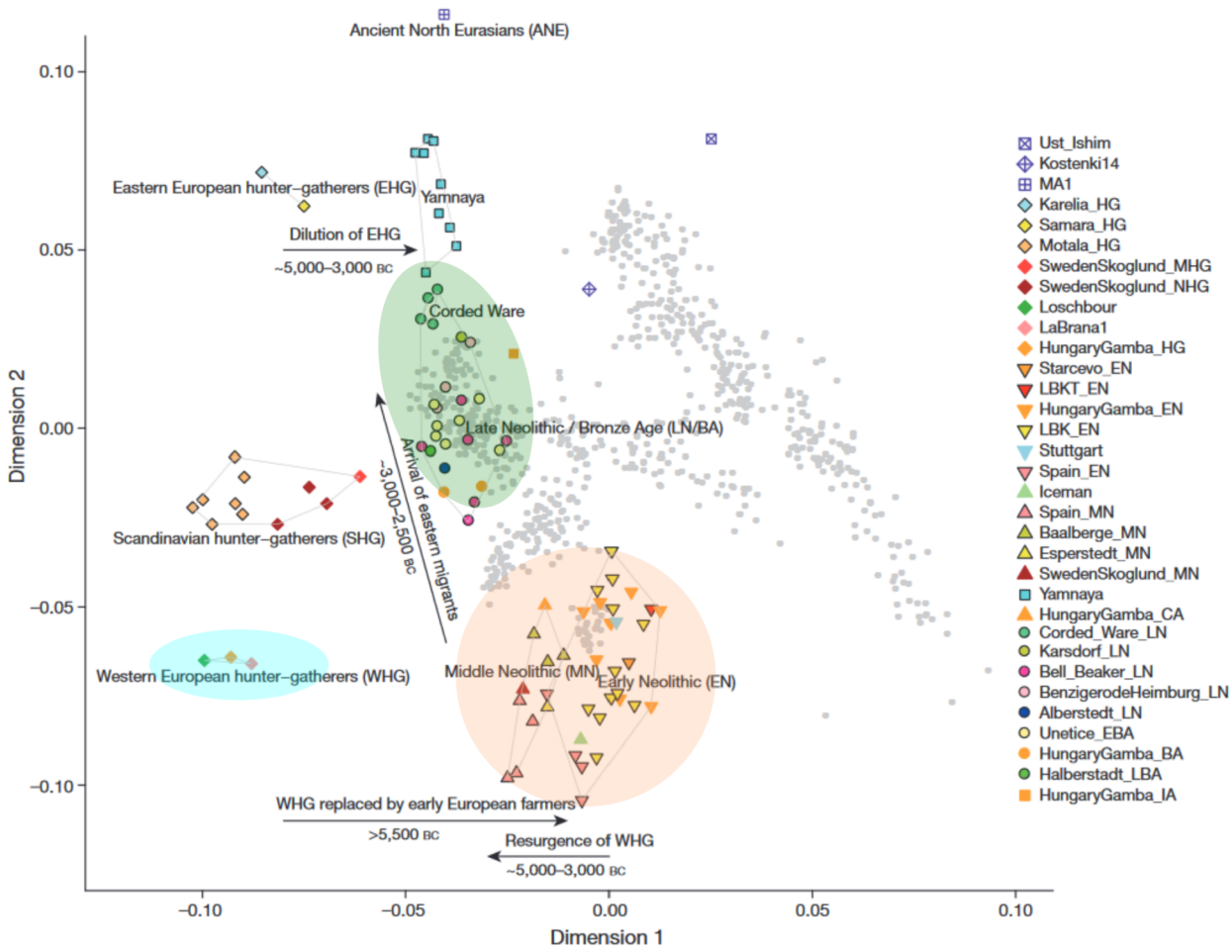


Figure 12: ACP réalisée avec des données génomiques et représentant l'évolution des groupes culturels en Europe, du Mésolithique jusqu'à l'âge du Bronze (modifié d'après Haak et al., 2015)

En Europe, la diffusion de cette « steppe-related ancestry » s'est effectuée grâce à l'expansion de deux cultures majeures : la culture cordée et le campaniforme. Ce changement brutal est aussi perçu via les marqueurs uniparentaux, confirmant ainsi les résultats obtenus par Brandt et collègues en 2013. Par exemple, l'haplogroupe maternel N1a, répandu en Europe Centrale au Néolithique disparait au Néolithique final et à l'âge du Bronze et, concernant les lignées paternelles, la diversité observée au Néolithique chute drastiquement et n'est plus représentée que par les haplogroupes R1a et R1b à partir du Néolithique final (fig. 13).

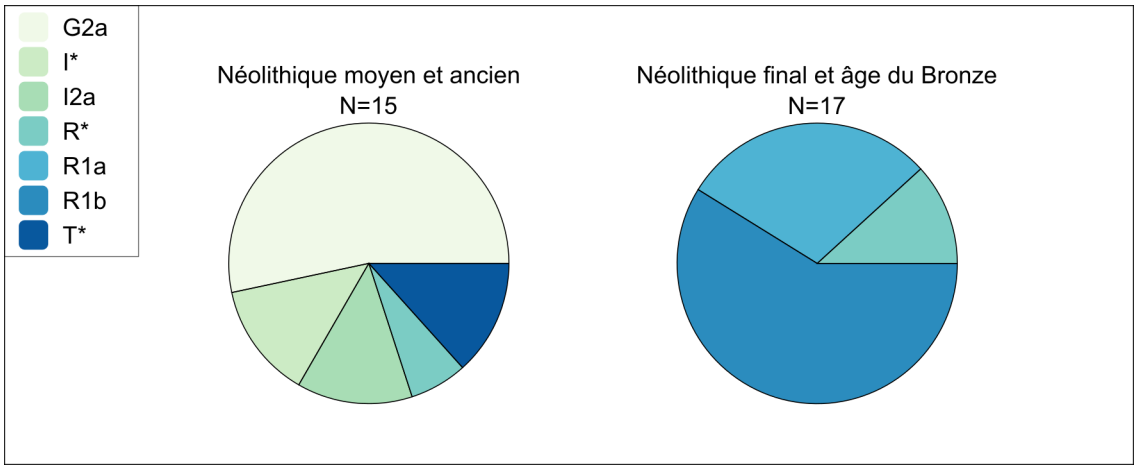


Figure 13: Fréquence des haplogroupes Y en Allemagne au Néolithique et à l'âge du Bronze (d'après la base de données publiée par D. Reich ; https://reich.hms.harvard.edu/datasets)

Cependant, si ce schéma est valable pour l'Europe, des variations régionales ont pu être démontrées pour d'autres régions que l'Europe Centrale.

En effet, dans le contexte de l'évolution des populations européennes, le **campaniforme** a un statut particulier et plus complexe que les cultures archéologiques plus anciennes, puisqu'il **ne correspond pas à une population génétiquement homogène** (fig.1 ; Olalde *et al.*, 2018). Les données récemment publiées ont fourni des arguments convaincants en faveur de la **combinaison de deux processus distincts, à savoir la transmission culturelle et la migration humaine, dans différentes régions, responsables de l'expansion du complexe culturel campaniforme**.

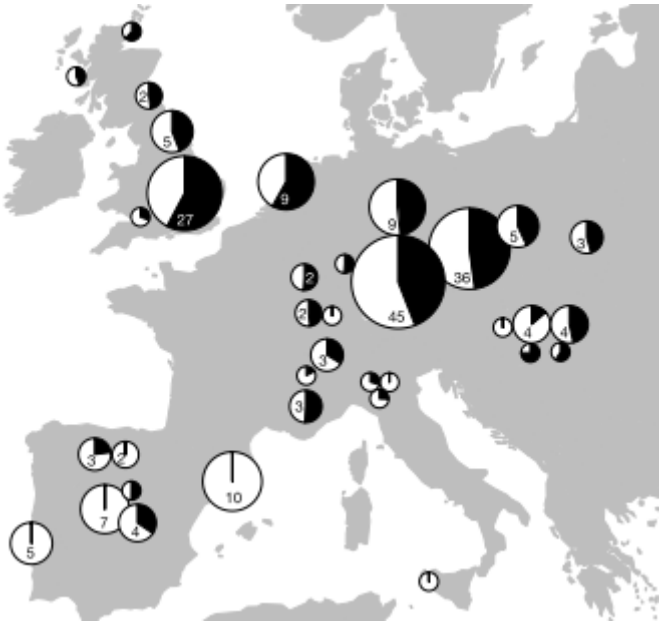


Figure 14: Proportion de « steppe-related ancestry » (en noir) dans les groupes associés à la culture Campaniforme en Europe (Olalde et al., 2018)

Ainsi, en Grande-Bretagne, les résultats ont montré que c'est la migration des groupes campaniformes originaires d'Europe centrale qui a impacté le pool génétique (Olalde *et al.* 2018), alors que pour la péninsule Ibérique, les données ont montré une continuité génétique régionale entre les groupes du Néolithique et de l'âge du Bronze (sans migration majeure de groupes allochtones) favorisant la

transmission culturelle du campaniforme entre les régions du sud et du centre/nord-ouest de l'Europe (Szécsényi-Nagy *et al.*, 2017 ; Olalde *et al.*, 2018). De plus, l'absence de migration au sein de la péninsule Ibérique a conduit à la *quasi*-absence de « steppe-related ancestry » dans le groupe âge du Bronze de la région (fig.1).

Ces données paléogénomiques obtenues au cours des dernières années ont aussi conduit les auteurs à discuter de la **diffusion des langues Indo-Européennes**, ce qui a soulevé de nombreux débats au sein de la communauté des archéologues. En effet, deux hypothèses sont généralement débattues pour discuter de l'origine et de la diffusion des langues Indo-Européennes :

- la théorie Anatolienne, qui propose que les langues Indo-Européennes émergent en Anatolie durant le Néolithique et soient ensuite diffusées lors de la néolithisation ;
- la théorie des Steppes, qui propose que les langues Indo-Européennes arrivent avec les pasteurs des Steppes. Cette dernière est l'hypothèse soutenue par les résultats des analyses paléogénomiques qui apportent la preuve d'une migration massive venue des Steppes autour de 2500 BP.

De façon plus générale, la notion de migrations et de remplacement de population est très débattue par les archéologues, comme en témoigne les nombreux articles qui ont fait suite aux publications de W. Haak *et al.* (2015) et de M. Allentoft *et al.* (2015). En 2017, deux articles ont été publiés dans le numéro 356 (vol. 91, 2017) d'*Antiquity* par V. Heyd (Heyd 2017) et par K. Kristiansen *et al.* (Kristiansen *et al.* 2017) auxquels J. Guilaine a adressé une réponse en 2018 (Guilaine 2018).

Certains voient dans ces publications un retour aux idées de G. Kossinna (1858-1931). Ce dernier propose en effet que les cultures archéologiques correspondent à des ethnies et que les limites de distribution des artefacts correspondent à des limites ethniques et linguistiques (Heyd, 2017). Malheureusement ses idées ont été largement reprises dans les années 1930 à des fins politiques et idéologiques. Ce qui a été majoritairement reproché à ces études est l'utilisation d'une équation de type « Volg = Kultur » ainsi que des explications mono-causales et trop simplistes pour expliquer la complexité des évènements survenus en Europe au cours du 3e millénaire avant J.-C.

III. L'âge du Fer

La période suivante, correspondant à l'âge du Fer reste, du point de vue de la génétique, méconnue. Jusqu'en 2019, quelques études paléogénétiques étaient disponibles pour l'Allemagne (Knipper *et al.* 2014), l'Espagne (Núñez *et al.* 2016) et l'Italie (Serventi *et al.* 2018) mais ces études

concernaient un faible nombre d'individus. Quelques données génomiques étaient disponibles, notamment en Angleterre (Martiniano *et al.*, 2016 ; Schiffels *et al.*, 2016), en Hongrie (Gamba *et al.* 2014), en Bulgarie ainsi qu'en Croatie (Mathieson *et al.* 2018) mais ce n'est qu'avec la publication de Olalde et collaborateurs (Olalde *et al.* 2019) qu'un plus grand nombre de génomes a été généré pour cette période, passant ainsi à 26 le nombre d'individus disponibles (fig. 15, tableau 2).

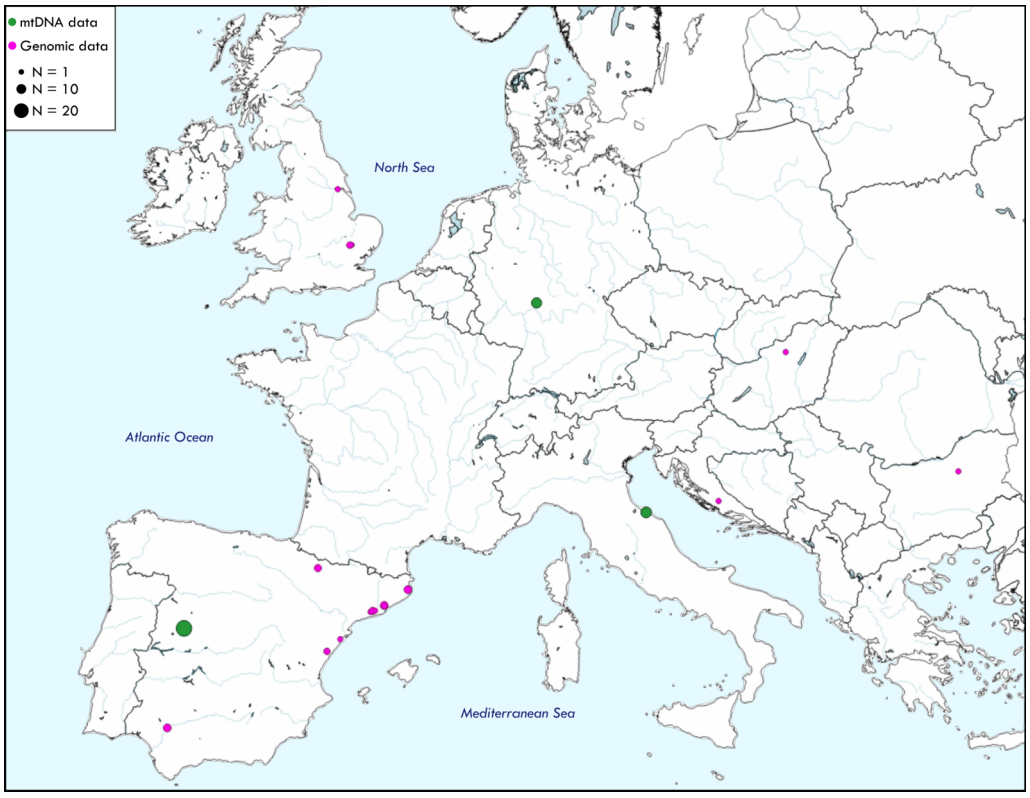


Figure 15: Répartition géographique des données paléogénétiques et paléogénomiques disponibles pour des individus ou des groupes de l'âge du Fer en Europe

Tableau 2: Données paléogénétiques et paléogénomiques disponibles pour l'âge du Fer en Europe

Pays	Types de données	Nb ind. publiés	Référence
Allemagne	Lignées maternelles	9	Knipper *et al.,* JAS 2014
Espagne	Lignées maternelles	25	Nunez *et al.,* PLOSone 2016
Italie	Lignées maternelles	10	Serventi *et al.,* AHB 2018
	Total	**44**	
Angleterre	Génomes complets	3	Schiffels *et al.,* Nature 2016
Angleterre	Génomes complets	1	Martiniano *et al.,* Nature 2016
Bulgarie		1	Mathieson *et al.,* Nature 2015
Croatie		1	Mathieson *et al.,* Nature 2015
Espagne	« Genome-wide » data (SNPs)	19	Olalde *et al.,* Science 2019
Hongrie	Génome complet	1	Gamba *et al.,* Nature Com. 2014
	Total	**26**	

III.1. Les marqueurs uni-parentaux

Les quelques études disponibles concernent non seulement un **faible nombre d'individus** mais aussi une région géographique voire même un site donné et ne discutent que très peu des affinités de ces groupes avec les groupes anciens présents pour une même région.

a. Le cas de l'Allemagne

L'étude, publiée par C. Knipper et collègues (2014) porte à la fois sur les isotopes et sur l'étude de l'ADN ancien. Les individus choisis pour cette étude proviennent tous du site du Glauberg (Hesse) et sont datés du Hallstatt D1-D2-D3 et de La Tène A, entre 600 et 400 BC. Ce site a révélé des tombes exceptionnelles, riches en mobilier, au sein de tumulus mais aussi des inhumations dans des fossés ainsi que plusieurs sépultures dites « non normatives » qui accueillent jusqu'à 8 individus dans des fosses de stockage. Les analyses en ADN ancien concernent 27 individus et seul l'ADN mitochondrial a été ciblé afin de discuter d'éventuels liens de parentés, notamment entre les individus issus des sépultures multiples. Sur les 27 individus analysés, seuls 11 ont livré des résultats exploitables. Les résultats ont montré que seuls deux individus pouvaient avoir un lien maternel et la forte diversité mitochondriale observée au sein de chaque fosse démontre que le lien maternel n'est pas celui qui prévaut dans le dépôt. Les données archéologiques, notamment le fait que les sépultures les plus riches concernent des enfants, vont dans le sens de celui, déjà observé sur d'autres sites et dans la littérature, d'une transmission du statut social. Ces données iraient dans le sens de la patrilinéarité, hypothèse évoquée par certains auteurs ayant travaillé sur les textes classiques, comme S. Lewuillon (1990) ou P. Lamoine (2006).

La confrontation des données archéologiques, génétiques et isotopiques montre que les individus inhumés dans les fosses de stockage sont différents, avec un régime alimentaire plus pauvre en protéines animales et des marqueurs de stress plus importants sur le squelette, laissant envisager que ces individus pourraient correspondre à des travailleurs ayant contribué à la richesse et au prestige de ce site « princier » (Knipper *et al.,* 2014).

Les données obtenues par cette étude ont été utilisées pour discuter de la structuration sociale de ce groupe, mais n'ont pas été exploitées pour discuter des liens avec les groupes antérieurs présents sur le territoire.

b. Le cas de l'Espagne

L'étude publiée par C. Nunez et coll. (2016), présente les données génétiques maternelles obtenues sur 25 individus du site de La Hoya (Alava, Pays Basque) au nord de la péninsule Ibérique. Le site de La Hoya est un village considéré comme l'un des plus importants à la fin de l'âge du Bronze et à l'âge du Fer qui aurait été détruit violemment vers 600 BC et complètement abandonné au siècle suivant. Des données archéologiques proposent que les descendants du site de La Hoya se soient installés sur une colline voisine pour reconstruire un village qui correspondrait à l'actuel village de Laguardia. Le but de cette étude était d'obtenir des données génétiques pour le site archéologique de La Hoya et de les comparer aux données génétiques actuelles de groupes résidant dans la région. Pour les analyses en ADN ancien, 41 individus de La Hoya, correspondants au groupe des Celtibériens, ont été sélectionnés. Pour les analyses sur les populations actuelles, 51 individus vivants proche de Laguardia ainsi que 56 individus de la province d'Alava (où se situe La Hoya) ont été sélectionnés.

Les résultats obtenus mettent en évidence que les groupes de la péninsule Ibérique, qu'ils soient préhistoriques ou historiques, ont tendance à se regrouper d'un point de vue géographique et/ ou chronologique. Cette continuité génétique au sein de la péninsule Ibérique a aussi été démontrée par d'autres études, notamment celles de A. Sczécsényi-Nagy *et al.* (2018) ou I. Olalde *et al.* (2019).

Les analyses comparant les données génétiques obtenues à La Hoya avec celles obtenues pour les populations modernes montrent que la diversité observée à l'âge du Fer est inclue dans la variabilité moderne mais ne permettent pas de confirmer ou de rejeter l'hypothèse d'une continuité généalogique entre les individus de La Hoya et de Laguardia.

Par ailleurs, les résultats exploités à l'échelle intra-site mettent en évidence des partages de lignées maternelles entre individus. Deux individus immatures, inhumés au sein du même groupe, partagent la même lignée maternelle, impliquant donc un possible lien de parenté (maternel) entre ces deux enfants. Les autres individus partageant des lignées maternelles ne sont pas inhumés au sein des mêmes tombes, ce qui pourrait, encore une fois, être mis en lien avec une hypothèse de société patrilinéaire.

Contrairement à l'article publié pour le site du Glauberg en Allemagne (Knipper *et al.,* 2014), les objectifs de cette étude ne sont pas d'aborder les questions liées au statut des individus ou à l'organisation sociale du groupe.

c. Le cas de l'Italie

Cette étude, publiée par P. Serventi et collègues (2017), chercher à documenter, *via* les données mitochondriales, d'une part, la contribution de groupes de l'âge du Fer dans les populations modernes d'Italie et, d'autre part, à discuter de l'organisation du groupe inhumé sur le site de Novilara, daté du VIIIe au VIIe siècle avant J.-C. et correspondant au groupe des « Piceni ». Pour ce travail, 27 individus ont été sélectionnés et 10 individus ont livré des résultats exploitables.

Les données n'ont pas permis de démontrer de relations de parenté au sein des individus étudiés. Les analyses ont mis en évidence une faible diversité nucléotidique ainsi qu'une affinité génétique entre ce groupe de l'âge du Fer et les populations modernes du centre de l'Italie, impliquant que les différents événements migratoires qui ont eu lieu après l'âge du Fer aient eu peu/ pas d'incidence sur la composition des pools génétiques maternels.

Les rares études publiées ayant généré des données paléogénétiques sur l'âge du Fer sont donc des études plutôt récentes, publiées entre 2014 et 2017 qui ont cherché à répondre à deux questions principales : l'organisation de l'espace funéraire et/ou du groupe ainsi que la possible continuité génétique entre ces groupes et les populations actuelles. **Ces trois études, bien que ciblant des sites différents et des pays différents, tendent vers des résultats similaires** :

- une absence de regroupement en lien avec les données maternelles, cohérente avec l'**hypothèse de patrilinéarité** proposée pour ces populations ;
- une **continuité génétique maternelle** entre les groupes de l'âge du Fer et les populations actuelles de la même région.

À ce jour, six études ont généré des données paléogénomiques sur l'âge du Fer en Europe (tableau 2).

III.2. Les données paléogénomiques

a. L'Europe de l'Est et les Balkans

Les premières données paléogénomiques pour un individu daté de l'âge du Fer en Europe ont été obtenues par C. Gamba et collègues (2014), dans une étude diachronique qui discute des changements observables entre le Néolithique et l'âge du Fer dans les Grandes Plaines de Hongrie. Notons que l'individu de l'âge du Fer (IR1 ; 980-830 BC) échantillonné par l'équipe de Gamba est attribué à la culture Pré-Scythienne. Les principaux résultats de cette étude mettent en évidence une continuité au Néolithique, qui est interrompue au IIIe millénaire avec l'arrivée de l'âge du Bronze en Europe (fig. 12). Les deux individus datés de l'âge du Bronze sont plus semblables à ceux d'Europe Centrale, ce qui peut être mis en lien avec la densification des réseaux d'échanges entre

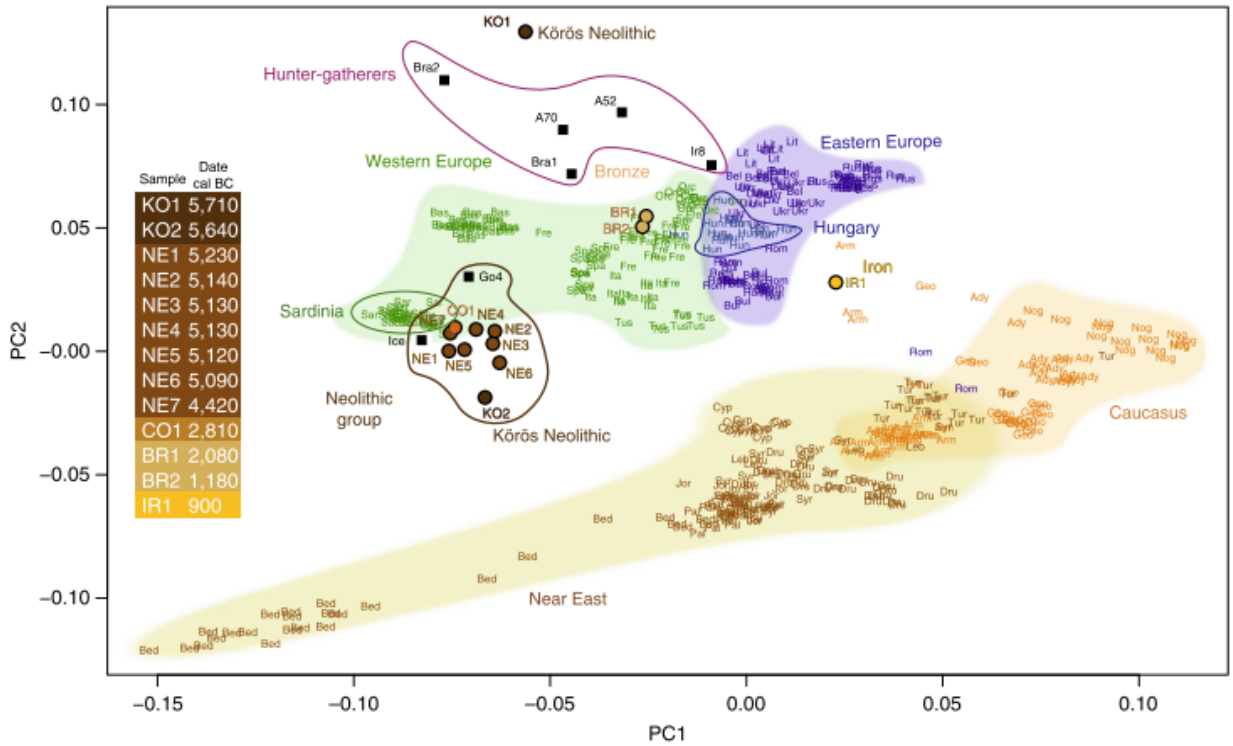


Figure 16: ACP réalisée avec des données génomiques et représentant l'évolution des populations en Hongrie, entre 5710 et 900 BC(Gamba et al., 2014)

cette région et l'Europe Centrale, notamment pour l'approvisionnement en matière première. L'individu de l'âge du Fer est plus proche des populations actuelles d'Europe de l'Est et d'Asie et sa position sur l'ACP diffère de celle des individus de l'âge du Bronze (fig. 16), permettant ainsi de proposer que ces groupes Pré-Scythiens pourraient être originaires de l'est. Par ailleurs, la

population actuelle de Hongrie se situe entre les individus de l'âge du Bronze et celui de l'âge du Fer, suggérant que les populations modernes de cette région résultent du métissage des individus présents aux périodes anciennes.

Une étude plus récente a tenté de comprendre l'histoire génétique des Steppes eurasiennes et, entre autre, l'histoire des groupes Scythes (populations nomades vivant entre la Hongrie et la Roumanie à l'ouest, et la Mongolie et le nord-est de la Chine à l'est ; Damgaard *et al.*, 2018). Les Scythes sont des groupes contemporains de ceux de l'âge du Fer en Europe de l'ouest. Leur présence est attestée dans cette région entre 800 et 200 BC et, contrairement aux « Celtes », ils sont locuteurs de langue Iranienne. Tout comme les « Celtes » en Europe, plusieurs groupes sont définis géographiquement, mais ces groupes semblent unis par des pratiques culturelles communes. Les résultats obtenus par l'équipe de P. Damgaard permettent de démontrer que les différents groupes géographiques sont génétiquement différenciés. Les deux principaux groupes distingués sont les Scythes Hongrois et les Scythes d'Asie Centrale. Un point intéressant mis en avant par cette étude est la composition génétique des Scythes de Hongrie qui est liée à la présence d'un héritage des populations d'Europe de l'Ouest qui se traduit par la proportion de fermiers d'Europe qui aurait été apportée par admixture avec les individus du Bronze final.

Ces données semblent corroborer celles obtenues par A. Juras et collaborateurs (2017) sur des génomes mitochondriaux complets d'individus Scythes de la Mer Noire. Cette étude a pu démontrer que ces groupes sont composés à la fois de lignées maternelles venant de l'Eurasie occidentale (74 % dont une partie semble être héritée des chasseurs-cueilleurs Européens et une partie des fermiers Néolithique d'Europe) et de lignées plus spécifiques à l'Eurasie orientale (26 % ; Juras *et al.*, 2017).

b. L'Europe de l'Ouest

Tout comme les groupes de l'âge du Fer d'Europe de l'est, ceux de l'ouest commencent aussi à être étudiés. Mais, comme pour les études précédemment citées, il s'agit principalement de travaux diachroniques visant à comprendre l'évolution génétique d'une région au cours du temps. Jusqu'à présent, deux zones géographiques ont été concernées : l'Angleterre et la péninsule Ibérique.

L'étude publiée par S. Schiffels et collègues (2015) avait pour objectif de documenter l'impact des migrations ayant eu lieu en Grande-Bretagne, notamment l'impact des premières migrations anglo-saxonnes (400-650 BC), sur la composition génétique de la population britannique

actuelle. Pour répondre à cette question, 10 individus situés dans le sud-est de l'Angleterre et datés de l'âge du Fer jusqu'au milieu de la période Anglo-Saxonne ont été sélectionnés. Parmi ces 10 individus, 3 sont associés à l'âge du Fer. Il s'agit des échantillons provenant des sites de Linton (N=1 ; 360-50 BC) et d'Hinxton (N=2 ; 170-26 BC).

Les données obtenues ont permis de mettre en évidence que les individus anciens sont proches des populations modernes anglaises et écossaises (Schiffels *et al.,* 2015). Cependant, quelques différences sont observées entre les groupes de l'âge du Fer et ceux de la période Anglo-Saxonne :

- une proximité génétique entre les individus de l'âge du Fer et les populations actuelles françaises et anglaises (fig. 17) ;
- une proximité génétique entre les individus Anglo-Saxons et les populations actuelles d'Ecosse et de Norvège (fig. 17) ;
- une légère différenciation génétique entre les individus de l'âge du Fer et ceux de la période Anglo-Saxonne.

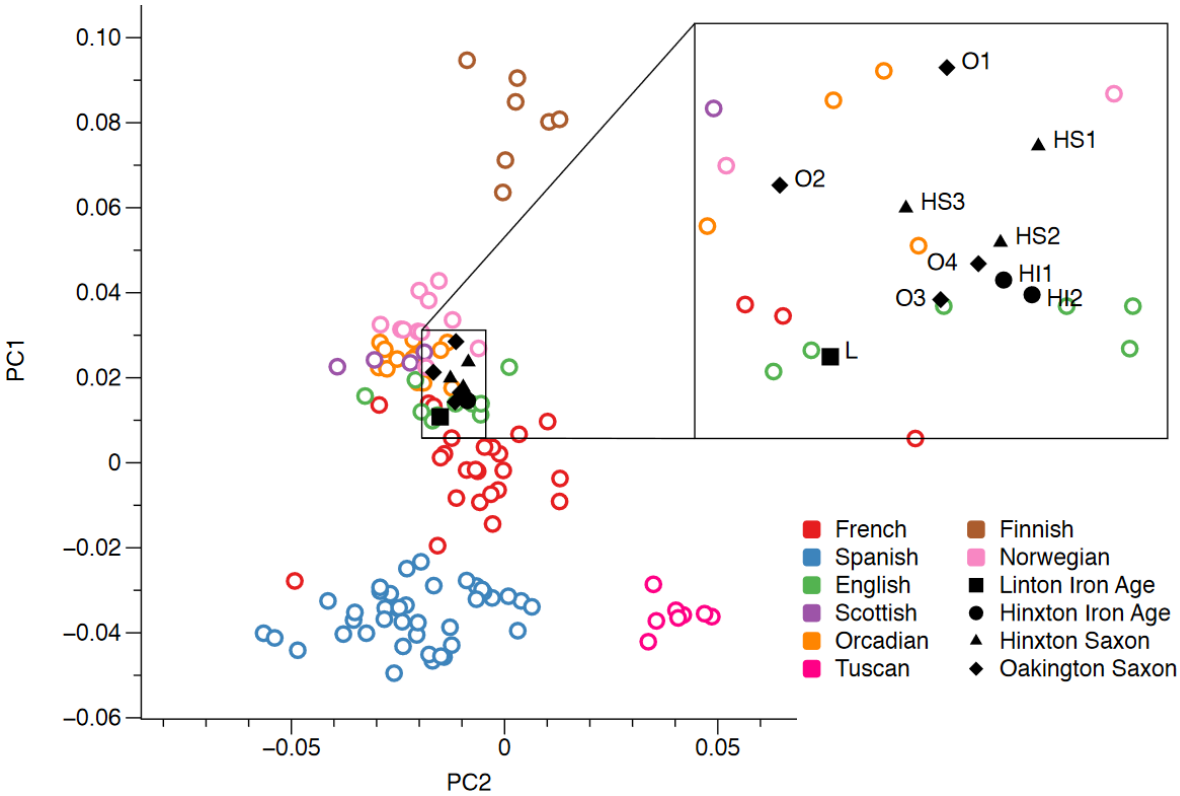


Figure 17: ACP réalisée avec des données génomiques et comparant les données obtenues pour les individus anciens d'Angleterre et les populations européennes actuelles (Schiffels et al., 2016)

Une autre étude, publiée par R. Martiniano et collègues (2016) explore aussi l'histoire génétique de la Grande-Bretagne à travers l'étude de 9 individus issus de 3 sites archéologiques : un site attribué à l'âge du Fer (Melton, N=1, 210 BC – 40 CE), un cimetière romain (York, N=7, 200-400 CE) et un site anglo-saxon (Norton, N=1, 650-910 CE). Les résultats confrontant les données obtenues sur ces individus avec les populations modernes européennes confirment ceux obtenus par Schiffels (2015), suggérant ainsi une continuité génétique entre les populations anciennes et modernes depuis au moins l'âge du Fer.

L'étude la plus récemment publiée ayant généré des données génomiques pour l'âge du Fer est celle réalisée par I. Olalde *et al.* (2019). Ce travail s'inscrit dans une perspective diachronique visant l'étude de l'évolution génétique au cours des 8 derniers millénaires sur la péninsule Ibérique. Pour explorer cette histoire, 271 individus, dont 24 de l'âge du Fer, ont été étudiés (Olalde *et al.* 2019). Les données compilées ont permis de confirmer que l'héritage des Steppes, qui arrive en Espagne autour de 2500 – 2000 BC est moins important que dans d'autres parties de l'Europe, notamment en Europe du Nord (Olalde *et al.* 2018 ; 2019) et qu'il est principalement apporté par les hommes, ce qui se traduit par un remplacement total des lignées Y (Olalde *et al.,* 2019). De façon intéressante, les auteurs ont pu mettre en évidence que l'héritage lié à l'Europe Centrale et l'Europe du Nord augmente entre l'âge du Bronze et l'âge du Fer avec des proportions variées en fonction de la géographie et des langues parlées. Ainsi, les individus associés aux Celtibères (localisés au nord de la Meseta) sont ceux pour lesquels la proportion d'héritage d'Europe Centrale / Nord est la plus forte (jusqu'à 43 % ; Olalde *et al.,* 2019) mais d'autres individus de l'âge du Fer, situés le long de la côte méditerranéenne et n'étant pas locuteurs de langues indo-européenne (mais de langues ibériques) montrent aussi cette augmentation (10 à 19 % ; Olalde *et al.,* 2019). L'arrivée de l'héritage des Steppes, souvent mis en relation avec la diffusion des langues indo-européennes (Haak *et al.,* 2015), semble obéir à un schéma différent pour la péninsule Ibérique. En effet, les populations modernes basques, locutrices d'une langue non indo-européennes sont celles qui sont génétiquement les plus proches des populations de l'âge du Fer d'Espagne.

Par ailleurs, les 3 études présentées ici ont permis de déterminer les haplogroupes mitochondriaux ainsi que les haplogroupes du chromosome Y. Parmi les 28 individus, 14 sont des hommes et tous, sauf un, sont porteurs de l'haplogroupe R1b. Cet haplogroupe est considéré comme un marqueur de l'arrivée des pasteurs des Steppes en Europe (Allentoft *et al.,* 2015 ; Haak *et al.,* 2015). Au sein des populations modernes européennes, il est l'haplogroupe le plus fréquent (sa fréquence varie de 40 à 50 %, Roostalu *et al.*, 2007).

III.3. Synthèse

La présentation de ces données montre à quel point l'âge du Fer reste une **période chronologique peu exploitée** d'un point de vue génétique. Outre le faible nombre d'études publiées, nous notons aussi une **forte hétérogénéité des données**, que ce soit dans le nombre d'individus étudiés et le type de sites archéologiques ciblés ainsi que dans les questions abordées. Ce constat est valable non seulement pour les données sur les marqueurs uni-parentaux mais aussi pour les données génomiques, pour lesquelles le nombre d'étude est encore plus faible et ne concerne chaque fois que quelques individus, issus d'un ou plusieurs sites, et non un groupe ou une population. Cela met en exergue la difficulté de travailler sur cette période et de confronter des données variées. Néanmoins, ce manque de données génétique, pour l'instant, est contrebalancé par la richesse de la documentation archéologique ainsi que l'existence de textes Classiques nous renseignant sur ces populations de l'âge du Fer. **L'intérêt est alors de confronter, systématiquement, les différentes données disponibles afin de mieux appréhender ces sociétés protohistoriques**.

L'apport des données obtenues sur l'ADN ancien

- Trois évènements majeurs ont façonné génétiquement les populations modernes européennes :
- L'arrivée des hommes du Paléolithique, aux alentours de 34 000 BP ;
- L'arrivée des fermiers du Néolithique ;
- L'arrivée des pasteurs des Steppes aux alentours de 2500 BC, associés à l'expansion des cultures CWC et BBC.
- Ces trois évènements ont apporté des composantes génétiques que l'on retrouve encore dans les populations actuelles, en proportions différentes selon les régions.
- Les données disponibles pour l'âge du Fer sont encore parcellaires.

Contributions of data obtained on ancient DNA

- Three major events have genetically shaped modern European populations :
- The arrival of the Paleolithic humans, around 34,000 BP ;
- The arrival of Neolithic farmers ;
- The arrival of Steppe pastoralists around 2500 BC, associated with the expansion of CWC and BBC cultures.
- These three events have brought genetic components that are currently found in modern populations, with varying proportions according to their geographical location.
- The data available for the Iron Age are only limited.

Chapitre 3 : Objectifs & Problématiques

L'Europe protohistorique a marqué l'histoire des Hommes. Au cours du IIIe millénaire avant J.-C., d'importants changements ont lieu et se reflètent au niveau archéologique par la diffusion de deux entités culturelles majeures : la culture de la Céramique Cordée, à l'Est, et le Campaniforme, à l'Ouest. Ces changements se traduisent, comme nous l'avons exposé précédemment (*cf.* La fin du Néolithique et l'âge du Bronze), par un renouvellement de populations. Au niveau des marqueurs génétiques uniparentaux, cela se traduit par l'arrivée de nouvelles lignées mitochondriales et un remplacement des lignées paternelles. Au niveau génomique, ces individus sont porteurs d'une ascendance dite 'Yamnaya', *i.e.* des pasteurs venus des Steppes pontiques et caspiennes. La période qui fait suite à ces changements, l'âge du Bronze, se caractérise par la mise en place de nombreux réseaux d'échanges. Au niveau culturel, plusieurs complexes sont ainsi identifiés, comme, par exemple, le Complexe Atlantique sur la façade ouest de l'Europe. Les quelques 2000 ans de l'âge du Bronze font ensuite place à la période qui nous intéresse plus particulièrement ici, l'âge du Fer. Cette période, ainsi que nous l'avons énoncé précédemment (*cf.* Chapitre 1. L'âge du Fer en Europe : données archéologiques), est subdivisée en deux : le Premier et le Second âge du Fer. Plusieurs complexes culturels sont définis pour le Premier âge du Fer, comme, par exemple le Hallstatt en Europe Centrale, parfois considéré comme point d'émergence de ce Premier âge du Fer, ou le complexe médio-Atlantique, à l'Ouest, qui semble s'inscrire dans la continuité du complexe Atlantique défini pour l'âge du Bronze. Le Second âge du Fer, autrefois considéré comme une entité unique qui aurait émergée en Europe Centrale et en Bohême avant de se diffuser sur une large partie de l'Europe (de la Hongrie à la façade Atlantique), est désormais considéré comme pluriel. Ces deux façons d'appréhender l'Europe à l'âge du Fer posent ainsi de nombreuses questions, à commencer par l'origine des individus. En effet, bien que les récentes études mettent en évidence la diversité des cultures de l'âge du Fer, tous les chercheurs admettent qu'il existe une certaine unité (notamment artistique avec, comme exemple le plus manifeste, le thème des dragons affrontés) au sein de ces groupes. Il est alors raisonnable de se demander quels sont les mécanismes à l'origine de ces points communs et de ces divergences culturelles. Est-on face à un phénomène de migration ? D'acculturation ? Ou d'un phénomène mixte impliquant à la fois l'hypothèse de migration et celle de contacts ? Il est intéressant de noter que si les réseaux d'échanges sont bien documentés au niveau archéologique, ils ne le sont pas, ou très peu, au niveau biologique. En effet, les premières

études paléogénétiques portant sur des groupes de l'âge du Fer n'ont été publiées que récemment, avec la première étude en 2014 (Knipper *et al.,* 2014). Depuis, si les travaux sur ces groupes ont vu leur effectif augmenter, le nombre d'individus ainsi que les questions adressées par ces études restent plutôt limités. Or, à chaque fois que de telles analyses ont été menées, elles ont permis de réaliser de grandes avancées concernant la compréhension des groupes, comme le démontrent les nombreuses études concernant la période du Néolithique ou de l'âge du Bronze. Nous l'avons vu (*cf*. Chapitre 2. La génétique, un outil précieux pour reconstruire les évènements du passé), les études paléogénétiques et paléogénomiques appliquées à ces groupes ont permis d'apporter de nouveaux arguments convaincants pour discuter des scénarios de mise en place de ces cultures. L'âge du Fer se révèle être une période particulièrement intéressante pour adresser ce type de questions car, outre les données archéologiques, des témoignages indirects, laissés par des groupes contemporains tels que les Grecs ou les Romains, sont aussi disponibles. L'obtention de données paléogénétiques et/ou paléogénomiques est donc une opportunité de confronter à la fois des données biologiques, archéologiques et littéraires. Mais les données archéologiques et littéraires ne témoignent pas uniquement des réseaux d'échanges (notamment d'échanges économiques). Ces témoignages permettent aussi d'esquisser le portrait de ces sociétés du Second âge du Fer. Ainsi, pour la Gaule et ses habitants les Gaulois, les sources dessinent une population éclatée en nombreux groupes, identifiés par des noms, qui nous sont transmis et qui ont laissé une trace dans notre France actuelle, comme par exemple les *'Arvernes'* (groupe alors réparti sur l'actuelle Auvergne), les *'Parisii'* (pour Paris) ou les *'Carnutes'* (Chartres). Les données archéologiques, et plus particulièrement les données funéraires, témoignent aussi de cette diversité des groupes du Second âge du Fer en Gaule. Cependant, malgré cette apparente diversité, des points communs semblent indéniables, comme une organisation sociale hiérarchisée et l'importance de la filiation. Là encore, des données paléogénétiques/paléogénomiques apporteraient des arguments biologiques permettant de renouveler la documentation. Pour les périodes plus anciennes, que ce soit au Néolithique ou à l'âge du Bronze, les études en ADN ancien ont apporté de précieuses informations pour discuter de l'organisation de l'espace funéraire et *a fortiori* de l'organisation sociale ainsi que des modes matrimoniaux et des systèmes de filiation. Ces études ont porté sur des groupes couvrant une période allant parfois jusqu'à 800 ans, et ont tout de même permis de proposer des hypothèses de patrilocalité, d'exogamie ou bien de patrilinéarité. L'application de ces approches sur des groupes gaulois semble encore plus pertinente car les 'groupes' identifiés couvrent généralement une période chronologique réduite (rappelons que le Second âge du Fer, pour la Gaule, couvre à peine 450 ans). Ainsi, les 'groupes' ciblés ne correspondraient qu'à quelques centaines d'années et donc à

un nombre réduit de générations, permettant d'avoir accès à un groupe, à une 'famille' ou en tout cas à une communauté plus réduite et peut-être plus représentative.

L'enjeu de ce travail est donc multiple et vise, si ce n'est à résoudre les questions mises en évidence, à proposer une documentation innovante permettant de renouveler les débats sur les groupes du Second âge du Fer en France. Nos objectifs ont été « découpés » selon une approche multiscalaire afin de discuter des groupes à l'échelle *(i)* locale, *(ii)* régionale et enfin *(iii)* continentale.

Notre premier objectif est de discuter de ces groupes à l'échelle locale. Chaque site ciblé possède ses particularités et se distingue des nécropoles contemporaines retrouvées dans une même région. Des études récentes ont démontré l'importance de maîtriser les contextes locaux, notamment le fonctionnement de la communauté étudiée afin de les intégrer dans des études plus vastes de dynamiques de populations (Veeramah, 2018). Nous avons donc voulu aborder le fonctionnement des communautés afin de confronter l'organisation apparente de l'espace funéraire (organisation perceptible *via* la présence d'un ou de plusieurs enclos, d'un tumulus…) aux données biologiques (âge, sexe, lignée maternelle et/ou paternelle) et discuter ainsi des choix funéraires. **Qui sont les individus qui ont accès à la nécropole ? Le groupe inhumé au sein de la nécropole est-il familial ou cosmopolite ? La structuration de l'espace funéraire est-elle le reflet d'une structuration sociale et/ou biologique de la communauté inhumée ?** Par ailleurs, la caractérisation des lignées maternelles et paternelles permettra aussi de discuter des modes matrimoniaux et des systèmes de lignages et de les mettre en regard des données archéologiques et littéraires disponibles. La compilation de ces données permettra de mieux appréhender le fonctionnement de chaque communauté et de les mettre en regard des contextes régionaux.

Le second objectif est la comparaison de plusieurs sites localisés au sein d'une même région géographique (la vallée de la Seine et ses marges) mais qui sont culturellement distincts afin de confronter la diversité culturelle à la diversité biologique. Par ailleurs, nous disposons, pour cette région, de données génétiques pour des groupes du Néolithique et de l'âge du Bronze (Rivollat *et al.,* soumis ; Brunel *et al.,* soumis) ce qui nous permettra de tester les dynamiques régionales des groupes d'un point de vue diachronique. Alors, les données génétiques, couplées aux indices archéologiques, permettront de discuter des réseaux d'échanges de biens et d'individus notamment en regard de l'axe fluvial majeur de cette moitié nord de la France, à savoir la Seine. **Les groupes ciblés entretiennent-ils des liens particuliers avec des régions voisines ? Les indices**

archéologiques d'échanges matériels sont-ils des témoins indirects d'échanges biologiques ? En outre, nous pourrons discuter de l'évolution des groupes du Second âge du Fer dans une région géographique donnée, notre corpus ciblant des groupes couvrant toute cette période. L'ensemble des données apportera un éclairage inédit sur les liens entre diversité biologique et culturelle de ces groupes, mais aussi sur les liens inter-sociétaux. Dans une synthèse récente sur l'Europe celtique à l'âge du Fer, O. Buchsenschutz et collaborateurs (2015) rappellent que pour les contextes de la fin de la Protohistoire, « l'unité sociale élémentaire, la famille, est peu connue » (Lejars et Gruel, 2015, p. 355). Ainsi, la confrontation et la comparaison systématique des données génétiques aux données ostéologiques et archéologiques, issues de sites culturellement distincts, devrait nous permettre d'approcher cette 'unité élémentaire' et ses implications en termes de filiation/parenté**. Peut-on, malgré l'apparente diversité des contextes, faire émerger des points communs, tels que des indices de patrilocalité ou de patrilinéarité ?** En effet, si on ne peut établir avec certitude un mode de fonctionnement global pour ces groupes à partir d'un seul site, l'obtention et la comparaison d'informations similaires sera une opportunité unique de rediscuter quelques occurrences du fonctionnement social chez ces Gaulois.

Enfin, ces données seront intégrées dans une approche phylogéographique. La constitution de ces groupes peut s'expliquer par diverses hypothèses de migrations et/ou d'acculturation. La comparaison de ces groupes avec *(i)* des groupes contemporains, et *(ii)* des groupes plus anciens (notamment du Néolithique, du Campaniforme et de l'âge du Bronze) permettra de mieux comprendre la constitution génétique des groupes du Second âge du Fer en France. **Les groupes du Second âge du Fer forment-ils une population uniforme ? Peut-on percevoir, au niveau génétique, une continuité régionale entre les groupes de l'âge du Bronze et ceux de l'âge du Fer ? Ou, au contraire, sommes-nous face à une nouvelle rupture et à un remplacement de populations ?** Par ailleurs, la comparaison de données paléogénétiques / paléogénomiques obtenues pour des populations gauloises avec les populations modernes françaises revêt un enjeu particulier. En effet, dans l'imaginaire français, les Gaulois ont une signification toute particulière. Leur statut a évolué au cours du temps, passant de « barbares » au XVIIIe siècle à « Nos Ancêtres » au XIXe siècle (Olivier, 2006). Nous le savons aujourd'hui, « Nos Ancêtres les Gaulois » est un mythe, en partie créé par Napoléon III. Malheureusement, ce mythe, instauré pour recréer un sentiment d'unité nationale après la guerre franco-prussienne de 1870, est souvent utilisé par les politiques actuels, comme par exemple par N. Sarkozy[4] en 2016 lors d'une campagne sur l'identité nationale[1]. Mais

4 « Dès que vous devenez français, vos ancêtres, ce sont les Gaulois », phrase prononcée par N. Sarkozy en septembre 2016 lors d'un meeting à Franconville

que savons-nous réellement de ces « ancêtres » ? D'où viennent-ils ? Les « Français » sont-ils réellement leurs descendants ? Nous n'ambitionnons pas de résoudre cette question, mais il nous semble important d'apporter des données biologiques permettant d'objectiver ce débat.

Pour apporter les premiers éléments de discussions à ces questions, nous avons sélectionné les sites en fonction de divers paramètres comme, par exemple, une localisation géographique à la charnière/interface entre la façade Atlantique, à l'Ouest, et le Rhin, à l'Est. Ainsi, l'étude de sites localisés le long de la vallée de la Seine permettra de discuter *(i)* de l'intégration de ces sites au sein de complexes culturels et *(ii)* des réseaux d'échanges liés à la Seine. Il était aussi important de cibler des sites différents du point de vue des pratiques funéraires (notamment de l'organisation de l'espace funéraire) afin de discuter d'une potentielle unité dans l'organisation sociale (modes matrimoniaux, système de filiation…) malgré cette apparente diversité. Ainsi, nous avons sélectionné les sites suivants :

- La nécropole de Barbuise 'Les Grèves de Frécul', fouillée par S. Rottier et J. Piette en 2000 et située dans la haute vallée de la Seine, en rive droite de ce fleuve. Ce site est, au sein de notre corpus, le plus ancien (daté entre le Ve et le IIIe siècle avant J.-C.) et celui qui se situe le plus à l'Est, permettant d'aborder la question des échanges vers le Rhin. L'organisation de l'espace funéraire soulève de nombreuses questions. En effet, deux secteurs, organisés de façon distincte, sont définis et chaque secteur se compose de plusieurs enclos agencés les uns par rapport aux autres.

- La nécropole de Gurgy 'Les Noisats', occupée entre le IIIe et le Ier siècle avant J.-C. a été fouillée par S. Rottier et C. Mordant en 2004. Ce site, localisé lui aussi dans la haute vallée de la Seine, se trouve sur la rive droite de l'Yonne. Un site daté du Néolithique a aussi été découvert à Gurgy 'Les Noisats' et les données obtenues (archéologiques et génétiques) ont permis de confirmer le rôle de carrefour entre l'Est et le Sud (Rivollat *et al*., 2015).de cette zone géographique. Ce rôle de carrefour se maintient-il jusqu'à l'âge du Fer ? Les réseaux d'échanges avec l'Est et le Sud (notamment l'Espagne) perdurent-ils ? Peut-on observer une continuité génétique entre les individus datés du Néolithique et ceux du Second âge du Fer ?

- La nécropole d'Urville-Nacqueville, occupée entre 120 et 80 avant J.-C., a été fouillée par A. Lefort et S. Rottier entre 2011 et 2017. Cette nécropole est celle se situant le plus à l'ouest de la région géographique ciblée. Les données archéologiques et funéraires, obtenues par A. Lefort et S. Rottier, mettent en évidence des liens étroits avec l'Angleterre, nous

permettant de discuter des réseaux d'échanges le long de la Manche et, par extension, de la façade Atlantique. De surcroît, l'identification de *(i)* traitements funéraires différents en fonction de l'âge, *(ii)* d'un enclos accueillant une partie de la population ainsi que *(iii)* des gestes funéraires particuliers (quelques exceptions d'adultes inhumés, des individus sans tête et des têtes sans corps…) en font un site de choix pour discuter de l'organisation de l'espace funéraire et de l'identité (biologique, sociale) des individus.

Ces sites feront l'objet d'une analyse paléogénétique individuelle, puis collective afin d'aborder les questions d'unité et de diversité des groupes gaulois. Une partie sera ensuite consacrée aux analyses paléogénomiques et, enfin, une dernière partie reprendra tous ces éléments en les mettant en perspective d'une part les uns avec les autres et, d'autre part, des données actuellement disponibles pour l'Europe.

PARTIE 2

MATÉRIEL & MÉTHODES

CHAPITRE 1.

MATÉRIEL : TROIS NÉCROPOLES AU NORD DE LA FRANCE

Les trois sites ayant fait l'objet d'analyses paléogénétiques et paléogénomiques sont présentés ici. Deux de nos sites, Barbuise 'Les Grèves de Frécul' et Gurgy 'Les Noisats' sont situés dans la haute vallée de la Seine et de l'Yonne. Le dernier site, Urville-Nacqueville, est localisé dans le prolongement de la basse vallée de la Seine. Dans ce chapitre, nous présenterons les sites, l'historique des recherches, les données biologiques et funéraires disponibles. La présentation des sites pourra paraître inégale au lecteur, mais elle révèle la disparité des données disponibles pour chacun des sites. En effet, les sites de Barbuise et de Gurgy n'ont pas fait l'objet, à ce jour, de publications autres que les rapports de fouilles. Enfin, une partie de ce chapitre sera dédiée aux critères qui ont présidé nos choix concernant le type de prélèvements.

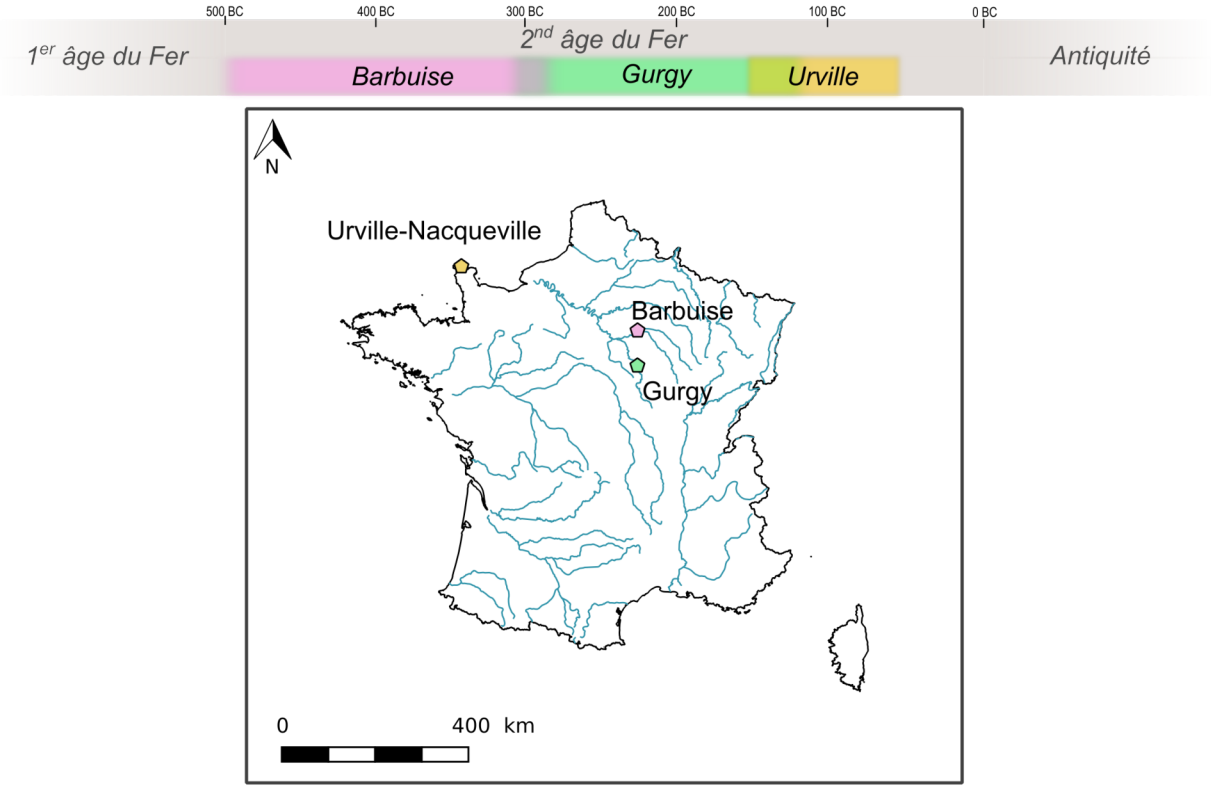


Figure 18: Chronologie relative des site au sein du Second âge du Fer et localisation géographique

I. Barbuise 'Les Grèves de Frécul'

I.1. Généralités

Le site de Barbuise, situé dans le département de l'Aube, sur la rive droite de la Seine (fig. 18), est composé d'un ensemble de localités découvertes dès le XIXe siècle. En 1832, un inventaire des mégalithes est effectué par la Société Académique de l'Aube et plusieurs menhirs et dolmens à Courtavant ainsi qu'à La Saulsotte (Rottier et Piette, 2001) ont été relevés. Il faut cependant attendre 1937 pour que la nécropole laténienne dite « Les Grèves de Frécul » soit découverte et partiellement fouillée par Henri Lamarre (Rottier et Piette, 2001).

Le site « Les Grèves de Frécul » a été occupé, à l'âge du Fer, entre le Ve et le IIIe siècle BC.

I.2. Historique des découvertes

Lors des premières fouilles menées par H. Lamarre, deux secteurs (est et ouest, fig. 19 et 20) ont été explorés, mettant ainsi au jour 150 sépultures réparties au sein de cinq enclos. Ces découvertes ont pu être attribuées à deux périodes chronologiques : le Bronze final et La Tène (Rottier et Piette, 2001). Un enclos circulaire, quatorze inhumations en puits, trente incinérations en tombe plate et deux incinérations sont attribués au Bronze final (Rottier et Piette, 2001). Pour la période de La Tène, on compte alors plus de 80 inhumations ainsi que 3 enclos carrés et 1 circulaire. De 1968 à 1975, d'autres sépultures sont découvertes et rattachées au Bronze final. J. Piette en 1991, 1998 et 2000, a repris l'étude du site dans le cadre de fouilles de sauvetage. Cela a permis de découvrir, en 1991, 5 nouveaux enclos carrés, de petite dimension, ainsi que 7 sépultures attribuées à La Tène et 7 au Bronze final I et, en 1998, 5 enclos carrés datés de La Tène ainsi que 4 sépultures : 1 Laténienne et 3 du Bronze Final (Rottier et Piette, 2001). Le site a ensuite fait l'objet d'une reprise de fouilles de juin à septembre 2000 par J. Piette et S. Rottier. Lors de ces fouilles, plus de 100 sépultures sont comptabilisées et presque toutes sont associées à un enclos funéraire. Cependant, il est important de noter que parmi toutes ces sépultures, seules 15 sont considérées comme intactes, c'est-à-dire non fouillées par H. Lamarre dans les années 1930-1940 qui, après avoir fouillé les sépultures, ré-enterrait les squelettes sans prendre en considération la logique anatomique, la position du corps ou même le nombre d'individus présents dans la sépulture. En effet, pendant de nombreuses années, les archéologues ont privilégié l'étude de l'architecture et du matériel funéraire et le squelette – considéré comme gênant (ou tout du moins d'un intérêt secondaire) – était parfois ré-enfoui (Duday *et al.,* 1990).

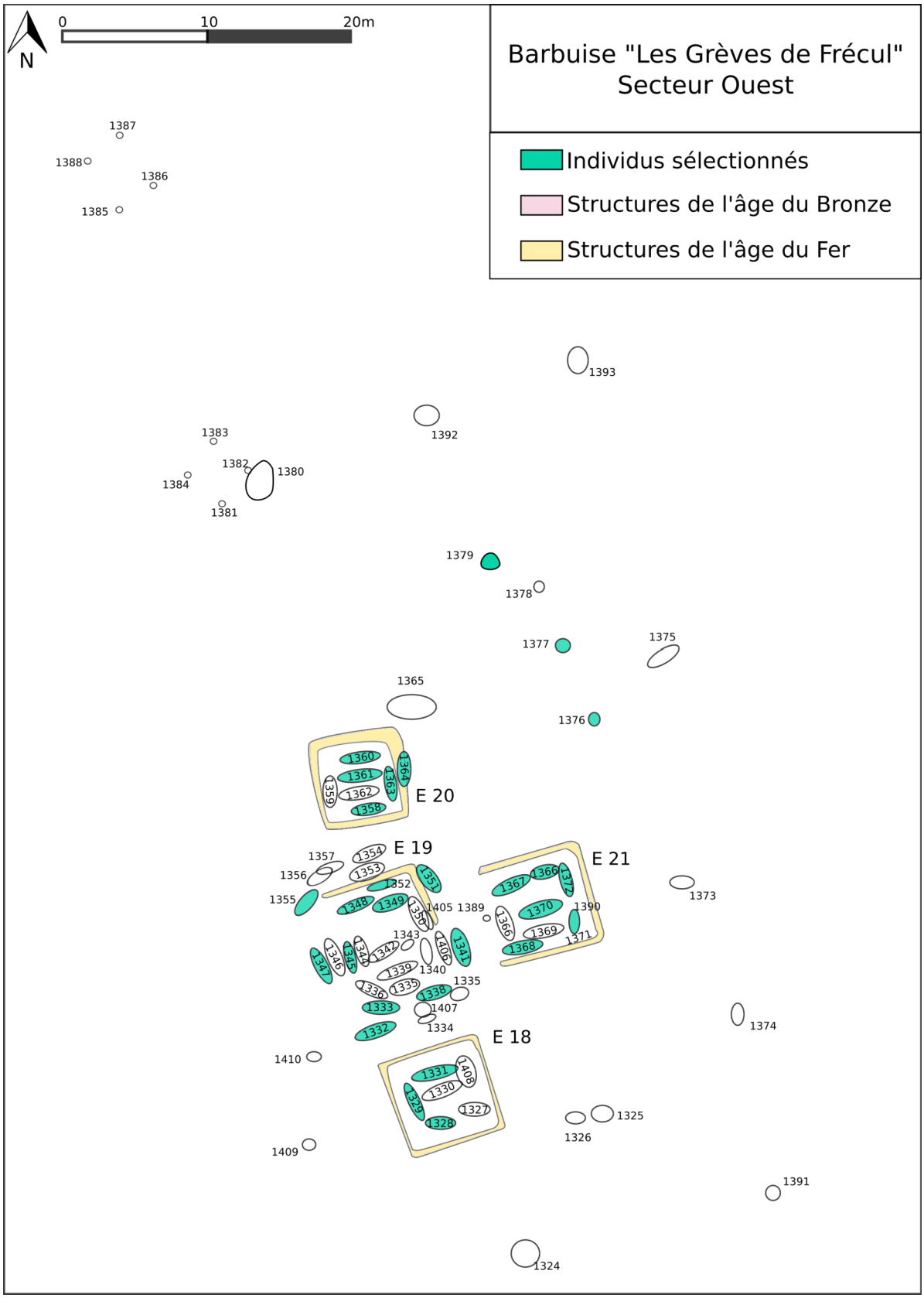


Figure 19: Plan du site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul', secteur ouest, et localisation des individus sélectionnés pour les analyses en ADN ancien

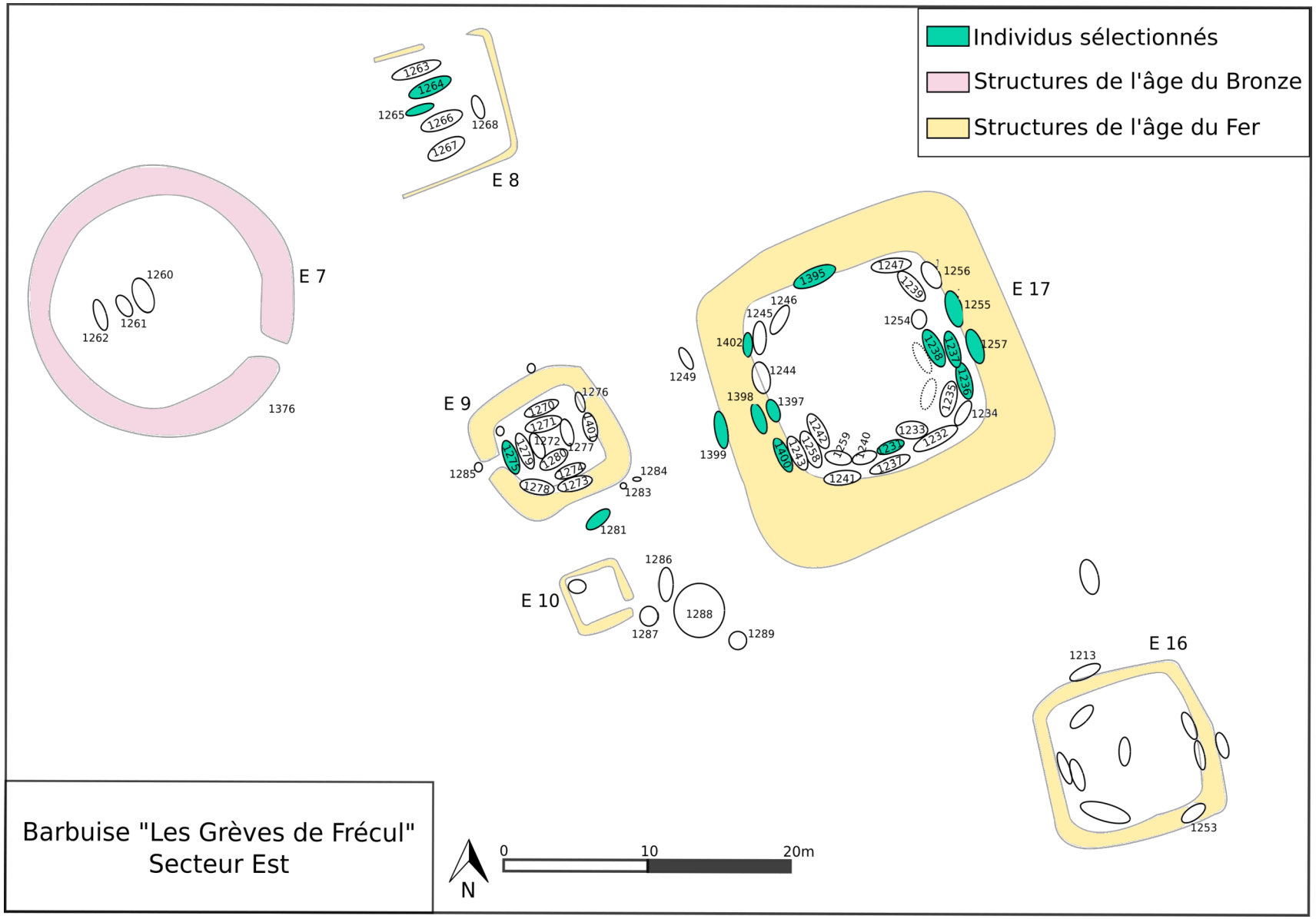


Figure 20: Plan du site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul' secteur est, et localisation des individus sélectionnés pour les analyses en ADN ancien

I.3. Données biologiques et archéologiques

Suite aux fouilles réalisées par J. Piette et S. Rottier, des études archéologiques et anthropologiques ont été menées sur les vestiges datés du Bronze final (Rottier, 2003). Pour l'âge du Fer, des travaux avaient été engagés mais n'ont pas été finalisés. Des données partielles sont disponibles concernant la biologie des individus inhumés (âge, sexe ; non publié) mais malheureusement ces données ne sont pas disponibles pour la totalité de la nécropole, rendant ainsi compliquées les discussions, notamment celles portant sur le recrutement.

Des données sont toutefois disponibles au sujet des espaces de décomposition, des positions des corps, du type d'inhumation et de la localisation des sépultures. On dénombre ainsi 130 individus. Il s'agit principalement d'inhumations individuelles en fosse, le sujet étant en décubitus dorsal ou trois-quarts latéral, ce qui est classiquement observé pour l'âge du Fer régional (Baray, 2003). Les 15 sépultures intactes ont permis de mettre en évidence des décompositions en espace vide (12/15) témoignant de la présence de contenant périssable et la présence de blocages en grès (11/15), permettant d'inclure Barbuise dans le contexte régional puisque 47 % des sépultures inclues dans l'étude de L. Baray sur Bassin parisien présentent ce type d'aménagement (Baray, 2003).

Les fosses sépulcrales se retrouvent principalement au centre de l'enclos ou en bordure des fossés et certains enclos, notamment le E 21 (fig. 19) semblent être organisés autour d'une sépulture centrale qui pourrait être considérée comme « fondatrice ». Par ailleurs, l'orientation des tombes semble être en fonction de la forme du fossé, comme cela a déjà été décrit pour les cimetières tumulaires ou à enclos de la région (Baray, 2003).

Cependant, trois inhumations ne correspondent pas à ce schéma. Il s'agit des sépultures 1376, 1377 et 1379 (fig. 19) qui se détachent de l'ensemble de par leurs caractéristiques : elles sont exclues des enclos et

Figure 21: Sépulture en fosse circulaire 1376

correspondent à des sépultures en petites fosse circulaire au sein desquelles les individus sont inhumés en position assise (fig. 21). Pour la période qui nous concerne, à savoir La Tène, moins d'une soixantaine d'inhumations en puits sont décrites (Delattre et Pecqueur, 2017).

À Barbuise, ces trois stuctures accueillent uniquement des adultes de sexe masculin mettant ainsi en évidence une sélection qui a déjà été démontrée pour ce contexte chronologique (Delattre et Pecqueur, 2017). Par ailleurs, la localisation de ces sépultures au sein de l'espace funéraire ne semble pas non plus se différencier des autres cas recensés puisque jusqu'à présent, toutes ces sépultures ont été localisées hors des nécropoles et souvent à proximité d'un lieu dévolu aux pratiques rituelles (Delattre et Pecqueur, 2017). L'inventaire et l'étude de ces différentes sépultures a conduit certains auteurs à tenter de discuter du statut de ces défunts. V. Delattre et L. Pecqueur, dans leur article de 2017, voient dans cette position une référence à la statuaire celtique. Plusieurs interprétations sont possibles pour ces défunts particuliers : il peut s'agir d'une relégation sociale, d'un sacrifice ou de sépultures mettant en scène le divin (Delattre et Pecqueur, 2017). Cette dernière hypothèse semble celle privilégiée par V. Delattre et L. Pecqueur : « On peut toutefois, sans s'égarer à l'outrance, proposer que ces hommes inhumés assis, sans ostentation et sans mobilier d'accompagnement, figés à jamais dans la posture sacrée par excellence, relèvent d'une population resserrée, sélectionnée, dont tout ou partie de la vie était associée au divin. Des garants de l'accomplissement de la spiritualité en vigueur. S'il est prématuré d'y voir les représentants du sacerdoce celtique – le terme « druide » est d'usage délicat – l'histoire de cette position, la codification précise qu'elle exprime, isole sans aucun doute ces hommes du commun des mortels dont ils sont éloignés tant géographiquement que symboliquement. Et qui doivent le demeurer dans la mort, immobiles, et assis à jamais » (Delattre and Pecqueur, 2017, p. 15). Quoiqu'il en soit, les données disponibles pour les sépultures de Barbuise ne permettent pas de trancher en faveur d'une des hypothèses mais la présence de ces individus au sein d'un ensemble funéraire aussi vaste est une opportunité unique de comparer les données génétiques afin de tester si des différenciations existent entre ces deux ensembles distincts, à savoir d'une part les individus « inclus » dans la nécropole et d'autre part ceux qui semblent « exclus ».

I.4. Choix des individus étudiés

Comme évoqué plus haut, cette nécropole est un grand ensemble funéraire, composé de plusieurs enclos et ayant livré plus d'une centaine de sépultures. Il n'était pas possible d'étudier la totalité des vestiges et nous avons ainsi sélectionné 47 individus, en prenant en considération plusieurs critères, afin de répondre à nos problématiques :

- Inclure prioritairement les sépultures nouvellement découvertes et fouillées en 2000. En effet, les données archéologiques et anthropologiques sont plus fiables pour ces individus que pour ceux fouillés par H. Lamarre ;
- Choisir des individus sur l'ensemble de la nécropole afin de tester la diversité du groupe et discuter de l'origine géographique du groupe inhumé ;
- Inclure plusieurs individus d'un même enclos afin d'appréhender le fonctionnement de l'espace funéraire ;
- Inclure des sépultures doubles afin de discuter d'éventuels liens de parenté et ainsi mieux comprendre le fonctionnement de la société ;
- Inclure les sépultures en fosse ciculaire afin de les comparer aux individus inhumés au sein des enclos.

II. Gurgy 'Les Noisats'

II.1. Généralités

Le site de Gurgy 'Les Noisats', occupé entre le IIIe et le Ier s. BC, se situe dans le département de l'Yonne (89), sur la rive droite de l'Yonne (fig.18). Ce temps d'occupation, relativement court, correspond à environ 7 générations (une génération correspondant à 28 ans ; Moorjani *et al.,* 2016).

Ce gisement a fait l'objet de sondages en 1997 par S. Collet et F. Müller. Ces derniers parlent de quelques structures mal datées d'un intérêt minime, mais mettent en avant la présence d'un important site funéraire du 1er et du 2nd âge du Fer associant un enclos circulaire et un enclos quadrangulaire qui n'est pas sans rappeler le site de Gurgy 'La Picardie', situé à quelques centaines de mètres (Verger, 1995). L'ensemble funéraire que nous avons étudié a été fouillé par S. Rottier en 2004. Il s'agit d'un tumulus d'environ 700 m² qui a livré 40 individus répartis au sein de 35 sépultures (fig. 22). Notons que le tumulus a été arasé et qu'il ne reste que les sépultures les plus profondes et les plus tardives (Mordant et Rottier, 2004) et le nombre d'individus ne représente donc pas le groupe dans son ensemble.

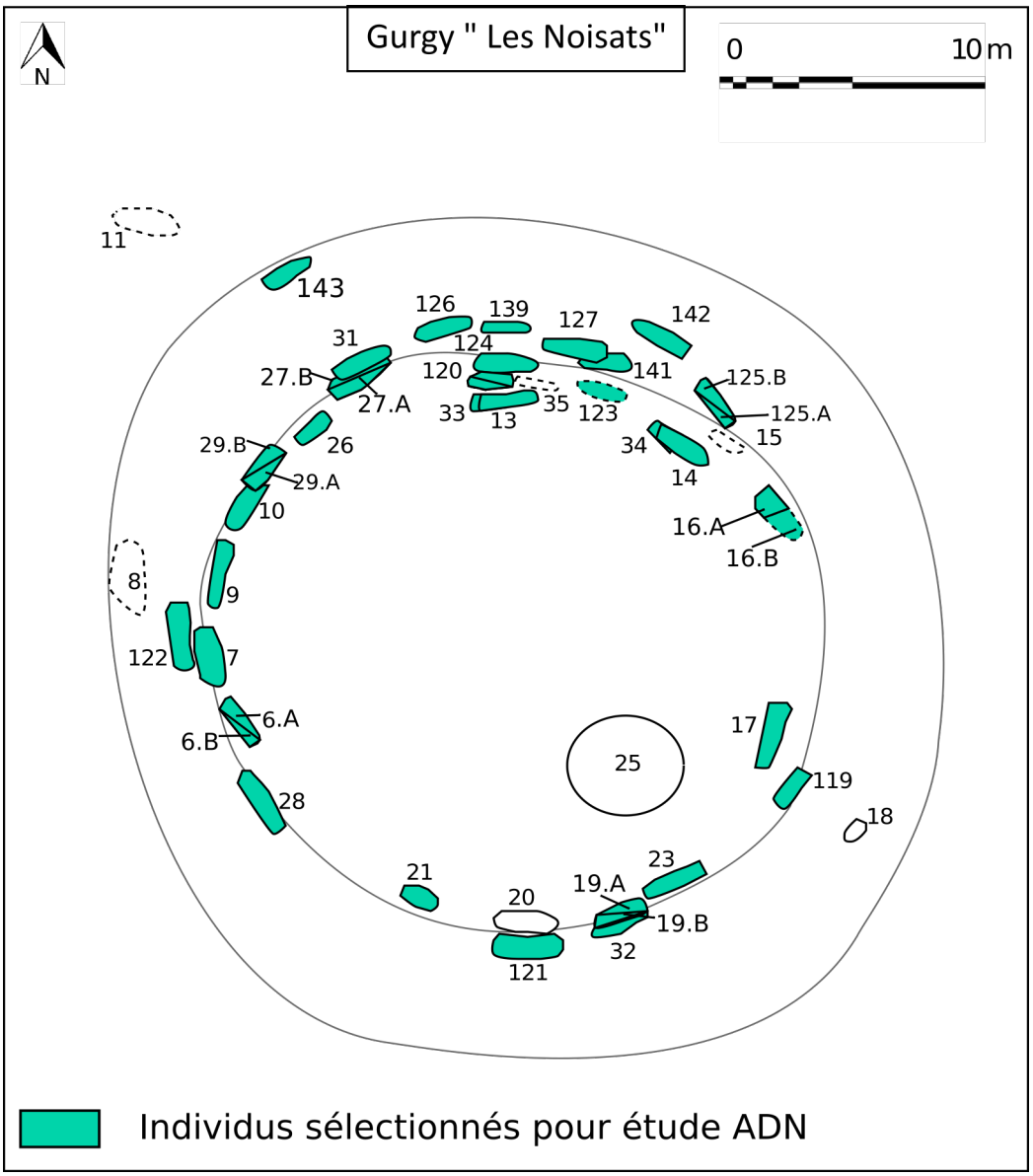


Figure 22: Plan du tumulus de Gurgy 'Les Noisats'

Les vestiges archéologiques et humains issus de ces fouilles ont fait l'objet de diverses études. Le mobilier métallique a été étudié par E. Millet. L'âge au décès ainsi que la détermination du sexe ont été réalisés sur le terrain puis affinés en laboratoire et une partie des vestiges humains a été analysée par S. Charbouillot dans le cadre d'un mémoire de Master 2 réalisé à l'Université de Bourgogne.

II.2. Données biologiques et archéologiques

Le tumulus de Gurgy 'Les Noisats', d'un diamètre d'environ 30 m, fait partie de la classe 3 définie par L. Baray (2003). Ce dernier distingue 4 classes de tumulus en fonction de leur diamètre. La première classe comprend les structures de 5 à 10 mètres, la deuxième les structures de 11 à 25

mètres, la troisième les tumulus de 26 à 35 mètres et enfin la quatrième classe comprend les structures de plus de 35 mètres de diamètre (Baray, 2003). Cependant, si le tumulus fait bien partie des 4 classes distinguées par L. Baray, il est, pour l'étape qui nous concerne (La Tène B1-C1, qui correspond globalement aux étapes VA et VB définies par L. Baray) hors normes. En effet, les tumulus des étapes VA et VB, bien que rares et tous localisés dans les Ardennes (rendant compliquées les comparaisons) sont plutôt de petites dimensions, avec un diamètre moyen de 10 mètres (Baray, 2003). Le monument funéraire de Gurgy fait partie des tumulus à occupation collective, sans tombe centrale. En effet, les 35 sépultures sont toutes organisées en suivant le creusement du fossé et aucune sépulture centrale n'est observée. Cette orientation des sépultures ne semble pas se démarquer de celle observée pour les tumulus du Bassin parisien (ici dans le sens défini par L. Baray) à cette époque (Baray, 2003). Si la plupart des tombes semblent être « ordinaires », *i.e.* des tombes non aristocratiques(Baray, 2003), notons tout de même quelques particularités.

Les restes osseux étant fortement détériorés, les données biologiques obtenues sont partielles mais ont tout de même permis de discuter du recrutement du groupe inhumé. On note que les adultes représentent plus de 70 % des sujets. Les immatures (toutes classes d'âge confondues) représentent moins de 30 % des individus, mettant en évidence un déficit des enfants et non une exclusion totale de cette catégorie. Etant donné l'état de conservation des squelettes ainsi que la présence d'individus immatures, le sexe ostéologique n'a pu être déterminé de façon fiable que pour 17 individus. On décompte 13 hommes et 4 femmes. Si le ratio semble être en faveur des hommes, il n'en demeure pas moins que les femmes sont aussi admises à l'intérieur du tumulus, signifiant ainsi qu'il n'y a pas de sélection en fonction du sexe ostéologique des individus. Ces données semblent corrélées aux hypothèses de L. Baray qui voit dans les modes d'organisations des cimetières un reflet de l'organisation sociale et l'accentuation progressive d'une organisation sociale de type familiale (Baray, 2003). Ce monument, que l'on peut qualifier de collectif, pourrait ainsi regrouper les membres d'une même communauté ou d'une même « famille », sans que l'on puisse à ce jour définir cette « famille ».

II.3. Choix des individus étudiés

Étant donné le nombre restreint d'individus au sein de cette nécropole, nous avons décidé de ne pas effectuer de sélection et d'étudier ainsi la totalité du groupe. Cette approche nous permet de répondre à plusieurs questions, telles que la diversité du pool génétique, l'origine géographique des lignées des individus et bien évidemment la structuration de l'espace funéraire.

III. Urville-Nacqueville

III.1. Généralités

Le site d'Urville-Nacqueville se situe en Basse-Normandie, dans le département de la Manche (50) à une dizaine de kilomètres à l'ouest de la ville de Cherbourg au lieu-dit « La Batterie Basse ». Ce gisement archéologique, qui s'étend sur près de cinq cents mètres de côte et qui a révélé des occupations du Néolithique jusqu'au début de l'époque antique (Lefort et Marcigny, 2009), est connu depuis cent quarante ans environ. Sa découverte est liée aux grandes marées ou aux tempêtes qui, lors du retrait des plages, ont permis la mise au jour des vestiges. Sa localisation en zone d'estran comporte des avantages et des inconvénients : d'une part, le sédiment constamment humide a permis une conservation exceptionnelle des vestiges (on y retrouve par exemple des structures et des objets en bois tels que : un bâton de jet, des cercueils monoxyles,…) mais d'autre part le site est soumis à des phénomènes d'érosion(Lefort et Marcigny, 2009).

Dans le cadre de ce travail, les études ne porteront que sur les ossements humains de l'âge du Fer. À cette époque, le site semble composé de deux ensembles : un secteur artisanal et une nécropole.

III.2. Historique du site : premières découvertes, premières opérations

Les données présentées ci-après, permettant de retracer l'historique du site, sont issues de l'article publié par A. Lefort et C. Marcigny en 2009. Dès la fin du XIXe siècle, le site d'Urville-Nacqueville a fait l'objet de fouilles. Les premières recherches de terrain ont été menées en 1868 sous l'impulsion de la Société des Sciences Naturelles de Cherbourg suite à la découverte fortuite, sur le rivage, de poteries et d'ossements. Cependant ces premières investigations n'ont pas permis de caractériser le site. Il faudra attendre une dizaine d'années pour qu'une réelle démarche archéologique soit mise en place suite à la découverte, lors de travaux, d'un matériel archéologique riche et abondant. Le colonel Delambre, en charge de ces travaux, se rend compte du potentiel du site et entreprend des fouilles. Un an plus tard, E. Clavenad date le gisement de l'Âge du Bronze. Jusqu'à la fin des années 1870, seule la sphère domestique du gisement est connue (poteries, anneaux de schistes…). L'aspect funéraire de ce site est mis en évidence pour la première fois en 1880 suite à la découverte d'une urne funéraire. Il a fallu ensuite attendre le début du XXe siècle pour que les scientifiques s'intéressent de nouveau au site d'Urville-Nacqueville. Entre 1904 et 1922, G. Rouxel fouille et publie des données. Grâce à lui la chronologie du site est réévaluée et Urville-Nacqueville est ainsi attribué à l'époque de La Tène. Il est le premier à parler du site comme

d'un atelier de production de bracelets en lignite. Il émet aussi l'hypothèse que ce site est une agglomération ou un village. Concernant le domaine funéraire, il ne sera pas étudié avant 1969, date à laquelle des sépultures individuelles sont observées. La découverte de ces deux sépultures conduit la Direction des Antiquités Préhistoriques de Caen à organiser des fouilles de sauvetage. Au début des années 1990, le site connaît un regain d'intérêt grâce à P.-R. Giot qui s'intéresse aux bracelets en lignite. Pour lui, la matière première pourrait provenir du site de Kimmeridge, en Angleterre. Il met ainsi en évidence de possibles liens transmanche à La Tène finale. En 1992, dans le cadre du Projet Collectif de Recherche « Les Âges du Fer en Basse-Normandie : définition par les matériaux céramiques », C. Peuchet décide de reprendre l'étude du site. Le projet n'aboutira jamais.

Quoiqu'il en soit, de ces premières recherches sur le site d'Urville-Nacqueville, on peut retenir qu'il s'agit d'un site composé de deux secteurs : un voué à l'artisanat (qui a été le plus prospecté jusqu'à présent) et un dédié au funéraire. Les publications présentées jusqu'à aujourd'hui font état d'un site d'habitat protohistorique exceptionnel non seulement de par son état de conservation mais aussi de par son originalité. En effet, on peut noter la présence de bâtiments circulaires qui ne correspondent pas à l'habitat classique de type « ferme » que l'on retrouve pour l'âge du Fer sur le continent. Ce type d'habitat semble plutôt se retrouver outre-Manche sur les îles Britanniques (Godard, 2013). Un autre indice de lien transmanche est la présence de bracelets en lignite à toutes les étapes de fabrication avec une probable importation de la matière première depuis l'Angleterre. Le site d'Urville-Nacqueville s'inscrit comme un jalon dans la compréhension des relations transmanche à la fin de l'âge du Fer. C'est cette situation particulière qui a conduit A. Lefort à reprendre les études sur Urville-Nacqueville dans le cadre de sa thèse « Contributions à une archéologie des relations transmanche à la fin de l'âge du Fer entre Seine et Armorique. Echanges matériels et culturels ».

III.3. La reprise des études

La reprise des études sur ce site, en 2009, a permis de mettre en évidence les deux secteurs que l'on soupçonnait déjà grâce aux précédentes investigations : un secteur artisanal et commercial et un secteur funéraire (Lefort, 2011b) distants de 500 mètres. Jusqu'à présent, le secteur artisanal est organisé comme un enclos abritant quelques bâtiments circulaires, ainsi que des fossés structurant un espace extérieur où existait un puits ou une citerne (Lefort et Rottier, 2013). Dès le début des investigations, les vestiges se sont révélés être les témoins d'une économie multiple caractérisée par la pêche (à pied, au filet, à la ligne… ; Lefort and Rottier, 2013), la pratique de la chasse (nombreux restes de faune, possible bâton de jet en bois ; Lefort and Rottier, 2013) et la

production de bracelets en lignite. Le mobilier fait aussi état d'une situation de prestige attestée par la présence d'or (statères locales et étrangères) et d'amphores vinaires venues d'Italie (Lefort *et al.,* 2010). Ces traces permettent donc d'imaginer que le site détenait un statut particulier sur le plan régional. Les premiers essais d'interprétation font d'Urville-Nacqueville un pôle commercial et artisanal influencé par les pratiques culturelles des Îles Britanniques, hypothèse fortement renforcée par la localisation du site d'Hengistubury Head, un oppidum portuaire breton, qui se trouve être au Nord exact du site d'Urville-Nacqueville (Lefort, 2011a). Des études complémentaires (palynologie, carpologie…) permettent de replacer le site d'Urville-Nacqueville dans son environnement. À l'époque où le site était occupé, il s'agissait d'une plaine littorale largement ouverte et anthropisée avec des champs de céréales, des pâtures, des chemins et des landes (Lefort et Rottier, 2012). L'exploration de la nécropole n'a débuté qu'en avril 2011 dans le but, non seulement de documenter ce secteur, mais aussi de vérifier son lien avec le site artisanal / commercial afin de tester l'hypothèse d'habitat groupé émise dès le début du projet (Lefort and Marcigny, 2009).

III.4. La nécropole : données biologiques et archéologiques

Repérée dès 2009 par les sondages et fouillée à partir de 2011, la nécropole d'Urville-Nacqueville est un gisement qui se distingue des autres sites funéraires observés pour la région Basse-Normandie à La Tène finale. En effet, contrairement aux autres ensembles funéraires qui sont généralement petits, c'est-à-dire moins de 40 sépultures par ensemble (Chanson *et al.,* 2010), la nécropole d'Urville-Nacqueville a déjà livré 111 sépultures pour une surface d'environ 1000 m2 (fig. 23). De plus, parmi ces 111 sépultures, on compte une trentaine d'adultes, 9 grands enfants et adolescents (classe d'âge [10-19] ans) et 35 enfants de moins de 10 ans (Lefort and Rottier, 2013). Or, pour cette période, les immatures sont rarement présents (Chanson *et al.,* 2010). En outre, cette nécropole présente la particularité de combiner deux types de traitement du corps : la crémation et l'inhumation (Lefort et Rottier, 2013). Au vu des premières analyses, il semble que la crémation soit plutôt réservée à des individus adultes alors que l'inhumation concerne plutôt les immatures même si on note quelques exceptions. Certains adultes jeunes ([16-30] ans) présentent une flexion plus ou moins marquée des membres inférieurs. Cette position du corps n'est pas sans rappeler ce que l'on observe outre-Manche, et plus particulièrement dans le Dorset, pour les sépultures dites « durotriges » (Fitzpatrick, 2010). Ceci est un élément supplémentaire à la documentation des relations qui existent entre Urville-Nacqueville et les Îles Britanniques.

D'une manière générale, il semble que toute la population ait accès à l'espace funéraire (toutes les classes d'âge sont représentées) même si, comme nous l'avons déjà dit, l'âge semble être un critère dans le choix du traitement du corps. Avant la campagne 2014, et la découverte de l'enclos, aucune organisation au sein de cet ensemble ne transparaissait (Lefort et Rottier, 2013). Notons aussi l'existence de pratiques particulières, en lien avec le crâne. Certains individus présentent une récupération avérée du crâne et des crânes et/ou mandibules surnuméraires ont pu être repérés au sein de sépulture ou de façon erratique sur l'ensemble du site.

III.5. Choix des individus étudiés

Comme nous l'avons dit précédemment, le site d'Urville-Nacqueville est structuré par un enclos et les études bio-anthropologiques mettent en évidence une éventuelle sélection des individus immatures au sein de cet espace funéraire. Ces données, ainsi que *(i)* l'hypothèse arguant que ce site soit un site portuaire accueillant de nombreuses populations et *(ii)* les forts liens avec les Iles Britanniques démontrés au niveau archéologique nous ont permis de cibler les individus à étudier.

Afin de vérifier ces différentes données et hypothèses, nous avons sélectionné les individus de la manière suivante (fig. 23) :

- Inclure un grand nombre d'individus afin d'avoir accès à la diversité du groupe et ainsi évaluer l'hypothèse d'un port et discuter de l'origine géographique et de la mise en place de ce pool génétique ;
- Inclure des individus à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos afin d'observer si des différences existent et ainsi mieux appréhender la structuration de l'espace funéraire ;
- Inclure des sépultures doubles et les groupes de sépultures afin de vérifier si des liens génétiques existent entre ces individus et ainsi mieux comprendre la structuration de l'espace funéraire ainsi que l'organisation du groupe inhumé ;

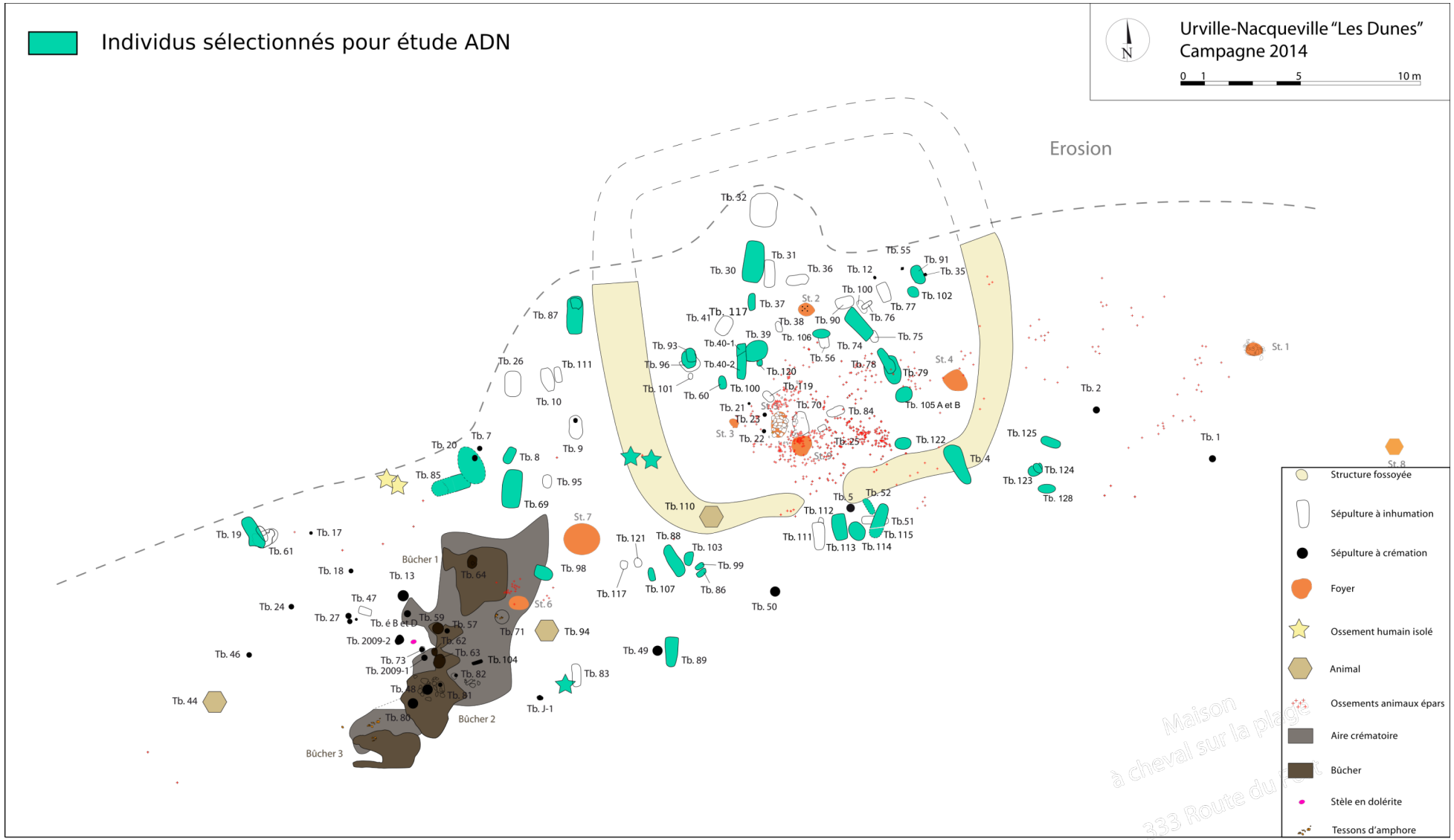


Figure 23: Plan de la nécropole d'Urville-Nacqueville

- Inclure les adultes inhumés afin de comprendre si ce traitement particulier du corps est lié à des origines différentes (est-ce que les individus font partie du groupe et dans ce cas on peut supposer que le traitement est lié à un statut social ou alors est-ce que ce sont des individus allochtones (ex venant du Sud de l'Angleterre) et qui ont été inhumés selon leurs traditions d'origine) ;
- Inclure les têtes sans corps et les corps sans tête, afin de tester de possibles appariements entre ces individus.

IV. Critère de sélection des échantillons

IV.1. Critères bio-moléculaires

Les protocoles de prélèvements ont été adaptés selon la faisabilité propre à chaque site. Concernant le choix des échantillons, nous avons préférentiellement prélevé les os pétreux, suivant les recommandations de plusieurs auteurs (Gamba *et al.,* 2014 ; Hansen *et al.,* 2017). Lorsque les pétreux n'étaient pas disponibles, nous avons choisi des dents en respectant les critères mis en place par Grimoud et collaborateurs (Grimoud *et al.,* 2004) et lorsqu'aucun des deux n'étaient utilisables, nous avons sélectionné des os (par exemple : fibula, phalange, coxal…). Le récapitulatif du nombre d'individus traités pour chaque site ainsi que le nombre d'extraction effectuées est présenté dans le tableau ci-après (tableau 3).

Le détail des individus étudiés pour chaque site est disponible en annexe : *Partie 2 – Chapitre 1 (III)*.

Seul le site d'Urville-Nacqueville a bénéficié de conditions de prélèvement optimales. Fouillé entre 2010 et 2017, les échantillons ont été, dès 2012, prélevés sur le terrain de façon stérile (port de gants, masque, charlotte, pinces et contenants stériles) et placés, dès prélèvement, au froid.

Les sites de Gurgy « Les Noisats » et de Barbuise ont été échantillonnés plus de 10 ans après les fouilles ce qui implique que *(i)* les échantillons ont été manipulés plusieurs fois pour des études et *(ii)* stockés dans des dépôts archéologiques avec des conditions variables (température, humidité…). Pour ces individus, un protocole de décontamination a été effectué *(i)* lors de la préparation des échantillons et *(ii)* lors de l'extraction (voir Chapitre 2 : Méthodes).

Tableau 3: Nombre d'individus ayant fait l'objet d'une analyse en ADN ancien

Sites	Archéologue & Anthropologue	Dates des fouilles	Date de prélèvement	Conditions de prélèvements	Nb individus total	Nb individus analysés
Urville-Nacqueville	A. Lefort & S. Rottier	2010 à 2017	2012 à 2017	Majoritairement optimales	120	53
Gurgy	S. Rottier	2004	2017	Non optimales	40	40
Barbuise	S. Rottier	2000	2017	Non optimales	102	47

IV.2. Critères archéologiques

La stratégie d'échantillonnage mise en place sur les trois sites a été sensiblement la même afin de pouvoir répondre à différents questionnements à l'échelle de chaque site mais aussi, et surtout, de pouvoir comparer les sites entre eux afin de tester si, derrière cette apparente diversité culturelle (en lien avec la chronologie mais aussi avec la localisation de ces sites), des points communs pouvaient être mis en avant et nous apporter, ainsi, des informations sur la structuration génétique et sociale de ces groupes Gaulois.

Trois échelles d'analyses ont été ciblées à travers *(i)* le choix des sites et *(ii)* l'échantillonnage.

a. À l'échelle du site

Chaque site possède ses particularités et se distingue des nécropoles contemporaines retrouvées dans une même région. Notre échantillonnage a pour but de **confronter l'organisation apparente de l'espace funéraire** (organisation perceptible via la présence d'un ou de plusieurs enclos, d'un tumulus…) **aux données biologiques** (âge, sexe, lignée maternelle et/ou paternelle) afin de **discuter des gestes funéraires**. Plusieurs questions peuvent être posées. Elles seront reprises au début de chaque chapitre concernant les sites mais nous pouvons donner quelques exemples ici :

- Les individus inhumés à l'intérieur et à l'extérieur d'un enclos font-ils partie du même groupe biologie ?
- Existe-t-il des liens de parenté entre des individus dont les tombes sont regroupées ?
- Quel est le lien entre deux individus issus d'une sépulture double ?
- Les individus présentant des caractéristiques particulières (position assise, reprise intentionnelle du crâne…) se distinguent-ils (génétiquement) des autres individus du site ?

Par ailleurs, la caractérisation des lignées maternelles et paternelles permettra aussi de **discuter des modes matrimoniaux et des systèmes de lignages** et de les mettre en regard des données archéologiques et littéraires disponibles.

b. À l'échelle régionale

La comparaison des pools génétiques de ces différents groupes Gaulois permettra de tester une éventuelle **corrélation entre différenciation culturelle** (diversité culturelle des groupes de la période proposée sur des bases archéologiques et historiques) **et biologique**. Les données génétiques, couplées aux indices archéologiques, permettront de **discuter des réseaux d'échanges de biens et d'individus** notamment en regard de l'axe fluvial majeur de cette moitié nord de la France, à savoir la Seine. L'ensemble des données apportera un éclairage inédit sur les **liens entre diversité biologique et culturelle** de ces groupes, mais aussi sur les **liens inter-sociétaux**.

Dans une synthèse récente sur l'Europe celtique à l'âge du Fer, O. Buchsenschutz et collaborateurs (2015) rappellent que pour les contextes de la fin de la protohistoire, « l'unité sociale élémentaire, la famille, est peu connue » (Lejars and Gruel, 2015, p. 355). Ainsi, la confrontation et la comparaison systématique des données génétiques aux données ostéologiques et archéologiques, issues de sites chronologiquement, culturellement et géographiquement distincts, devrait nous permettre de décrypter l'unité élémentaire et ses implications en termes de filiation/parenté. En effet, si on ne peut établir avec certitude un mode de fonctionnement global pour ces groupes à partir d'un seul site, l'obtention et la comparaison d'informations similaires sera une opportunité unique de rediscuter du fonctionnement social de ces Gaulois.

En outre, les sites choisis couvrant la *quasi* totalité du Second âge du Fer dans une zone géographique plutôt restreinte, la confrontation des données nous permettra de discuter de l'évolution de ces groupes Gaulois au cours de cette période.

c. À l'échelle continentale

Comme précédemment mentionné, peu de données génétiques et génomiques sont disponibles pour l'âge du Fer. L'analyse des groupes d'Urville-Nacqueville, de Barbuise et de Gurgy constitue donc une opportunité unique d'accès au pool génétique des groupes de l'âge du Fer, et à la documentation de leurs affinités génétiques avec les groupes anciens (Néolithique, âge du Bronze) et actuels. Notre approche permettra de proposer les **premières données paléogénétiques et paléogénomiques à grande échelle**.

En outre, notre approche ciblant systématiquement un nombre important d'individus (le minimum étant N=40 pour GLN), chaque groupe pourra être documenté indépendamment les uns des autres. Les affinités génétiques ainsi observées pourront donc être corrélées à la documentation archéologique existante et permettre de confirmer, ou non, les échanges documentés entre différentes régions.

Matériel ciblé pour notre étude

- Trois sites funéraires : Urville-Nacqueville (Manche), Gurgy 'Les Noisats' (Yonne) et Barbuise 'Les Grèves de Frécul' (Aube).
- Sites chronologiquement cohérents afin d'obtenir un pool génétique représentatif de ces groupes du Second âge du Fer de la moitié Nord de la France.
- Sites avec un nombre important d'individus afin d'avoir accès au fonctionnement de ces communautés.
- Sites proches chronologiquement mais géographiquement et culturellement distincts afin de confronter la diversité biologique et culturelle.

Materials

- Three funeral sites : Urville-Nacqueville (Manche), Gurgy « Les Noisats » (Yonne) and Barbuise « Les Grèves de Frécul » (Aube)
- Chronologically relevant sites in order to obtain a gene pool representative of these groups of the Late Iron Age in the Northern France
- Sites with a large number of individuals to have access to the functioning of these communities
- Sites that are chronologically close, but geographically and culturally distinct to confront biological and cultural diversity.

CHAPITRE 2.

LES MÉTHODES EN PALÉOGÉNÉTIQUE ET PALÉOGÉNOMIQUE

Deux avancées majeures ont permis l'émergence de la paléogénétique. Il s'agit, d'une part, de la possibilité d'extraire de l'ADN à partir d'os et de dents (Source) et, d'autre part, du développement de la PCR (Polymerase Chain Reaction ; Source), *i.e.* l'amplification de l'ADN.

La première étude, pionnière, a porté sur l'analyse d'un quagga empaillé (Higuchi *et al.,* 1984). Un an plus tard, une équipe analysait, pour la première fois, l'ADN d'une momie datée de plus de 2000 ans (Pääbo, 1985). Au cours des années qui ont suivi, les études se sont multipliées et les méthodes n'ont cessé de s'améliorer, repoussant toujours plus loin les limites de cette discipline.

Pour notre travail, nous avons couplé des études paléogénétiques dites « classiques », et des analyses paléogénomiques. Ces deux approches sont développées ci-après.

I. Objet d'étude : l'ADN humain

Dans tous les organismes vivants appartenant au règne animal, on distingue deux types d'ADN : l'ADN mitochondrial et l'ADN nucléaire. Dans le cadre de cette étude, nous ne présenterons que les données concernant les génomes humains.

Les deux types d'ADN peuvent être étudiés par la paléogénétique classique et la paléogénomique, méthodes explicitées ci-après. Cependant, ces études sont limités par les propriétés intrinsèques à l'ADN ancien, à savoir : la conservation et la contamination.

I.1. L'ADN nucléaire

Le **génome nucléaire, diploïde**, est composé de 3.10^9 paires de bases organisées en **23 paires de chromosomes** (22 dits « autosomes » et 1 paire dite « sexuelle » ou « hétérochromosome »). Il est présent dans le noyau des cellules et n'existe qu'en deux copies par cellule, ce qui explique qu'il soit moins évident à étudier.

L'ADN nucléaire est transmis par les deux parents et son étude permet donc d'avoir accès à la totalité des informations génétiques d'un individu et donc des informations concernant son ascendance. Les données concernant les lignées paternelles et maternelles peuvent aussi être

étudiées en ciblant uniquement **le chromosome Y (lignée paternelle) et l'ADN mitochondrial (lignée maternelle) qui sont ce que l'on appelle des marqueurs uni-parentaux**.

I.2. Le chromosome Y

Le chromosome Y est un des deux chromosomes sexuels, l'autre étant le chromosome X. L'association de ces deux chromosomes permet de déterminer le sexe génétique de l'individu : XY pour un homme et XX pour une femme.

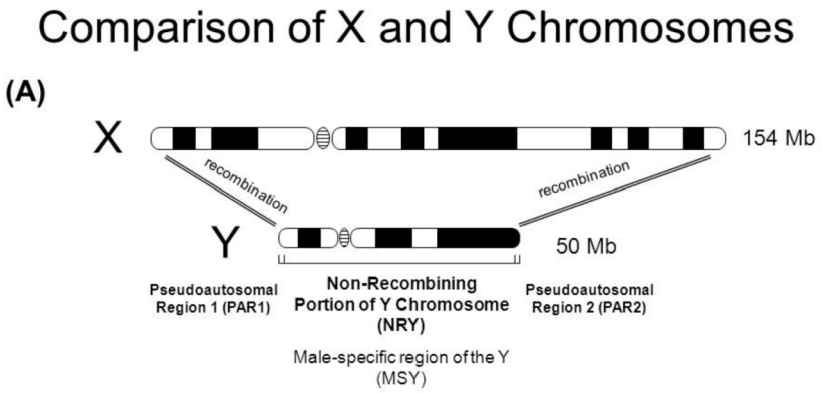


Figure 24: Schéma de comparaison des chromosomes sexuels X et Y (https://slideplayer.com/slide/5736260/)

Le chromosome Y partage deux régions homologues avec le chromosome X qui peuvent subir des recombinaisons (fig. 23). Cependant, une région de ce chromosome Y (qui représente 95 % de ce chromosome) appelée **NRY** (pour Non-recombining Region of the Y chromosome ; fig. 24) et qui est dite **« mâle-spécifique »** ne subit pas de recombinaison pendant la méiose assurant ainsi une transmission clonale de père à fils. Cette spécificité permet de retracer l'histoire génétique des hommes via l'étude d'haplogroupes et d'haplotypes spécifiques.

Un haplotype (contraction des mots haploïdes et génotype issus de l'anglais « haploid genotype ») est un groupe d'allèles de différents loci situés sur un même chromosome et habituellement transmis ensembles. Les haplogroupes, dans notre approche, sont des grands groupes d'haplotypes.

I.3. L'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial est présent en de multiples exemplaires au sein de chaque mitochondries, organites elles-mêmes présentes en de nombreuses copies dans chaque cellule. De ce fait, l'**ADN mitochondrial, génome haploïde composé de 16 569 paires de bases** (Anderson *et*

al., 1981), est lui aussi **présent en de nombreuses copies**, ce qui en fait un matériel de choix car il est plus facilement récupérable. En effet, une cellule possède environ 2000 mitochondries et une mitochondrie contient de 2 à 4 molécules d'ADN mitochondrial. Jusqu'au début des années 2010, les études portaient presque exclusivement sur l'ADN mitochondrial des individus. Cet ADN est un **marqueur uniparental**. En effet, il est **transmis de la mère à l'enfant, sans recombinaison et permet donc de retracer l'histoire des lignées maternelles**.

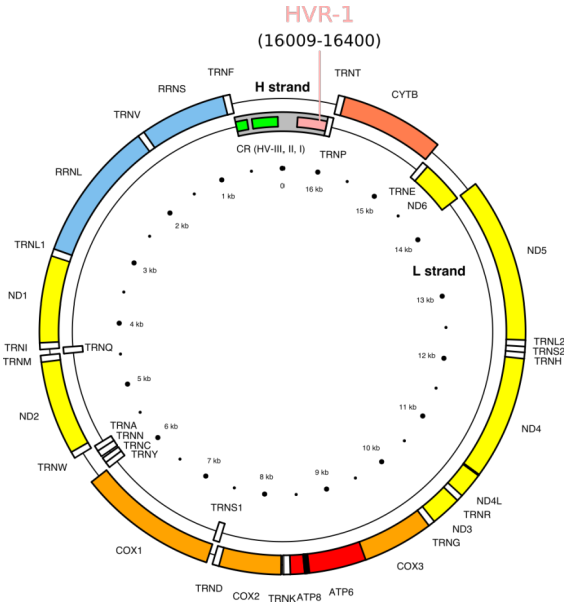


Figure 25: Schéma du génome mitochondrial (modifié d'après : https://fr.wikipedia.org/)

Cette molécule d'ADN s'organise en deux régions. La première région, appelée région codante, constitue l'essentiel de la molécule et porte les 37 gènes impliqués dans la respiration cellulaire. La deuxième région, dite région non codante ou « D-loop » est divisée en plusieurs parties : les régions hyper variables I et II (HVR-I, située entre les positions 15996 et 16401 ; HVR-II, située entre les nucléotides 29 et 408 ; fig. 25). Ces séquences, très polymorphes, accumulent les mutations permettant de caractériser les lignées maternelles, à savoir les **haplogroupes** et les **haplotypes**.

Pour la suite de notre propos, nous considérerons que l'haplotype est la combinaison des données SNPs (Single Nucleotide Polymorphism ; cf. IV) et de l'ensemble des mutations situées sur la région HVR-1. Nous considérons alors qu'un haplogroupe désigne toutes les lignées issues d'un même ancêtre commun.

La séquence HVR-I, particulièrement intéressante et diagnostique pour les haplotypes (car plus polymorphe) a été privilégiée lors des études en ADN ancien, permettant ainsi d'obtenir d'importantes bases de données pour les populations européennes anciennes (voir Rivollat *et al.,* 2015 ; Beau *et al.,* 2017).

II. Les limites de l'ADN ancien

II.1. La conservation

Après la mort de l'individu, les cellules se dégradent et libèrent leur contenu. L'ADN est alors libéré et attaqué par les différentes enzymes présentes non seulement dans les cellules mais aussi

chez les agents extérieurs (bactéries, champignons…). **Ainsi, lorsque l'ADN est conservé, il est présent *(i)* en faible quantité ; *(ii)* chimiquement modifié** (fig. 26) **et *(iii)* fragmenté.** Parmi les réactions chimiques, nous notons :

- l'oxydation (flèches bleues) ;
- l'autolyse ;
- l'hydrolyse (flèches vertes) ;
- les déaminations (flèches rouges)

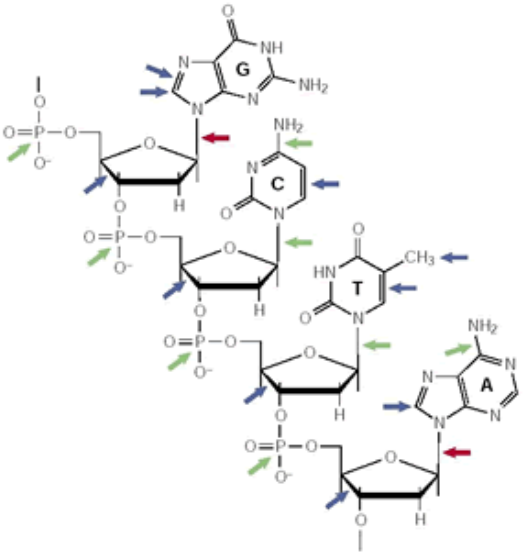


Figure 26: Dommages affectants une molécule d'ADN fossile (Hofreiter et al., 2001)

Plusieurs facteurs sont à prendre en compte pour la conservation de l'ADN. L'âge ne semble pas être le principal facteur qui influence la conservation de l'ADN (bien que certains auteurs aient tenté de calculer une limite théorique, estimée à 100 000 ans (Hofreiter *et al.,* 2001) qui a depuis été dépassée).

D'autres facteurs, comme les **paramètres environnementaux** (température, pH du sol… ; Bollongino, Tresset and Vigne, 2008) ou le stockage après prélèvement (Pruvost *et al.,* 2007) semblent plus impliqués dans la conservation.

Les régions les plus froides semblent être les plus propices à la conservation de l'ADN, comme le montre la carte de répartition des génomes publiés en 2017 (fig. 27 ; Marciniak et Perry, 2017)). Nous pouvons citer, à titre d'exemple, le séquençage d'une espèce du genre Equus, espèce disparue dont le spécimen a été retrouvé dans du permafrost et dont l'âge est estimé entre 560 et 780 ka BP (Orlando *et al.,* 2013). C'est, à ce jour, le plus ancien génome obtenu. Les méthodes ne cessent de repousser les limites et, en 2014, un individu découvert à la Sima de los Huesos, en Espagne, et daté de 400 ka BP a livré le plus ancien génome mitochondrial d'un hominine (Meyer *et al.,* 2014).

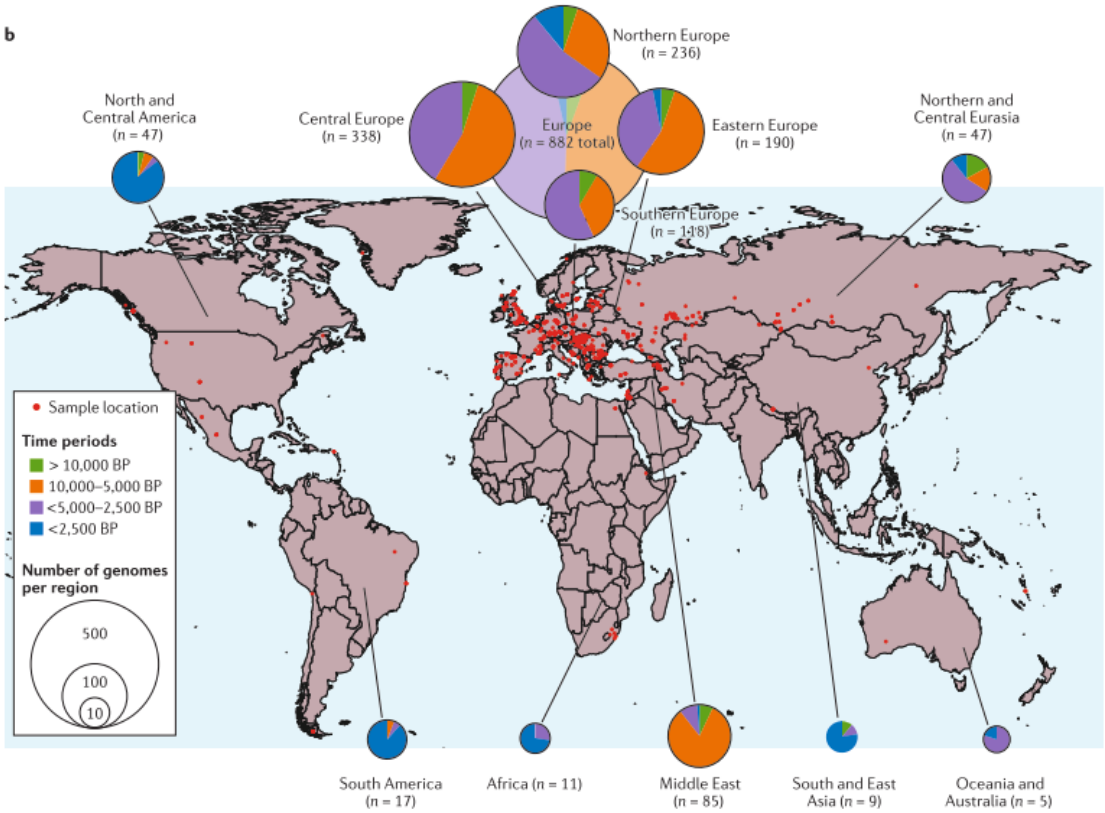


Figure 27: Carte de répartition des génomes anciens obtenus (Marciniak et Perry, 2017)

II.2. La contamination

Un autre problème, inhérent à l'étude de l'ADN ancien, est la **contamination**. Ce problème est d'autant plus important lorsque l'on travaille sur des échantillons humains (Malmström *et al.,* 2005 ; Bouwman *et al.,* 2006 ; Sampietro *et al.,* 2006).

Comme nous l'avons dit précédemment, l'ADN ancien est dégradé. En cas de contamination de l'échantillon par un ADN moderne non dégradé, c'est cette molécule qui sera majoritairement extraite et amplifiée lors des analyses. C'est pourquoi de nombreuses précautions sont prises à chaque étape du processus, *i.e.* de la fouille jusqu'à l'analyse de l'échantillon. Ces différentes étapes ainsi que les précautions et moyens mis en œuvre pour se prémunir des contaminations sont explicités ci-après.

III. Préparation, extraction et purification de l'ADN

Ces différentes étapes sont communes aux deux méthodes qui seront présentées ci-après, à savoir la paléogénétique « classique » et la paléogénomique.

Toutes les étapes qui suivent ont été effectuées au sein de la plateforme Paléogénétique de l'UMR PACEA, Université de Bordeaux. Les étapes de typage des SNPs et de séquençage ont été réalisées à la Plateforme Genome Transcriptome de Bordeaux (INRA, Pierroton).

III.1. Les prélèvements

Idéalement, les prélèvements doivent être effectués directement lors de la fouille, en laissant le moins de temps possible l'échantillon à l'air libre et en utilisant du matériel stérile. La personne en charge du prélèvement doit porter un masque, une charlotte et des gants et l'échantillon, prélevé avec du matériel à usage unique, doit être placé dans un contenant stérile (sachet Minigrip® stérile ou tube Falcon®) puis stocké au réfrigérateur ou au congélateur. Par ailleurs, toutes les personnes ayant manipulé l'échantillon sont typées afin de tracer d'éventuelles contaminations dans le cadre des études paléogénétiques.

Ce protocole de prélèvement a pu être mis en place à Urville-Nacqueville mais pas pour les deux autres sites. Voir Partie 2, Chapitre 1, IV. Critères de sélection des échantillons.

III.2. La préparation des échantillons

Selon le type d'échantillon (dent, os ou pétreux) ainsi que selon les conditions de prélèvements, plusieurs étapes ont été nécessaires. Toutes ces étapes sont réalisées dans une salle dédiée, à l'aide de matériel stérile à usage unique.

a. Les prélèvements en conditions aseptiques

Dans le cas où les échantillons ont été prélevés dans des conditions optimales, la surface de l'élément anatomique (dent, os ou os pétreux) est grattée sur quelques millimètres (environ 2 mm) afin de retirer le sédiment et la couche externe potentiellement contaminée. Dans le cas d'une dent, celle-ci est placée entière dans un sachet stérile puis réduite en morceaux. Pour les os, une partie est prélevée puis placée dans un sachet stérile puis réduite en poudre. Dans le cas des os pétreux, le prélèvement se fait directement au niveau de la cochlée à l'aide d'une Dremmel et la poudre est récupérée dans un tube Eppendorf.

b. Les prélèvements en conditions non aseptiques

Dans le cas où les échantillons n'ont pas pu être prélevés dans des conditions optimales, la surface de l'élément anatomique est grattée sur quelques millimètres. Les deux faces des os sont ensuite placées aux UV pendant environ 20 minutes. Le protocole pour réduire en poudre l'os est

ensuite identique à celui présenté précédemment. Dans le cas des dents, le protocole inclut en plus un lavage à l'eau de javel puis un rinçage à l'eau ultra-pure avant le passage aux UV.

Les poudres obtenues sont ensuite transférées en salle blanche et stockées au congélateur.

III.3. L'extraction

Les extractions ont eu lieu au sein d'un espace dédié en salle blanche. Au cours de nos travaux, nous avons testé plusieurs méthodes d'extraction et plusieurs méthodes de décontamination afin d'optimiser la récupération d'ADN endogène.

a. La décontamination

Plusieurs méthodes permettant de **décontaminer** les échantillons et d'**améliorer l'accès à l'ADN endogène** ont été mises en évidence ces dernières années.

Une des méthodes consiste à faire une **« pré-digestion »** de 15 à 30 minutes dans un tampon (4,7 mL d'EDTA (0,5 M), 50 µL de protéinase K et 250 µL de N-Lauryl Sarcosyl (10 %)) avant de faire la lyse (Damgaard *et al.,* 2015). Cette méthode, conseillée lorsque la quantité de matériel de départ est supérieure ou égale à 50 mg, permet d'éliminer une forte proportion d'ADN contaminant et d'augmenter la proportion d'ADN endogène extrait.

Une autre méthode préconise de combiner un **lavage à l'eau de javel** ainsi qu'une étape de pré-digestion (Boessenkool *et al.,* 2017). La première étape consiste à incuber la poudre dans 1mL d'eau de Javel (0,5 %) pendant 15 minutes puis de rincer l'échantillon avec de l'eau ultra-pure. L'étape de pré-digestion est identique à celle présentée par Damgaard et collaborateurs en 2015 (voir Supra).

Étant donné que nous avons travaillé sur des échantillons issus de fouilles anciennes et qui ont été manipulés plusieurs fois, il nous a semblé important d'ajouter ces étapes de décontamination. Nous avons testé ces deux méthodes pour différents échantillons et nous n'avons pas constaté de différences majeures entre ces protocoles. Après cette phase de test, nous avons systématiquement utilisé la pré-digestion de 15 minutes (Damgaard *et al.,* 2015). Le détail des étapes pour chaque échantillon est disponible en annexe *(Partie 2 – Chapitre 2, II à IV)*.

b. L'extraction

Pour les premières extractions sur l'ensemble des vestiges, nous avons, après pré-digestion et/ ou rinçage à l'eau de Javel, réalisé une lyse dans un tampon d'extraction constitué d'EDTA (0,5 M), de N-Lauryl Sarcosyl (10 %) et de protéinase K (1 mL dans 25 mg). Le tout est incubé à 55 °C, sous

agitation, pendant 24 heures. Ensuite, l'ADN mis en solution a été purifié en suivant le protocole du kit MinElute® de Qiagen (Allentoft *et al.,* 2015).

Nous avons par la suite ré-extrait la quasi totalité de nos vestiges avec le protocole proposé par Dabney et collaborateurs (Dabney *et al.,* 2013) afin d'optimiser la récupération des petits fragments d'ADN.

c. La purification

Pour certains échantillons, notamment ceux issus du site d'Urville-Nacqueville, les extraits avaient une couleur très particulière, allant du jaune au brun foncé. De plus les typages de SNPs réalisés sur ces extraits ont permis de mettre en avant des inhibitions. En effet, les profils obtenus étaient vierges, aucun SNP n'était détectable. Une étape supplémentaire de purification a été nécessaire et a été réalisée avec le kit PowerClean® (MoBio). Cette étape était nécessaire malgré l'étape de pré-digestion et s'est révélée efficace puisque nous avons pu obtenir des profils SNPs et/ou des séquences HVR-1 pour ces individus. Le détail est disponible en annexe *(Partie 2 – Chapitre 2, IV)*.

IV. La paléogénétique « classique »

La paléogénétique dite « classique » est une méthode qui permet de travailler « *a priori* », *i.e.* nous allons sélectionner une séquence d'intérêt (par exemple la séquence HVR-1 de l'ADN mitochondrial) que nous allons étudier. A l'inverse, la paléogénomique permet de travailler a posteriori. Les séquences sont générées puis triées ou filtrées en fonction des besoins.

IV.1. Les Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs)

Les SNPs sont des **variations d'un seul nucléotide sur la séquence ADN** qui peuvent avoir lieu sur les régions codantes et non codantes. Ce sont de très bons marqueurs du polymorphisme, permettant ainsi de caractériser des clades ou **haplogroupes**. Par ailleurs, l'étude des SNPs permet de rendre compte de l'état de conservation de l'ADN. En effet, ce type d'analyse cible de petites régions d'ADN, ce qui permet d'étudier des molécules fragmentées (Keyser et Petkovski, 2006). De plus, la technique iPLEX Gold genotyping est sensible et permet de détecter de faibles quantités d'ADN (Mendisco *et al.,* 2011).

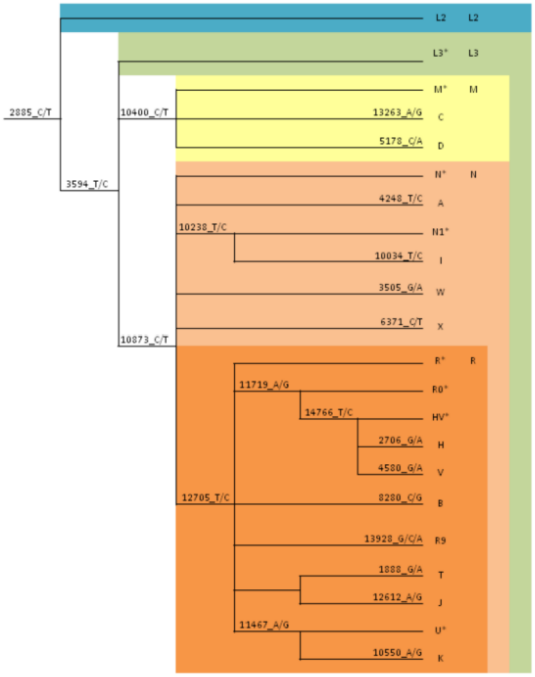


Figure 28: SNPs de notre plex, permettant la caractérisation des principaux haplogroupes mitochondriaux en Europe

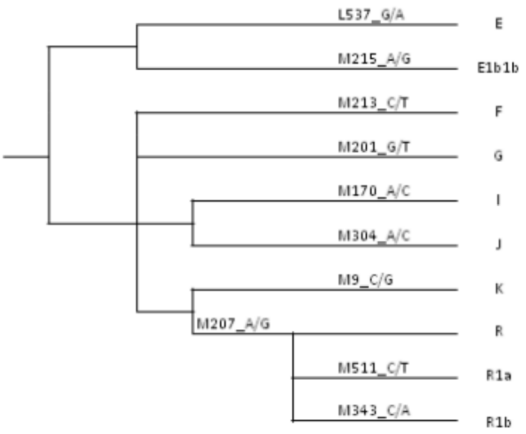


Figure 29: SNPs de notre plex, permettant la caractérisation des principaux haplogroupes du chromosome Y en Europe

Les SNPs typés (ADN mitochondrial et chromosome Y) sont ceux publiés par Rivollat et collaborateurs permettant d'identifier les lignées maternelles et paternelles majeures en Europe (Rivollat *et al.,* 2015). Les détails concernant le design des SNPs et les multiplex utilisés sont disponibles dans la thèse de M. Rivollat (Rivollat, 2016).

Nous avons choisi de séparer ce multiplex en 2 parties : un multiplex pour les SNPs de l'ADN mitochondrial (fig. 28) et un multiplex pour ceux du chromosome Y (fig. 29) et cela afin de diminuer la compétition entre les amorces et favoriser l'accès à l'ADN, notamment à l'ADN nucléaire qui est minoritaire.

IV.2. Le séquençage de la région HVR1

En paléogénétique classique, l'étude de l'ADN mitochondrial se fait via deux approches principales : l'étude des SNPs et l'étude de la région HVR-I.

Cette région est amplifiée par PCR (Polymerase Chain Reaction). L'ADN ancien étant fragmenté, les 393 paires de bases constituant cette région sont amplifiées par l'intermédiaire de quatre fragments chevauchants de taille inférieure à 114 paires de bases (fig. 30). La séquence obtenue est comparée à la séquence de référence, aussi appelée séquence de Cambridge (rCRS, Anderson *et al.,* 1981 ; Andrews *et al.,* 1999).

Les mutations observées sont ensuite comparées aux bases de données existantes (http://www.phylotree.org) afin de définir l'haplotype. Les séquences obtenues sont retenues si elle valident les critères suivants :

- tous les résultats (SNPs, HVR-1) ont été répliqués au moins deux fois
- les résultats obtenus sont cohérents entre les données SNPs et les données HVR-1
- les séquences sont différentes de celles des manipulateurs

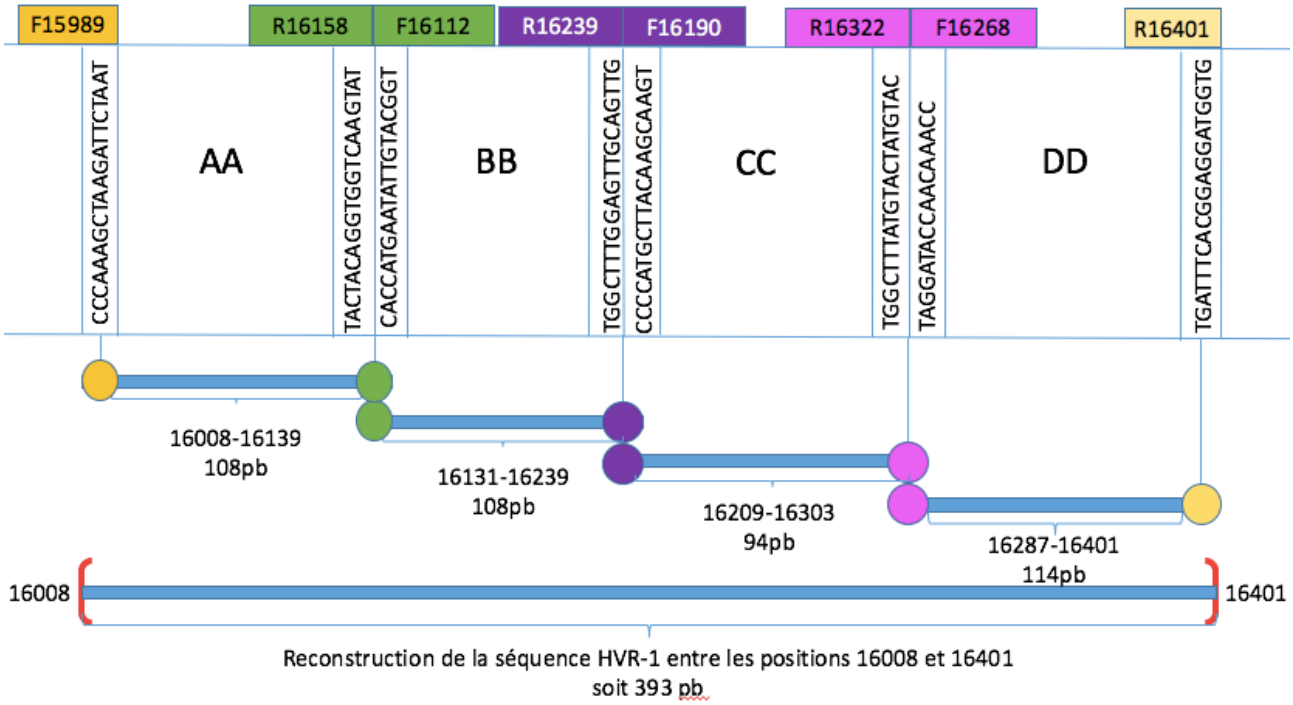


Figure 30: Détail de l'amplification de la séquence HVR-1 grâce à quatre fragments chevauchants (Houzelot, 2018)

Les séquences consensus obtenues, après vérification de tous les critères d'authentification, sont alors comparées aux bases de données actuelles et anciennes pour différentes analyses statistiques. La base de données pour les populations anciennes, compilée par F. Mendisco et M. Rivollat puis actualisée dans le cadre de ce travail, est composée de 2562 séquences mitochondriales datées du Paléolithique à l'âge du Fer (42 500 – 80 cal. BC). Nous avons sélectionné 1531 séquences d'intérêt, divisées en 32 groupes chronologiques, géographiques et culturels (Fischer *et al.,* 2019). Le détail des groupes est donné en annexe *(Partie 3 – Chapitre 1, I.3).*

La base de données concernant les populations actuelles est composée de 16 901 séquences HVR-1 obtenues sur 34 populations européennes (Rivollat *et al.,* 2015).

IV.3. L'ADN mitochondrial : analyses statistiques

Nous présenterons ici les généralités concernant ces analyses. Le détail des analyses réalisées est disponible dans la partie matériel et méthodes des articles.

a. Description génétique

Pour une première description de la diversité mitochondriale de nos groupes, nous avons calculé les fréquences d'haplogroupes. Nous avons systématiquement choisi les haplogroupes suivants : H, HV, I, J, K, N, T, U4, U5a, U5b, U5, U*, V, W, X et « autres » qui représentent les principaux haplogroupes européens distingués dans la littérature et détectés chez les groupes européens anciens et actuels. Ces fréquences nous ont permis de réaliser des **Analyses en Composante Principale (ACP)** qui représentent les affinités entre groupes à partir de la variance observée sur des axes indépendants en deux dimensions. Pour réaliser ces ACP, nous avons utilisé le logiciel R (version 1.0.153) et le package FactoMineR (Lê, Josse et Husson, 2008).

Deux mesures de diversité ont été calculées avec le logiciel Arlequin (version 3.5.1.2, Excoffier et Lischer, 2010) afin d'appréhender la diversité intra-populationnelle :

- la **diversité génétique de Nei (h^2)** qui évalue la probabilité que deux allèles tirés au hasard dans une population soient différents l'un de l'autre ;
- la **diversité nucléotidique (π)** qui évalue la probabilité que deux nucléotides tirés au hasard à la même position dans un ensemble de séquences soient différents l'un de l'autre.

b. Distances génétiques

Les distances permettant de quantifier les relations génétiques entre populations. Nous avons majoritairement utilisé le **Fst**, définit par Wright et qui varie de 0 à 1, 0 signifiant que les populations sont identiques et 1 signifiant que les populations ne partagent aucun allèle. Pour ce faire, nous avons utilisé le logiciel Arlequin (version 3.5.1.2, Excoffier et Lischer, 2010).

Ces distances génétiques peuvent être représentées graphiquement sous la forme de **MDS (MultiDimensional Scaling)** réalisées sous R (version 1.0.153).

Nous avons aussi quantifié les proportions d'haplotypes partagés entre les différents groupes grâce au logiciel Arlequin (version 3.5.1.2, Excoffier et Lischer, 2010). Les haplotypes sont répartis en trois groupes :

- les **haplotypes non informatifs**, qui sont ceux que l'on retrouve majoritairement dans les groupes anciens et actuels (par exemple H_CRS) ;
- les **haplotypes uniques**, que l'on ne retrouve que dans un seul groupe ;
- les **haplotypes informatifs** qui sont partagés par un faible nombre d'individus et qui peuvent ainsi fournir des informations phylogéographiques précieuses.

Toutes ces analyses ont été appliquées aux individus issus des trois sites. Les résultats sont présentés dans la Partie 3.

IV.4. Chromosome Y : analyses

Les données obtenues *via* les analyses paléogénétiques ont permis de caractériser uniquement les haplogroupes et non les haplotypes ce qui ne nous a pas donné la possibilité de réaliser des analyses quantitatives. Nous nous sommes intéressés à la répartition géographique ainsi qu'à la chronologie des haplogroupes en comparaison avec les données anciennes disponibles et les données modernes.

Les données paléogénomiques ont permis de définir avec plus de précisions les lignées paternelles mais sur un nombre plus restreint d'individus.

V. Les années 2000 et l'essor de la paléogénomique

Depuis maintenant plus d'une décennie, la recherche en paléogénétique, bénéficiant des avancées en séquençage à haut débit, a fait un spectaculaire bond en avant, nous permettant ainsi d'avoir accès à des génomes entiers, partiels ou « genome-wide » (Shendure *et al.,* 2017).

Les balbutiements de cette approche ont commencé en 2005, avec une étude portant sur la caractérisation de larges portions de génome d'ours des cavernes datés d'environ 40 000 ans (Noonan *et al.,* 2005). Puis, en 2010, le premier génome du genre Homo a été publié (Rasmussen *et al.,* 2010)et depuis, le nombre de génomes n'a cessé de croître, surtout pour l'Europe (fig. 31). En mars 2018, E. Callaway dénombrait 1372 génomes anciens, dont 1144 uniquement en Europe. Parmi ces 1144 génomes, 400 sont attribués à des individus datant du Néolithique à l'âge du Bronze dont 226 au Campaniforme (Callaway, 2018). Deux études, publiées par P. Damgaard et collaborateurs (Damgaard *et al.,* 2018) ainsi que par I. Olalde et collaborateurs (Olalde *et al.,* 2019) ont permis d'augmenter sensiblement ce nombre et de livrer les premières données génomiques pour des individus de l'âge du Fer.

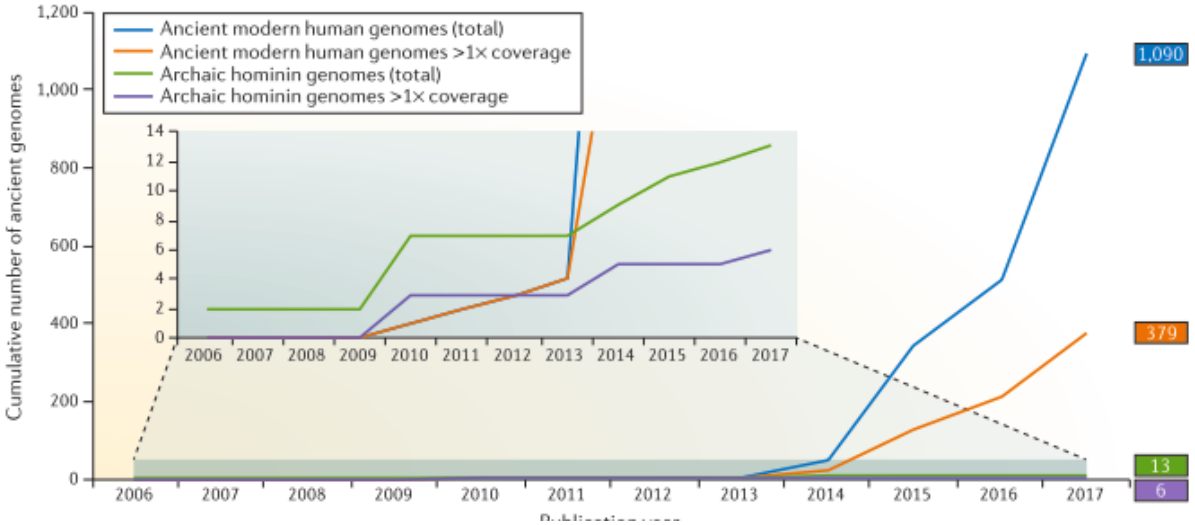


Figure 31: Génomes humains obtenus entre 2006 et 2017 (Marcianik et Perry, 2017)

V.1. Principe

La paléogénomique permet d'obtenir l'ADN contenu dans un échantillon sans sélection *a priori* des régions d'intérêt. La première étape est la construction de ce que l'on appelle des **banques**, ou **librairies**, d'ADN (fig. 32). Ces banques sont ensuite amplifiées puis séquencées (séquençage de type NGS). afin de récupérer la totalité de l'ADN présent dans l'extrait, que ce soit l'ADN dit « **endogène** » (*i.e.* l'ADN de l'individu que l'on étudie) ou exogène (*i.e.* ADN environnemental, ADN des bactéries…). Ce sont des outils bio-informatiques qui permettront de trier, *a posteriori*, les séquences (ou « **reads** ») et d'analyser celles d'intérêt. Pour notre étude, ces séquences d'intérêt correspondent à de l'ADN humain, *i.e.* les reads qui vont mapper sur le génome humain de référence (hg19 ou sur Hs37d5) et qui correspondent à l'ADN endogène de notre échantillon.

Deux méthodes sont aujourd'hui disponibles pour obtenir des informations génomiques, à savoir le **séquençage shotgun de génomes** (que ce soit des génomes complets ou bien des génomes à faible couverture) et la **capture** (voir Lan et Lindqvist, 2018 pour une revue récente des principes et méthodes). Pour ces deux méthodes, les premières étapes de construction des librairies et de détermination du taux d'ADN endogène sont similaires. Le protocole de construction de librairies utilisé est celui de N. Rohland et collègues (2015),

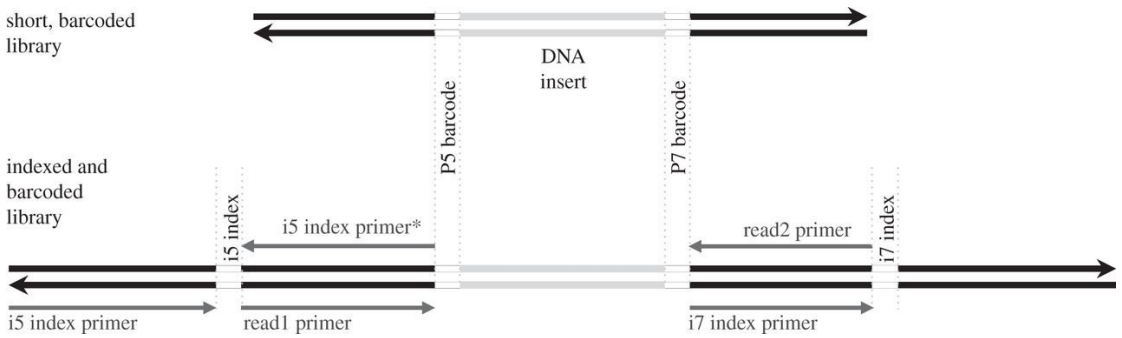


Figure 32: Schéma de la construction des librairies d'ADN (Rohland et al., 2015)

Pour ces deux approches, un séquençage de type **NGS (Next Generation Sequencing)**, autrement appelé séquençage à haut débit, est privilégié. Ce type de séquençage permet de séquencer un grand nombre de fragments de petite taille (30 à 250 paires de bases selon la technologie) ce qui est particulièrement adapté à l'ADN ancien qui, comme mentionné plus haut, est fragmenté.

Une fois les librairies construites, la première étape consiste à adopter ce qu'on appelle la « **stratégie shotgun** », *i.e.* le séquençage de tous les fragments contenus dans les librairies. Cette première étape va permettre, après un traitement bio-informatique, d'une part, de vérifier qu'il s'agit bien d'ADN ancien (profils de déamination, taille des fragments) et, d'autre part d'évaluer le pourcentage d'ADN endogène et d'orienter la suite en choisissant la méthode la plus adéquate.

a. Les génomes complets et les génomes à faible couverture

Cette méthode qui consiste à séquencer la totalité du génome (génome complet) ou une partie du génome (génome à faible couverture) est adaptée (car moins coûteuse) pour des échantillons présentant un taux élevé d'ADN endogène (*i.e.* supérieur ou égal à 15 % pour notre étude). Pour notre étude, nous avons choisi de travailler sur des génomes à faible couverture (0,1X). Ces analyses sont moins coûteuses que des génomes complets et permettent de répondre à de nombreuses questions (fig. 33).

Analysis type/data type	Genome-wide SNP capture	Whole-genome shotgun sequencing
Sex identification	≥0.01×,[a] also depending on inclusion of sex chromosomes	≥0.01×
Continental scale relationship (e.g. PCA)	≥0.01×[a]	≥0.01×
Relationship within continents (basic population structure and admixture analysis)	≥0.1×[a]	≥0.1×
Mitochondrial haplogroup	≥0.1×[a]	≥0.1×
Kin relationships between individuals	≥0.1×[a]	≥0.1×
Y chromosome haplotype	≥0.5×,[a] also depending on inclusion of sex chromosomes	≥0.5×
Genetic diversity (using two or more individuals)	≥0.5×[a,b]	≥0.5×
Demographic inference	≥1×[a,b]	≥1×
Detect unknown human/hominid ancestry	not possible	≥1×
Heterozygosity (diversity based on single individual)	≥5×[a,b]	≥5×
Rare variant analysis	not possible	≥10×
Effective population size over time	not possible	≥15×
Novel variant calls	not possible	≥20×

[a]Depending on the number of targeted sites, here assuming >500,000 SNPs for humans.
[b]Affected by ascertainment bias, estimates are relative and depend on targeted SNP panel.

Figure 33: Analyses réalisables en fonction du type de données (génome complet Vs capture) et de la couverture (Günther et Jakobsson, 2019)

Pour choisir nos échantillons, plusieurs étapes ont été nécessaires :

- réalisation d'une **qPCR** (aussi appelée PCR quantitative, qui permet d'estimer la quantité d'ADN de l'extrait) sur nos extraits. Cette première étape nous a permis de sélectionner les échantillons qui étaient amplifiés (pour le fragment HVR-1 5b) avant 30 cycles de PCR, ce qui est **un indice de conservation** de l'ADN mitochondrial ;
- réalisation des librairies non traitées à l'UDG ;
- dosage des librairies au BioAnalyzer afin d'éliminer les librairies présentant trop de dimères ;
- séquençage de ces librairies (stratégie « shotgun screening ») ;
- caractérisation des librairies. Pour cette étape, nous avons utilisé le logiciel EAGER (Efficient Ancient Genome Reconstruction ; Peltzer *et al.,* 2016). Hg19 puis Hs37d5 ont été

choisis comme génomes de référence, avec la séquence rCRS pour l'ADN mitochondrial et le logiciel a intégré les paramètres suivants :

- Clip & Merge (lmin = 30). Cette option permet de retirer les adaptateurs et de merger les fichiers (reads 1 et 2) obtenus pour chaque individu ;
- BWA (-n:0,01 ; – q:30), qui permet d'aligner les séquences obtenues sur le génome de référence ;
- MapDamage, qui permet de quantifier les dommages de l'ADN, comme les déaminations aux extrémités, caractéristiques de l'ADN ancien ou bien d'estimer la taille des fragments (fig. 34).

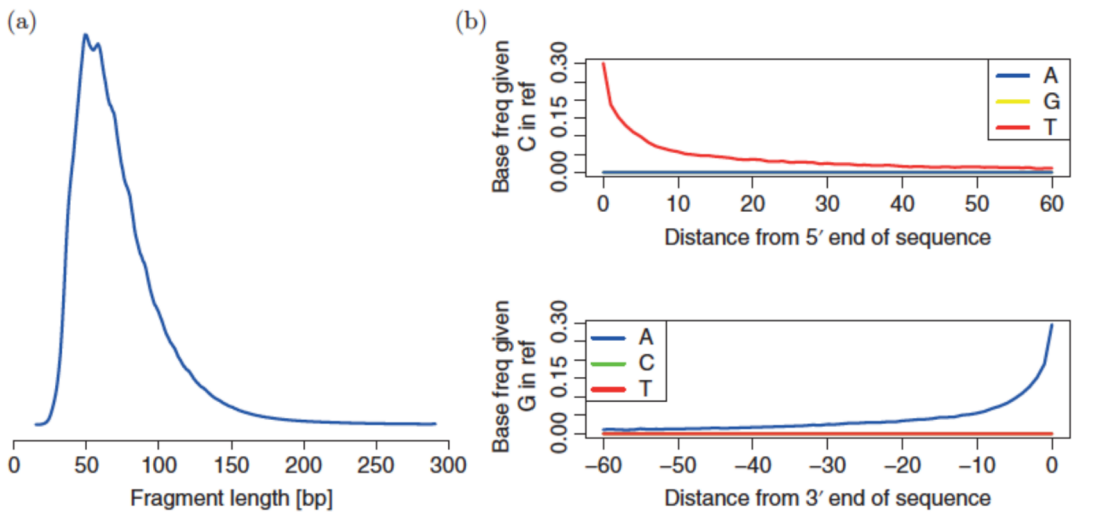


Figure 34: Dommages caractéristiques de l'ADN ancien. (a) distribution de la longueur des fragments et (b) profils de déaminations aux extrémités (Günther et Jakobsson, 2019)

Cette étape nous a permis de **sélectionner les individus présentant les caractéristiques typiques de l'ADN ancien et ayant un taux d'ADN endogène supérieur à 15 %**. Nous avons ensuite refait les librairies finales (traitées avec de « l'half UDG », Rohland *et al.,* 2015)) afin de les séquencer en vue d'**obtenir des génomes à 0,1X**.

b. L'enrichissement par capture

Afin d'optimiser la récupération de séquences d'ADN endogène, des méthodes de capture, basées sur le principe de l'hybridation avec des séquences complémentaires, appelées sondes ou baits (disposées en plaque ou en milieu liquide), ont été développées. Les fragments qui ne s'hybrident pas sont alors éliminés. Cette méthode a été validée par de nombreuses études (voir par exemple Burbano *et al.,* 2010 pour une étude sur un individu néandertalien ou Enk *et al.,* 2014 pour du mammouth, fig. 35).

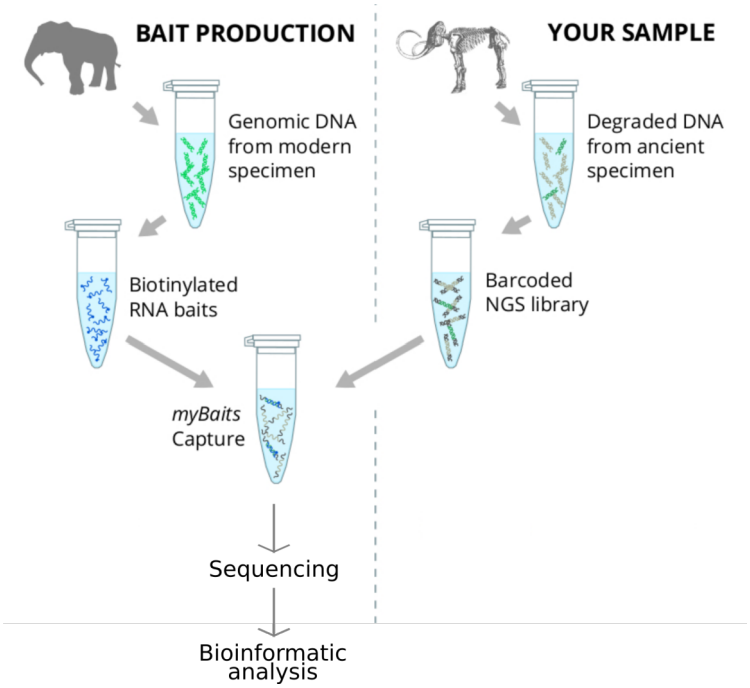


Figure 35: Principe de la capture MYbaits (modifié d'après : https://arborbiosci.com/products/whole-genome-enrichment/)

En 2015, Haak et collaborateurs (Haak *et al.,* 2015) ont utilisé une capture ciblant 390 000 SNPs (390k) sur 69 sujets datés du Mésolithique à l'âge du Bronze à travers l'Europe. La méthode s'est développée et permet aujourd'hui de cibler 1 200 000 SNPs (1200k ; Mathieson *et al.,* 2015) pour le génome nucléaire ou d'obtenir des génomes mitochondriaux complets d'espèces connues ou non (par exemple Krause *et al.,* 2010 pour le génome mitochondrial complet de Denisova ou Fu *et al.,* 2013 pour un homme anatomiquement moderne de Chine).

Cette méthode semble particulièrement performante pour les études populationnelles, avec des taux d'ADN endogène très variables entre les échantillons. **Comme expliqué dans la partie précédente, nous n'avons sélectionné que les individus présentant plus de 15 % d'ADN endogène pour les génomes à faible couverture (pour des raisons de faisabilité et de coûts) mais cela implique que nous n'avons accès qu'à quelques individus par site, limitant ainsi l'approche populationnelle que nous privilégions pour nos études**. La capture permet de se défaire de ces contraintes car elle rend possible l'accès à des données génomiques pour des individus ayant un taux d'ADN endogène proche de 0,1 %. À titre d'exemple, Carpenter et collègues (Carpenter *et al.,* 2013) ont pu obtenir des données génomiques (environ 50 000 SNPs

pour 1 million de reads) pour des individus ayant en moyenne 1,2 % d'ADN endogène. Cette approche semble aussi privilégiée pour les études de parenté, permettant ainsi la comparaison des mêmes parties du génome ou en tout cas des mêmes SNPs. Au début de cette thèse, nous avions envisagé de créer une capture MyBAITS ciblant l'ADN mitochondrial, le chromosome Y ainsi que des SNPs du génome nucléaire. Pour cela, nous avions commencé, avec l'aide de F. Santos, à identifier les SNPs les plus informatifs ainsi qu'à déterminer le nombre de SNPs nécessaires pour pouvoir comparer nos données à celles publiées. Cependant, nous avons ensuite appris qu'une capture ciblant plus d'1 millions de SNPs allait être mise sur le marché.

V.2. Les analyses bio-informatiques

Nous présenterons ici une synthèse sur le traitement bio-informatique. Le détail des analyses effectuées sera donné dans la Partie 3 : Analyses paléogénétique et paléogénomique des sites ; Chapitre 3 : Approche paléogénomique.

Traitement des données

Une fois encore, les premières étapes permettant d'aboutir à notre génome partiel sont réalisées avec EAGER (fig. 36, étape 2). Une fois les génomes générés (.bam), il faut réaliser l'appel des variants et compiler les données de nos individus avec celles qui sont publiées (fig. 36, étape 3). Nous avons séparé les analyses et utilisé deux jeux de données différents en fonction des questions (tableau 4). Pour les analyses réalisées avec les populations actuelles (ACP, f3) nous avons utilisé la base de données « Human Origins », typée sur 600 000 SNPs qui contient un plus grand nombre de populations actuelles. Pour les analyses réalisées avec les populations anciennes (f3, f4, qpAdm) nous avons utilisé la base de données mise en ligne par D. Reich (https://reich.hms.harvard.edu/downloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data-compiled-published-papers), que nous avons actualisée avec les publications de Brace *et al.,* 2019 ; Olalde *et al.,* 2019 ; Sánchez-Quinto *et al.,* 2019 ; Villalba-Mouco *et al.,* 2019. Pour ces analyses, nous avons utilisé la liste des 1240 kSNPs disponible.

Tableau 4: Compositions des bases de données utilisées (https://reich.hms.harvard.edu/downloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data-compiled-published-papers)

Base de données	Nb individus actuels	Nb individus anciens	Nb SNPs
Human Origins + 1240k	5637	2107	600 000
1240k	2974	2170	1 240 000

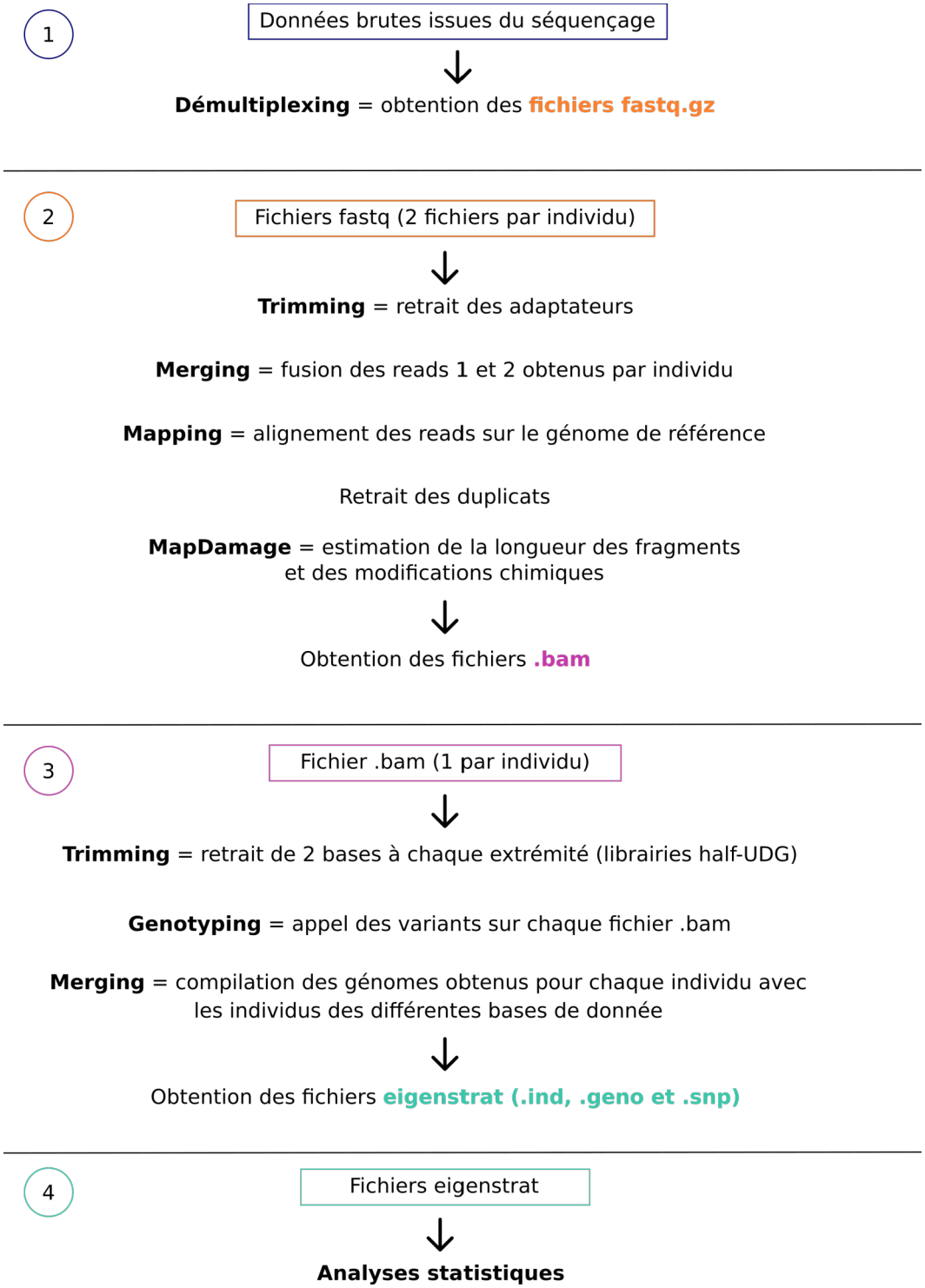


Figure 36: Les différentes étapes permettant d'obtenir les génomes à faible couverture

À l'issue de l'étape 2, plusieurs données permettant de caractériser la qualité du génome sont obtenues. Nous pouvons ainsi :

- connaître la qualité du séquençage ;
- vérifier la présence de modifications post-mortem (les profils doivent être différents des séquençages shotgun « screening » étant donné l'utilisation d'UDG) ainsi que la longueur des fragments ;
- calculer le taux d'ADN endogène ;
- estimer les contaminations (logiciel ContamMix) ;
- déterminer le sexe de l'individu en calculant le ratio $\frac{Y}{X+Y}$ (Skoglund *et al.,* 2013).

À partir des fichiers « .bam » obtenus après le 'mapping' sur le génome de référence, nous avons réalisé un 'trimming' (afin de supprimer les bases aux extrémités qui comportent encore des modifications post-mortem pouvant conduire à de fausses interprétations). Pour les génomes non traités à l'UDG, nous avons choisi de retirer 10 paires de bases de chaque côté et pour les génomes traités half-UDG nous avons ôté 2 paires de bases de chaque côté. A partir des « .bam » trimmés et indexés nous avons fait l'appel des variants via Samtools puis le merging avec les données existantes grâce au software Eigenstrat (fig. 36, étape 3).

V.3. Les analyses statistiques

Le tableau présenté ci-après (fig. 36) illustre les différentes analyses possibles en fonction des questions ciblées.

Tableau 5: Analyses réalisées à différentes échelles sur les génomes faibles couvertures

À l'échelle de l'individu	À l'échelle du groupe	À l'échelle de la population
Haplogroupe mitochondrial	Relations de parenté	ACP
Détermination du sexe		f statistiques (f3, f4)
Haplogroupe du chr. Y		Admixture (non réalisé)
Phénotype		qpAdm
Pathogènes (non réalisé)		

a. À l'échelle de l'individu

Les analyses réalisées ici nous ont permis de caractériser les individus étudiés. Nous avons ainsi pu déterminer :

- le sexe de l'individu (Skoglund *et al.,* 2013)
- l'haplogroupe mitochondrial, obtenu grâce au software Phy-Mer (Navarro-Gomez *et al.,* 2015)
- l'haplogroupe Y, déterminé par le software Y-leaf (Ralf *et al.,* 2018)

b. À l'échelle du groupe

Pour les sites pour lesquels nous avions plusieurs individus, nous avons testé si des relations de parenté existaient. Pour ce test, nous avons utilisé le software READ (Monroy Kuhn, Jakobsson et Günther, 2018). Les résultats permettent d'établir si les deux individus sont identiques (jumeaux), apparentés au 1er degré ou au 2nd degré.

c. À l'échelle de la population

Analyse en composante principale

Les ACP permettent de visualiser les proximités génétiques entre chaque individu. Elles sont réalisées grâce au logiciel Eigenstrat (Price *et al.,* 2006) et à la commande « smartpca »(Patterson, Price et Reich, 2006). L'ACP est calculée à partir d'une liste de populations actuelles comprenant les groupes d'Europe et du Proche Orient dans notre cas, puis les individus anciens sont projetés. Cette approche permet de construire les vecteurs à partir de données de qualité (i.e. des individus avec des génomes complets) et d'éviter de « déformer » les groupes formés. Les figures ont été réalisées grâce au logiciel DataGraph® (version 4.4, https://www.visualdatatools.com/DataGraph/).

Les *f*-statistiques

Les *f*-statistiques ont été introduites par N. Patterson et collègues et permettent de mesurer le métissage et les ancestralités partagées entre les populations d'intérêt à partir des fréquences alléliques (Patterson *et al.,* 2012). Elles sont calculées à l'aide du software Admixtools® (commande « qp3pop » pour les *f*3 et « qpDstat » pour les *f*4 avec l'option f4).

- Les valeurs des statistiques ***f*3 'outgroup'** (fig. 37 ; Population A, Population B ; Population C) sont proportionnelles à la quantité de dérive génétique partagée entre la population A et la population B depuis une population ancestrale commune (C) jusqu'à leur divergence. Cette analyse peut être rapprochée des valeurs de Fst obtenues avec les

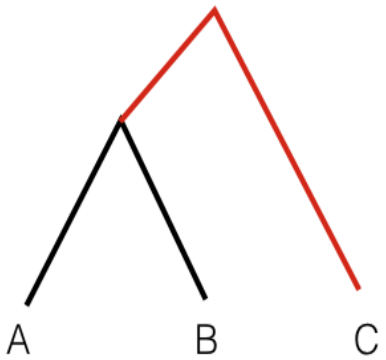


Figure 37: f3 Outgroup (https://gaworkshop.readthedocs.io/en/latest/)

séquences HVR-I, cependant elle n'est pas affectée par la dérive génétique propre à chaque population (Allentoft *et al.,* 2015). **Plus les *f*3 sont élevées, plus les populations sont proches.** À partir des ces *f*3 entre chaque paire de population, nous pouvons créer des **matrices de similarité** permettant de construire :

- des **cartes de chaleur** (ou 'heatmap') qui peuvent ensuite être visualisées graphiquement sous R. Ces cartes de chaleur mettent en évidence des clusters.
- des **MDS** (Multi Dimensional Scaling) qui peuvent aussi être visualisées sous R.

- Les statistiques ***f*3 'admixture'** permettent de **tester si une population cible (C) résulte du métissage de deux populations tests (A et B)**. Le test se construit de la façon suivante : *f*3 (A, B ; C). Ce test mesure la part de chaque population test au sein de la population cible. Si les valeurs sont significativement supérieures à 0 alors la population test (C) résulte de l'admixture des populations A et B.
- Les **statistiques *f*4** (Reich *et al.,* 2009) **mesurent la différence d'introgression d'une population sur deux autres**. Le test se construit de la façon suivante : *f*4 (Population A, Population B ; Population Cible, Outgroup). Si *f*4=0, les populations A et B forment un clade par rapport à la population cible et à l'outgroup. Si le résultat est positif (*f*4 > 0), il y a un flux de gène entre la population cible et la population A alors que si le résultat est négatif (*f*4 < 0) le flux de gène est entre la population B et la cible. Lors de la construction de ce test, il est important de respecter la notion de clade entre les populations A et B.

<u>Admixture entre populations (qpAdm)</u>

Différentes méthodes permettent de tester les métissages entre populations. Une partie de ces méthodes consiste à utiliser les *f*-statistiques présentées précédemment. Pour une synthèse de ces différents tests et de leur mise en œuvre, nous recommandons la revue de Harris et DeGiorgio (2016). Nous ne présenterons ici que le test **qpAdm** qui est généré via Admixtools®. Les qpAdm sont basées sur les idées relatives aux statistiques *f*4 dans un contexte de régression et incorporent en plus les méthodes de qpWave. Grâce à ce test, nous pouvons tester la part de plusieurs populations sources au sein de notre population cible. De façon intéressante, ce test peut aussi se réaliser à l'échelle de l'individu, permettant ainsi de discuter de la variabilité de l'héritage des individus au sein d'un même site archéologique ou d'une même région géographique.

Ce test se construit à l'aide de « sets » de populations définis comme ci-après :

- **‘Left populations’** = le groupe (ou individu) ciblé + les populations dont nous souhaitons tester l’impact sur notre groupe cible
- **‘Right populations’** = un set de populations considérées comme ‘outgroup’

Par exemple, si nous souhaitons tester la part des chasseurs-cueilleurs de l’ouest et des fermiers d’Anatolie dans un groupe (ou un individu) néolithique français, nous allons construire le test de la façon suivante :

- Left populations = individus néolithiques français (=cible) + Néolithique d’Anatolie (=population 1) + Chasseurs-cueilleurs de l’ouest (=population 2)
- Right populations = Mbuti, Onge, Papous (…) + Natoufiens (= population dont descendent les fermiers d’Anatolie) + Villabruna (= population ancestrale des chasseurs-cueilleurs de l’ouest)

Les résultats sont donnés avec des pourcentages. Pour notre exemple, le résultat pourrait être : le groupe néolithique français peut s’expliquer 80 % de fermiers d’Anatolie + 20 % de chasseurs-cueilleurs de l’ouest.

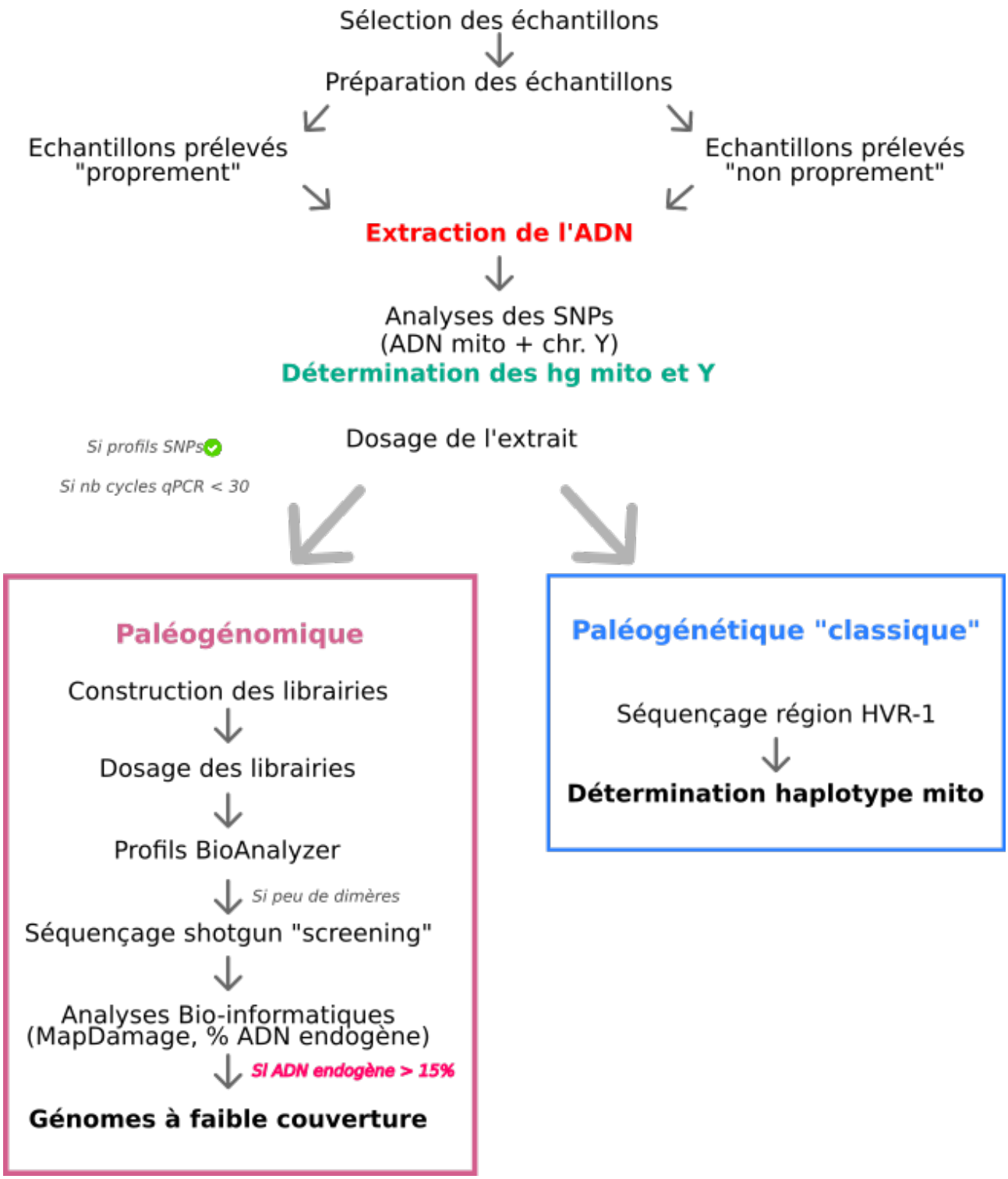


Figure 38: Récapitulatif des protocoles mis en œuvre pour notre étude (hg : haplogroupe)

Méthodes utilisées pour notre étude

- Nous avons ciblé les marqueurs uniparentaux *via* une approche « classique » :
  - Lignées maternelles (ADN mitochondrial) ;
  - Lignées paternelles (chromosome Y).
- Ces marqueurs uniparentaux ont été documentés par l'analyses des SNPs (ADN mitochondrial et chromosome Y) ainsi que par le séquençage de la région HVR-1 (ADN mitochondrial).
- Pour les individus ayant suffisamment d'ADN endogène (> 15 %) nous avons ciblé une approche paléogénomique (séquençage shotgun, génomes à faible couverture).
- Les données mitochondriales ont été compilées aux autres séquences disponibles (populations européennes anciennes et actuelles) et sont analysées en termes de d'affinités (ACP), de diversité (h^2: diversité génétique et π : diversité nucléotidique) et de distances génétiques (Fst).
- Les génomes à faible couverture ont été compilés avec les autres données disponibles et des analyses sont en suite réalisées à l'échelle de l'individu (haplotypes mitochondriaux et Y, sexe…), du groupe (liens de parentés) et de la population (ACP, *f*-statistiques, qpADM)

Methods

- We targeted uniparental markers using a " classical " approach :
  - Maternal lineages (mitochondrial DNA) ;
  - Paternal lineages (Y chromosome).
- These uniparental markers were documented by SNP analysis (mitochondrial DNA and Y chromosome) and HVS-1 region sequencing (mitochondrial DNA).
- For individuals with sufficient endogenous DNA (> 15 %) we used a palaeogenomic approach (shotgun sequencing, low coverage genomes).
- Mitochondrial data were compiled to other available sequences (old and current European populations) and are analyzed in terms of affinity (PCA), diversity (h^2: genetic diversity and π : nucleotide diversity) and genetic distance (Fst).
- Low-coverage genomes were compiled with other available data and analyses were then performed at the individual (mitochondrial haplotypes and Y, sex…), group (related relationships) and population (PCR, f-statistics, qpADM) scales.

PARTIE 3

DE L'APPROCHE POPULATIONNELLE AUX DYNAMIQUES DE POPULATION

CHAPITRE 1.

ANALYSES DE LA NÉCROPOLE D'URVILLE-NACQUEVILLE

I. Objectifs des études

La nécropole d'Urville-Nacqueville est une nécropole atypique pour la période et la région concernée (cf. Partie 2 – Chapitre 2) et qui soulève de nombreuses questions auxquelles la génétique peut tenter de répondre.

- Comme expliqué précédemment, cette nécropole (et le site d'artisanat qui lui est associée) présente de nombreux indices d'échanges transmanches. Un des objectifs de notre travail était de vérifier si ces échanges pouvaient aussi être perçus en termes de flux de gènes et apporter ainsi de nouveaux éléments de discussions à propos des complexes Atlantiques, Manche-Mer du Nord et médio-Atlantique qui sont identifés par les archéologues. Les résultats de cette étude, qui ont fait l'objet d'une publication en 2018, sont présentés ci-après.

- La structuration de la nécropole, mise en évidence par la présence d'un enclos ainsi que par le rapprochement de certaines tombes soulève de nombreuses questions. On peut en effet se demander si la structuration de l'espace funéraire peut être mise en corrélation avec des données biologiques (âge, sexe, ADN…) ou l'existence de plusieurs groupes (biologiques et/ou sociaux) au sein de cet ensemble funéraire. Par ailleurs, l'identification de pratiques funéraires particulières (reprise intentionnelle du crâne, dépôt simultané ou re-creusement de tombe afin d'y déposer un deuxième individu) pose la question du statut de ces défunts. Peut-on, outre les pratiques funéraires, distinguer ces individus du reste de la communauté ? Quel lien unit les individus inhumés ensemble ? L'absence de crâne au sein de certaines sépultures ainsi que la présence de restes de crânes et/ou mandibules sur l'ensemble du site nous a conduit à tester de potentiels ré-appariements entre les têtes sans corps et les corps sans têtes. Ces différentes questions seront traitées dans les parties ci-après.

II. Les échanges transmanches en Normandie : l'apport de l'étude paléogénétique

The multiple maternal legacy of the Late Iron Age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France. PLoS ONE 13 (12) : e0207459. https://doi.org/10.1371/journal. Pone.0207459

Les SI sont disponibles en annexes *(Partie 3 – Chapitre 1 : I.1 à I.12)* ou bien téléchargeables à l'adresse suivante : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0207459#sec012

Plusieurs travaux en archéologie ont déjà permis de démontrer l'existence de liens transmanches (par exemple : Marcigny, 2011 ; Lefort, 2015). Cependant, aucune donnée n'est disponible pour discuter de ces échanges d'un point de vue biologique. Or, comme nous l'avons vu précédemment (Partie 2 – Chapitre 2), le site d'Urville-Nacqueville présente de nombreuses affinités culturelles avec le sud de l'Angleterre. Cela se traduit non seulement au sein du secteur artisanal (avec, entre autres, la présence de bâtiments de plan circulaire) mais aussi au sein de la nécropole. En effet, certains adultes ont la particularité d'être inhumés dans une position pseudo Durotriges alors que les autres individus adultes sont brûlés. L'étude de cette nécropole représente donc l'opportunité d'aborder les questions d'échanges biologiques sur les rives de la Manche. En effet, le grand nombre d'individus ainsi que la pluralité des pratiques funéraires permettent d'accéder à un pool génétique que l'on espère le plus représentatif possible du groupe étudié.

Pour répondre à ces différentes questions, nous avons sélectionné 45 individus sur l'ensemble de la nécropole. Afin d'avoir le groupe le plus représentatif possible, nous n'avons pas fait de sélection en fonction de l'âge ou du sexe.

PLOS ONE

RESEARCH ARTICLE

The multiple maternal legacy of the Late Iron Age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France

Claire-Elise Fischer[1]*, Anthony Lefort[2], Marie-Hélène Pemonge[1], Christine Couture-Veschambre[1], Stéphane Rottier[1], Marie-France Deguilloux[1]

1 De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie–UMR 5199, CNRS, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, CS, Pessac Cedex, France, **2** Inrap Grand-Ouest, Boulevard de l'Europe, Bourguébus, France

* claire-elise.fischer@u-bordeaux.fr

Check for updates

OPEN ACCESS

Citation: Fischer C-E, Lefort A, Pemonge M-H, Couture-Veschambre C, Rottier S, Deguilloux M-F (2018) The multiple maternal legacy of the Late Iron Age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France. PLoS ONE 13 (12): e0207459. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207459

Editor: Francesc Calafell, Universitat Pompeu Fabra, SPAIN

Received: March 18, 2018

Accepted: October 31, 2018

Published: December 6, 2018

Copyright: © 2018 Fischer et al. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: The remains are preserved at PACEA lab and in the archaeological repository "Ostéothèque de Pessac" (Avenue Jean Jaurès, 33600 Pessac). The sequences were deposited in the GenBank database (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/; accession numbers MH051192 – MH051228).

Funding: This study benefitted from excavation grant support from Ministère de la Culture et de la

Abstract

The compilation of archaeological and genetic data for ancient European human groups has provided persuasive evidence for a complex series of migrations, population replacements and admixture until the Bronze Age. If the Bronze-to-Iron Age transition has been well documented archaeologically, ancient DNA (aDNA) remains rare for the latter period and does not precisely reflect the genetic diversity of European Celtic groups. In order to document the evolution of European communities, we analysed 45 individuals from the Late Iron Age (La Tène) Urville-Nacqueville necropolis in northwestern France, a region recognized as a major cultural contact zone between groups from both sides of the Channel. The characterization of 37 HVS-I mitochondrial sequences and 40 haplogroups provided the largest maternal gene pool yet recovered for the European Iron Age. First, descriptive analyses allowed us to demonstrate the presence of substantial amounts of steppe-related mitochondrial ancestry in the community, which is consistent with the expansion of Bell Beaker groups bearing an important steppe legacy in northwestern Europe at approximately 2500 BC. Second, maternal genetic affinities highlighted with Bronze Age groups from Great Britain and the Iberian Peninsula regions tends to support the idea that the continuous cultural exchanges documented archaeologically across the Channel and along the Atlantic coast (during and after the Bronze Age period) were accompanied by significant gene flow. Lastly, our results suggest a maternal genetic continuity between Bronze Age and Iron Age groups that would argue in favour of a cultural transition linked to progressive local economic changes rather than to a massive influx of allochthone groups. The palaeogenetic data gathered for the Urville-Nacqueville group constitute an important step in the biological characterization of European Iron age groups. Clearly, more numerous and diachronic aDNA data are needed to fully understand the complex relationship between the cultural and biological evolution of groups from the period.

Communication, Service Régional de l'Archéologie de Basse-Normandie (number OA2033 and OA3123) and DRASM (Direction of submarine archaeological research), and from Department of Manche. This research was funded by a ministerial grant from the Research National Agency as a programme of prospects investments ANR-10-LABX-52 (http://www.agence-nationale-recherche.fr/). The study was also financially supported by a PhD research grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche for CEF (http://www.enseignementsup-recherche.gouv.fr/). Part of the experiments presented (SNPs analyses) were performed at the Genomic and Sequencing Facility of Bordeaux, grants from the Conseil Régional d'Aquitaine n°20030304002FA and 20040305003FA, https://www.nouvelle-aquitaine.fr/, from the European Union, FEDER n° 2003227 and from Investissements d'avenir, Convention attributive d'aide N°ANR-10-EQPX-16-01, http://www.agence-nationale-recherche.fr/. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

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

Introduction

The confrontation between the complementary archaeological and ancient DNA (aDNA) arguments provides invaluable insights into the role of biological processes in major cultural changes identified in the archaeological record. Multidisciplinary approaches test the potential correlation between (supra-)regional cultural groups and genetically differentiable individuals, or to what extent the cultural hiatuses documented for diverse periods were linked to human population turnover. The compilation of such combined data for European human groups from the Palaeolithic to the Bronze Age period have provided persuasive evidence for a complex series of expansions, population replacements and resurgences, and admixture between divergent groups (see Harris 2017 [1] for a recent review). This complex biological evolution resulted in the fact that the great majority of European populations' ancestry derived from three distinct sources: (i) a "hunter-gatherer"-related ancestry inherited mainly from Mesolithic human groups, (ii) a "Neolithic farmer"-related ancestry linked to the migration of farmers originating from northwestern Anatolia and linked to the Neolithic expansion into Europe, and (iii) a "steppe-related"-ancestry reflecting the expansion into Europe during the third millennium BE of pastoralist groups originating from the Pontic-Caspian steppes and presenting genetic affinities with individuals associated with the Yamnaya complex [2–4]. This last steppe-related ancestry was disseminated into Europe through the expansion of two cultural complexes, the Corded Ware and Bell Beaker complexes that overlapped geographically during the Early Bronze Age [2,3,5–7] (S1A Fig). Indeed, palaeogenomic studies focusing on the Late Neolithic-to-Bronze Age transition have shown that up to 75% of the ancestry of individuals associated with the Corded Ware and Bell Beaker complexes in northern and northwestern Europe could be traced to populations originating from the steppes [2,3]. Thus, current data indicates massive migration from the steppes, rather than a constant gene flow, was responsible for this impressive genetic turnover in the European populations concerned [3]. This major genetic transformation is also detected through the evolution of uniparental markers (mitochondrial DNA -mtDNA- and Y-chromosome), with Neolithic haplogroups being replaced by new maternal (I, T1, U2, U4, U5a, W and subtypes of H) and paternal (R1a and R1b) lineages originating from eastern regions [2,3].

In the context of the evolution of European populations, the Beaker complex holds a special and more complex status than older archaeological complexes, since it does not correspond to a genetically homogeneous population [6]. Recently published genome-wide data have, in fact, provided persuasive arguments in favour of the combination of two distinct processes—cultural transmission and human migration—in different regions being responsible for the expansion of the Beaker cultural complex. These recent studies also showed that Bell Beaker groups in Britain were genetically distinct from Neolithic populations from the same region and therefore had migrated from the continent, while in Iberia, indications of genetic continuity between these same groups consolidated the idea of cultural transmission with more northern groups [6]. The small-scale influence of migration into the Iberian peninsula led to the very low steppe-related ancestry in the region's Bronze Age group when compared to Britain [6,7].

The subsequent major transition in Europe occurred during the last millennium BE and corresponded to the emergence of the Iron Age. If this transition is archaeologically well documented, only rare aDNA data are currently available for the period to characterize the biological diversity of European Celtic groups with any degree of precision [8–12]. Iron use was documented in Western Europe during the eighth century BE and shortly after for the British Isles and Northern Europe. Different hypotheses have been put forward to explain the expansion of iron use across Europe. The "migration hypothesis" proposed a new and major migration of groups originating from Eastern Europe in the cultural diffusion. This hypothesis

found support in linguistic studies and in the adoption, in Gaul in particular, of the Hallstattian sword originating from Central Europe [13]. The second "evolutionary hypothesis" was based on the perception of progressive economic changes and instead proposed a cultural and biological continuity between the Bronze and Iron Age periods [13].

In terms of ancient French groups, aDNA data is rare for the Late Neolithic (N = 4 in [6]), whereas no aDNA data have so far been published for the Bronze and Iron Age. Consequently, our study aims to provide new insights into the genetic legacy of these ancient groups through the palaeogenetic analysis of the Late Iron Age (La Tène D1 period [14]) cemetery at Urville-Nacqueville in northwestern France (Normandy region; S1 Fig). The northwestern French regions, and more particularly Normandy, held a special position in the regional archaeological context given a period of long cultural exchange with groups from southern Britain. Cultural exchanges across the Channel became particularly evident from the Bell Beaker and persisted throughout the Bronze Age period [15]. Convincing evidence of these exchanges is found in various shipwrecks documented in the Channel, such the Dover boat, dating from about 1550 BE [16]. During the Early Bronze Age, competition between contemporaneous continental "tumulus Armoricains" and Wessex mounds in south central England illustrated the need to express the prestige of the elites who presumably controlled long-distance trade in raw materials and prestige goods (gold, lignite, amber, copper, etc.) across the Channel. Exchanges between the continent and the British Isles persisted and intensified during the Middle and Late Bronze Ages, leading to the formation of a broad cultural entity common to both sides of the Channel: the "Manche—Mer du Nord (MMN) complex" [17,18] (S1B Fig). Exchanges likely persisted on a smaller scale during the Iron Age, even if their intensity was difficult to demonstrate archaeologically before the Late Iron Age, when many new continental imports reached southern Britain (Mediterranean imports, pottery and coins) [19,20]. Lastly, as the Roman provinces expanded, textual sources were found to frequently evoke numerous resources originating from northwestern France and southern Britain. In *De Bello Gallico*, written by Julius Caesar between 58 and 50 BE, numerous passages attested more or less explicitly to the intensity of exchanges linking northern Gaul and Britain. In short, the different sources available did not present the Channel as a barrier but rather as a particular, dynamic maritime axis during the Bronze and Iron Age periods. Consequently, the Channel shores grouped a wide range of maritime sites devoted to military, commercial or fishing activities [19–23].

In this complex interaction context, the Urville-Nacqueville site (hereafter named "UN") holds a key geographical position. Located near Cherbourg at the middle of the French Channel coast, it was only approximately 60 nautical miles (around 110 km) from the English coast (south of Hengistbury Head and Poole Harbour) (Fig 1). Occupied between 120 and 80 BE, the location was one of the numerous trading posts set up for commercial exchanges between the British Isles and the mainland during Late Iron Age [24,25]. Two distinct sectors at the UN site correspond to an open settlement and a cemetery. The archaeological material collected from the settlement sector has provided firm evidence of cultural links with the Dorset coast located on the opposite Channel shore, including the Kimmeridge shale industry, British-tradition circular buildings, British pottery shards, chalk used to produce lime milk, tin ingot, or raw lead granules used for bronze working [24,25]. The second sector corresponds to an important cemetery that is currently unique in Normandy for the Late Iron Age (Fig 1). Its uniqueness lies not only in the important number of burials recovered (more than one hundred individuals [26]) compared to other contemporary funerary sites in the region grouping generally less than 40 burials [27] but this cemetery also combines several types of body treatments (*i.e.*, cremation and burials [26]), and cremation was revealed to be almost exclusive to this local archaeological context [27]. Lastly, the discovery of some individuals with a more or less pronounced flexion

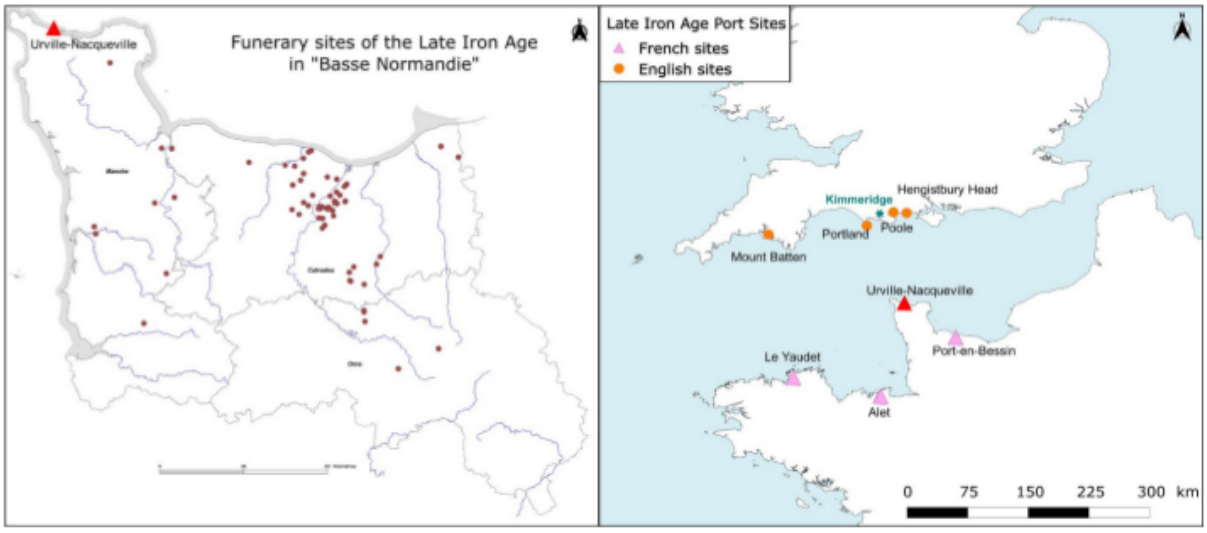


Fig 1. Location of Urville-Nacqueville. A) with Late Iron Age necropolises in Lower Normandy and **B)** with Late Iron Age port sites along the Channel.

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207459.g001

of the lower limbs is reminiscent of the position observed in the Durotrigan burials described at contemporary sites in the Dorset region [28]. Consequently, the chronological and geographical characteristics of the UN necropolis, combined with the important number of human remains discovered, offers a unique opportunity to document the legacy and genetic interactions of a Late Iron age community from Western Europe. A key question in our study of the uniparental markers (mtDNA and Y chromosome) within the UN community was to characterize the maternal and paternal genetic legacy of the group by comparing its gene pool to those of ancient or contemporary groups for which genetic data were available. A related question was whether the genetic affinities discovered between the Late Iron Age UN group and preceding Bronze Age groups could enable us to determine if the cultural transition between the Bronze and Iron Age periods was accompanied by human population turnover. Another question was whether the cultural exchanges document in the archaeological between the British Isles and the continent were accompanied by significant gene flow. Finally, we tested for potential genetic continuity between the Late Iron Age UN group and extant European populations. In this context, it is important to note that, in keeping in line with multiple political needs, the Gauls (Celts from the French territory) have for some time been presented as the primary ancestors of actual French populations. Since the end of the nineteenth century and following military defeats against the German, the Gauls have been raised to the rank of the original French, and the idea of "Our ancestors the Gauls" can still be found in history books and scholarly studies. Consequently, our study, which documents for the first time the genetic legacy of these ancient groups, aims to participate in the ongoing re-examination of this Gallic status and identity in the context of French history [29].

Material and methods

Archaeological samples

A total of 94 graves were discovered in the Urville-Nacqueville necropolis (64 burials, 28 cremations and 2 mixed) containing the remains of at least 108 individuals. The cremations were

distributed in the southwest sector of the necropolis, whereas burials were organized inside (83%) or outside (17%) a square enclosure of approximately 16 metres on each side. All aDNA analyses were conducted on individuals recovered from burials (i.e. not cremated). Genetic analyses targeted 45 individuals distributed across the entire necropolis, inside and outside the enclosure, to explore the genetic composition of the UN population as a whole (S1 Table and S2 Fig). The human remains selected for the study originated either from individual and isolated burials, overlapping burials, grouped burials or represented isolated remains (such as adult mandible 83-bis found near child grave 83). No selection was made according to age, meaning that the overall sample included 24 individuals from the foetal stage up to 1 year old, 11 children aged 1–7 years, 1 adolescent aged 10–12 years, 4 young adults aged 15–23 years, 4 adults and 1 adult over 30 years (biological analyses were conducted by S. Rottier) [14]. Based on the available remains, we sampled (in order of preference) petrous bone, teeth or various bones presenting good macroscopic conservation (S1 Table). Human remains were almost all sampled during excavations, with all necessary precautions taken to limit contamination. Only rare individuals were re-sampled in the lab, long after excavations and biological analyses, to replicate several problematic genetic profiles. Since these samples had been significantly handled, we followed a very strict decontamination protocol (see below), including genotyping all individuals who had come in contact the material. All established aDNA guidelines were then followed to minimize contamination during all subsequent steps of analyses conducted in the aDNA facilities of the UMR PACEA (Bordeaux University) (44.80; -0.61).

Ancient DNA extraction

The samples were systematically submitted to a treatment of bleach and UV radiation, reduced to powder, and incubated overnight in lysis buffer (0.5 M EDTA, pH = 8, 25 mg/mL proteinase K and 0.5% N-Lauryl sarkosyl). Since the DNA isolation procedure evolved during the course of the study, DNA from 23 individuals was extracted using the purification kit NucleoSpin Extract II (Macherey-Nagel, Düren, Germany), whereas DNA from 45 individuals or replicates were extracted using the MinElute purification kit (Qiagen). For the second set of DNA isolation using the MinElute kit, bone powder or teeth fragments were submitted to a bleach wash as described in [30]. Lastly, since the first analyses carried out on DNA extracts showed clear inhibition indices (null SNPs profiles), an additional purification step was conducted using the PowerClean kit (MoBio).

aDNA analyses

Eighteen mitochondrial and ten Y chromosome SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) enabling the characterization of primary ancient European maternal and paternal lineages were typed through one multiplex using MALDI-TOF MS-based SNP genotyping (iPLEX Gold technology, Sequenom, Inc, San Diego, CA). All primers used for these experiments and procedure details are available in Rivollat *et al.* [31]. To determine the maternal haplotype of each individual, four overlapping fragments of the HVS-1 region of the mtDNA (nps 16,024 ±16,380) were amplified and analysed, following the procedures described in Rivollat *et al.* [31]. Moreover, to trace potential contaminations, all individuals who manipulated the samples were genotyped (S2 Table).

All results (SNPs typing and HVS-1 fragment amplifications) were replicated on at least two different extracts per individual, and the lineages obtained were systematically compared to the those characterized for persons having manipulated the samples. As a consequence, the HVS-I consensus sequences retained for subsequent analyses were those (i) presenting concordant results between distinct replications, (ii) enabling coherent lineage attribution through

SNPs and HVS-I typing, and (iii) presenting mtDNA haplotypes distinct from the manipulators. All reported mutations were established according to the revised Cambridge Reference Sequence (rCRS) [32,33]. Each individual's haplogroup and haplotype was determined based on PhyloTree.org (mtDNA tree build 17) [34].

Descriptive analyses

To assess the genetic affinities between the Urville-Nacqueville community and other ancient populations, we compiled a total of 1433 published mtDNA data sequences dating from the Palaeolithic to the Iron Age periods (42,500–300 cal. BE) (Beau *et al.* (2017) [35] dataset actualised for more recent periods; S3 Table). The global sequence dataset was divided into 29 chronological, geographical and cultural groups to discuss (i) the implication of different anterior groups in the UN gene pool constitution and (ii) the relationships of the UN group with contemporaneous populations. To document the genetic legacy shared between the UN group and current European populations, we used 16,901 modern HVS-1 sequences (nps 16,024–16,380) originating from 34 modern populations distributed over the continent (database from Rivollat *et al.* 2015 [31]; S9 Table). Since important regional variability between maternal gene pools from distinct French regions has been demonstrated [36], we independently considered distinct French regional groups to unravel potential regional variation affinities with the UN community.

Population genetic diversity parameters, proportion of shared mtDNA haplotypes and population-specific pairwise genetic distances (F_{ST}) were computed using the Arlequin software (version 3.5.1.2) [37]. A classic principal component analysis (PCA) of mtDNA haplogroups frequencies was carried out, taking into account the major identified European haplogroups and distinguished in aDNA literature targeting European populations: H, HV, I, J, K, N, T, U4, U5, U, V, W, X and "others". The PCA was performed using RStudio (version 1.0.153) and the FactoMineR package.

Results and discussion

Urville-Nacqueville genetic diversity

Among the 45 individuals analysed, 39 exploitable mitochondrial SNP profiles were obtained (87% success rate), enabling a French Iron Age group maternal gene pool to be characterised for the first time. In contrast, only four individuals provided partial profiles for the Y chromosome SNPs, suggesting, as is usually the case for aDNA, a more difficult access to nuclear DNA at the UN site (S4 Table). More powerful palaeogenomic analyses, enabling better access to nuclear genomes than classical PCR-based methods, may provide more fruitful paternal lineage characterization. Y-chromosome detection had some inconsistencies, but pointed to the presence of R haplogroups for three individuals. Further differentiation between sub-haplogroups R1a/R1b was not possible since attempts to identify R sub-lineages produced conflicting results. Whatever the case, due to low documented Y chromosome diversity, subsequent analyses relied on the maternal gene pool characterized for the UN group. Age-dependent funeral treatment has been proposed for the UN necropolis. In this respect, individuals under the age of 10 were buried while older individuals were cremated [38]. Consequently, we considered that the mitochondrial gene pool identified for buried individuals was representative, at least in part, of overall gene pool for the entire population.

From the individuals providing mtDNA data, 37 complete and authenticated HVS-1 sequences (or haplotypes; see details in S1 Table) could be characterized. These results showed an excellent conservation of mitochondrial DNA from the UN individuals (for 82.2% of them). These results may appear counter-intuitive, since the UN necropolis was found in a

unique and humid context, *i.e.*, on the beach along the Channel coast. However, these environmental conditions, including repeated submersion due to sea level fluctuations, appear not only to have created exceptional preservation conditions for DNA but also for diverse organic materials such as wooden objects or unidentified organic substances along the bones [25]. Nevertheless, it is important to note that an additional purification step (with a kit developed for DNA containing high amounts of humic substances, polyphenolics, polysaccharides and other PCR inhibitors) was necessary to recover sufficiently pure DNA for downstream analyses from this unique archaeological context.

To the best of our knowledge, the mtDNA gene pool characterized for the UN community is the largest ever recovered for a European Iron Age context. Although subsequent descriptive analyses were based only on maternal lineages, such an important mtDNA dataset for one ancient community enables us to discuss group affinities with a high degree of confidence. A noticeable variety of mtDNA haplogroups characterized the UN group, including K1, J1, H, H1, H2, H3, H5, H6/8, H11, U4, U5, I, V, T1 and T2 major lineages (S2 Fig). A total of 14 different sub-haplogroups and 23 distinct haplotypes could be determined. Since seven distinct mtDNA haplotypes were shared by at least two individuals, we anticipated that some UN individuals might be closely maternally related (S1 Table). The impact of these potential kinships within the necropolis of Urville-Nacqueville on different downstream analyses was verified and proved to have no significant effect on the results (see details below).

The genetic diversity of the Urville-Nacqueville community (Hd = 0.9610 +/- 0.005996) was found to be similar to the diversity values measured for diverse Neolithic, Chalcolithic or Bronze Age groups (S5 Table). Compared to other Iron Age groups, the Urville-Nacqueville's genetic diversity is slightly inferior to the values obtained for Scythian groups from the Black Sea region (Hd = 0.9942 +/- 0.0193), whereas it is higher than the values obtained for Iron Age groups from Germany and Spain (Hd = 0.9167 +/- 0.0920 and Hd = 0.8063 +/- 0.0785 respectively). However, the low diversities measured for these two latter groups could be the result of the small number of individuals investigated. It is worth noting that similar maternal diversity could be determined for ancient groups geographically and chronologically widely distributed (for example the EN_MN_Germany_Alsace group, which includes 137 individuals originating from Germany and Alsace and dating from 5500 to 4000 cal. BE) and for a Gallic community who used the Urville-Nacqueville necropolis for approximately 150 years. The important mtDNA diversity characterized for the UN group may have resulted from two exclusive or combined processes. First, the UN site has been described as a port that witnessed intensive exchanges with Great Britain. The documented cultural exchanges may have been correlated to high group mobility and the arrival (and burial) at UN of individuals originating from various locations. Second, an important mobility of female group members may be linked to a patrilocal matrimonial system where women migrated to join their husbands' group. This type of matrimonial system has already been genetically demonstrated for earlier periods, such as the Neolithic and the Bronze Age [39–41]. For the Iron Age, studies relying on textual sources (Greek and Roman texts) would support such a matrimonial system for societies considered patriarchal and patrilineal [42]. Unfortunately, the absence of sufficient Y chromosome data in the present study did not allow us to directly test this second hypothesis.

The maternal genetic legacy of the Urville-Nacqueville community

For the principal component analyses (PCA), we merged the mtDNA haplogroup frequencies characterized for the UN community with the frequencies published for ancient groups. Since potential maternal kinship within the Urville-Nacqueville necropolis had previously been noted (which may bias haplogroup frequency estimations), we carried out PCA either

considering all the UN individuals (Fig 2) or only one individual per haplotype shared between several individuals (see S3 Fig). As the exclusion of potentially maternally related individuals had no significant effect on the PCA structure, we decided in the main text to present the PCA obtained for the entire UN population.

The PCA constructed with PC1 and PC2 (Fig 2B) revealed that most of the variations in mtDNA haplogroup frequencies lie between ancient European hunter-gatherers, Neolithic and Bronze Age groups. In this PCA, the Urville-Nacqueville group is positioned near other Iron Age groups from Spain and Germany, whereas all Iron Age groups appeared close to the European Bronze Age cluster. The UN position in the PCA was influenced by both (i) a noticeable proportion of haplogroups U4 and I, a characteristic shared with European Bronze Age groups who derived most of their ancestry from populations related to Early Bronze Age Yamnaya pastoralists [2,3] that lowered groups along the y-axis, and (ii) by frequencies of haplogroups V and U5 that differentiated the UN group from Bronze Age populations (along the x-axis). The second PCA, built with PC1 and PC3 (Fig 2A), tended to associate different chronological groups with a common European region, suggesting noticeable regional maternal continuity. According to PC1 and PC3, German and British groups dated to Early Bronze Age or associated with the Bell Beaker complex clustered near the Yamnaya group, thus providing evidence for a strong heritage of steppe groups. In this second PCA, the UN community appeared close to Chalcolithic to Early Bronze Age groups from Spain. Urville-Nacqueville's position near the French Middle Neolithic sample (MN_France) indicates a possible regional continuity in France.

The first important outcome was then a clear maternal steppe legacy in the UN community, which is supported by several distinct lines of evidence. In this respect, the PCA analysis demonstrated clear maternal affinities between the UN group and European Bronze Age groups bearing an important steppe legacy. Indeed, the UN community was characterized by a noticeable frequency of mtDNA haplogroup U4 (5.13%) similar to those found in Yamnaya pastoralists (YAM 6.66%) or groups presenting a major steppe-ancestry component: 6.89% for groups linked to Corded Ware (CWC), 4.91% for groups associated with Bell Beaker in Germany (BBC_GER) or 4.54% for Early Bronze Age groups from Great Britain (EBA_GB) (S6 Table). Similarly, the UN group shared significant frequency of haplogroup I (5.12%) with Yamnaya pastoralists (YAM 2.22%), groups from the Corded Ware context (CWC 1.72%), groups associated with Bell Beaker in Germany (BBC_GER 3.27%) or even Early Bronze Age groups from Great Britain (EBA_GB 13.6%). The sharing of several very specific mtDNA haplotypes between the UN group and ancient groups with steppe-related ancestry corroborated these observations. It is therefore worth noting that the H6/8_16362 haplotype is shared between the UN and Yamnaya (YAM), Corded Ware (CWC), and Bell Beaker groups from Great Britain (BBC_GB); the T1a_16126-16163-16186-16294 haplotype between UN and Yamnaya (YAM), Corded Ware (CWC) and Bell Beaker groups from Germany (BBC_GER); the H11_16293–16311 between UN and Bell Beaker groups from Germany (BBC_GER); and, lastly, the sharing of the I_16129-16223-16391 haplotype between UN and groups associated with Corded Ware (CWC) or the Early Bronze Age from Great Britain (EBA_GB) (S7 Table). We then considered the frequencies of shared informative haplotypes between UN and other ancient groups. By "informative haplotypes", we mean haplotypes that are not ubiquitous among ancient groups and hence provide phylogeographic information. Affinities could then be highlighted with the Yamnaya pastoralists (YAM, 14.6% shared informative haplotypes) and groups bearing an important steppe legacy: the Catacomb group (CAT, 45.8%), groups associated with the Corded Ware complex (CWC, 22%), Early Bronze Age groups from Great Britain (EBA_GB, 18.2%), the Unetice group (UNE, 16.7%), and Bell Beaker groups from Germany (BBC_GER, 14.8%) (S7 Table). In addition, the F_{ST} measured between ancient groups revealed only a small genetic distance

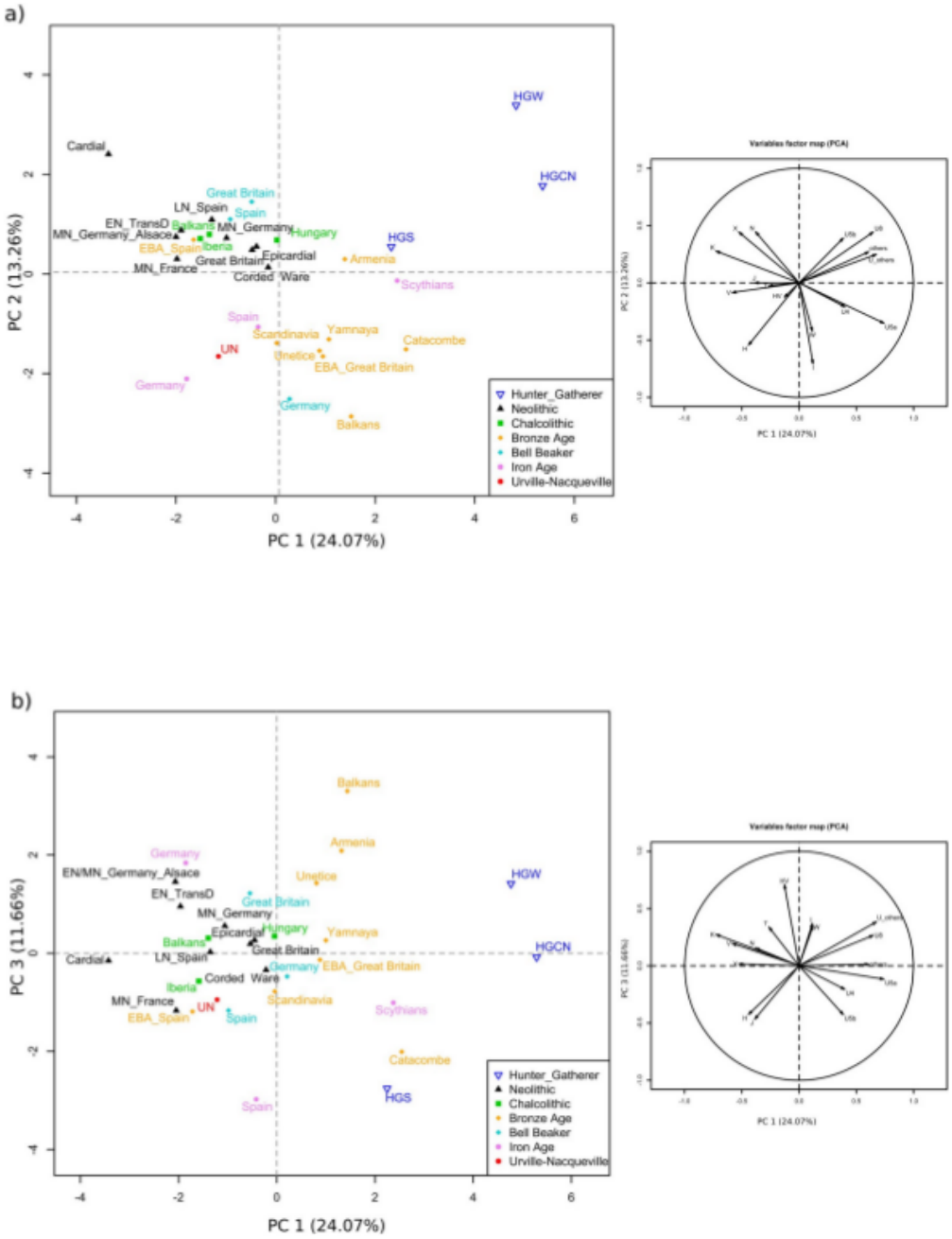


Fig 2. Principal component analysis (PCA) on the ancient mtDNA dataset. A) PCA performed on haplogroup frequencies, built with PC1 and PC2 **B)** PCA performed on haplogroup frequencies, built with PC1 and PC3. HGCN: Hunter-gatherers from Central Europe; HGW: Hunter-gatherers from Western Europe; HGS: Hunter-gatherers from Southern Europe; CAR: Cardial; EN: Early Neolithic; MN: Middle Neolithic; LN: Late Neolithic; UN: Urville-Nacqueville.

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207459.g002

between the Urville-Nacqueville group and ancient groups associated with the Corded Ware complex (CWC) or Bell Beaker (BBC_GB) and Early Bronze Age groups from Great Britain (EBA_GB) (F_{ST} values of 0.005, 0.00514 and 0.00238 respectively) (S8 Table and S4 Fig). Lastly, the four UN individuals that yielded partial data for Y-chromosome SNPs carry alleles diagnostic of the R haplogroup that is primarily associated with the arrival of steppe migrants in central Europe after 3000 BC (S4 Table) [3].

Previous studies have shown that the expansion of the Corded Ware complex in north-central and northeastern Europe was associated with people of whose major ancestry could be traced to a population originating from the Pontic–Caspian steppe in the third millennium BE and who presented genetic affinities with individuals from the Yamnaya complex [2,3]. This steppe legacy was transmitted to groups associated with later archaeological cultures such as the Bell Beaker complex. Recent genome-wide data have notably demonstrated that the migration of Beaker groups form Central Europe to Great Britain accompanied the expansion of the Beaker complex in the region. This migration was responsible for the introduction of high levels of steppe-related ancestry in Great Britain, leading to an important population turnover [6]. Since all lines of evidence in our study demonstrated (i) a clear steppe-related ancestry in the Iron Age group of Urville-Nacqueville, combined with (ii) significant maternal affinities with Bell Beaker groups from Germany and Great Britain, a consistent hypothesis might propose that the people associated with the northern expansion of the Bell Beaker complex to Great Britain may have reached England via northern France and the Normandy region, or that people associated with the Bell Beaker complex first entered Great Britain and then crossed the Channel to reach Normandy. Another hypothesis, exclusive or combined with the first one, would see intensive and continuous gene flow between groups from both sides of the Channel, during and after Bell Beaker period, as being responsible for the steppe-related heritage expansion from Great Britain to Normandy. Unfortunately, no genetic data is currently available for either northern French or English groups from the Late Bronze or Iron Ages to more precisely document the dynamics of genetic exchanges between both regions. Nevertheless, different archaeological arguments document intensive cultural exchanges across the Channel at least from the Bell Beaker period [43,44] lasting throughout the Bronze Age and giving rise to a cultural complex uniting both regions: the "Manche-Mer du Nord (MMN) complex" (S1B Fig). Lastly, the continuation of intensive exchanges between the Northern Gaul (including Normandy) and Southern England is attested throughout the Iron Age in the sharing of fibulae, ceramics, or architectural trends and practices (circular plan habitats [45]). The archaeological record of these continuous exchanges has led P-Y. Milcent to propose the Medio-Atlantic cultural entity (S1C Fig; [46]). Concerning more specifically the necropolis of Urville-Nacqueville the presence of what are sometimes called "Durotriges" burials, which originated in England [28], succinctly illustrates cultural influences from Great Britain. The palaeogenetic arguments provided by our study would then support important gene flow having accompanied intensive and continuous cultural exchanges across the Channel.

The second important outcome of our results was an appreciable maternal differentiation between the UN community and ancient Bronze Age groups in the PCA analysis that placed the UN group outside the Bronze Age cluster. This maternal distinction was notably linked to a lower frequency of the U5a haplogroup in the Iron Age group from France (7.69%) compared to any of the Bronze Age groups (from 11% to 20%). The maternal differentiation between the UN community and ancient Bronze Age groups is also linked to the notable presence of haplogroup V in the UN community (5.13%), whereas this haplogroup is absent or rare in European Bronze Age groups except for Early Bronze Age groups from Spain (3.57%). If the very low frequency of haplogroup V in European Bronze Age groups is potentially due to the current state of research, it is nevertheless worth noting that maternal link suggested with ancient groups from Southern Europe through

similar V haplogroup frequencies was reinforced by the close genetic distances measured between the UN group and individuals associated with the Neolithic (Epicardial), Bell Beaker and Early Bronze Age complexes in Spain (F_{st} values of respectively 0.00215, 0.00288 and 0.00052) (S8 Table and S4 Fig). These observations may be linked to cultural and genetic exchanges along the Atlantic coast either during the Neolithic or Bronze Age. In fact, recent genome-wide data have provided convincing arguments showing that Neolithic populations from Great Britain were derived from migrants originating from the Iberian Peninsula and spreading along the Atlantic coast (perhaps linked to the diffusion of megalithic tombs [6]). Cultural exchanges along the Atlantic coast were also archaeologically documented during the Bell Beaker period, and persisted into the final Bronze Age, giving rise to the "Atlantic Bronze Age complex" [47,48]. The region of Normandy along the Atlantic way could have received migrants from southern regions during these different interaction episodes that left a visible mark on its Iron Age maternal gene pool. Further palaeogenetic/palaeogenomic data from geographically and chronologically distinct groups distributed along this Atlantic axis are needed to fully understand the complex dynamic interaction between these regions during the Neolithic, Bronze Age and Iron Age. Along with arguments compiled for cultural and genetic exchanges across the Channel, currently available data supports a major impact of exchanges along dynamic maritime axes on the biological evolution of ancient groups.

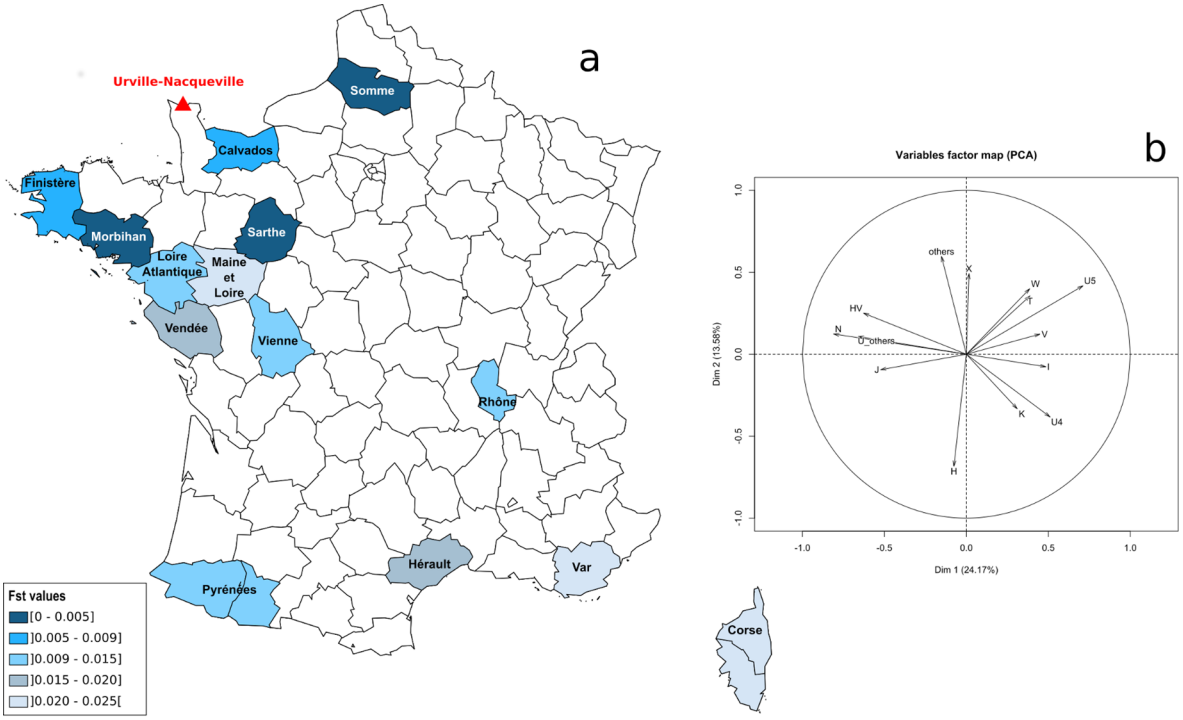
The last element of discussion to emerge from the descriptive analyses is a clear maternal distinctiveness of Iron Age communities originating from different regions such as France (UN), Spain (IA_Spain), Germany (IA_GER) or the Black Sea area (IA_Scy). If major differentiation is observed between the maternal gene pool characterized for European Iron Age groups *vs*. the Scythians (probably linked to Central Asian affinities of the latter), a noticeable differentiation is also evident between European Iron Age groups through their dispersion throughout the PCA and the MDS (Figs 2 and S4). Nevertheless, the maternal gene pool documented for the different Iron Age groups from Spain, Germany and the Black Sea regions may have been biased both by the small number of individuals considered (from N = 11 to N = 24; S3 Table) and the inclusion of special funerary contexts (such as the "princely seat" burial of Glauberg (Hesse, Germany; [8]) that may have been linked to the recruitment of individuals with a different status from the communities. Consequently, it appeared difficult for us to discuss the potential regional genetic differentiation of Iron Age communities based on these elements. Once again, a more precise characterization of more gene pools for Iron Age communities, distributed across the continent, is necessary to document potential genetic variations in the Celtic world. Such a genetic dataset would make it possible to test if biological differentiation existed between the Celtic cultural groups described in textual sources (Greek and Roman texts). Interestingly, the mtDNA data available for various Iron Age groups distributed across the continent suggest genetic affinities with Bronze Age groups (visible on the PCA (Fig 2)). The large maternal gene pool recovered for the Late Iron Age community of Urville-Nacqueville provided convincing arguments of maternal affinities with Bronze Age groups from Germany, Great Britain and Spain, and thus argued in favour of some genetic continuity between populations from both periods. Several authors have proposed that the transition from the Bronze to Iron Age, at least in northwestern Europe, can best be explained by progressive local economic developments that may have been linked to climatic changes (impacting agricultural practices and habitat structures) rather than by the mass influx of allochthone groups carrying new technologies [13,49]. In the same way, the subsequent development of the Late Iron Age appeared to be gradual and cumulative, linked to economic exchanges and the incursion of small populations [46]. Such a gradual cultural transformation may be responsible for local genetic continuity between groups from distinct periods and would succintly explain the persistence of the Bronze Age legacy in the Iron Age group of Urville-Nacquevile.

Shared maternal legacy between the Urville-Nacqueville community and extant European populations

To assess potential shared maternal legacy between the Urville-Nacqueville community and modern-day populations, the maternal gene pool of the Iron Age group was compared to 16,901 HVS-1 sequences compiled from 34 extant European populations (S9 Table). Sequence data available for different French regions allows potential regional variability in terms of genetic affinity with the UN group to be explored (despite the small sample available for some regions).

The PCA based on mitochondrial haplogroup frequencies (S10 Table) of extant European populations showed, on the one hand, that extant European populations were maternally homogeneous and, on the other hand, that current French regional populations were maternally heterogeneous, as already noted [36,50,51]. In this PCA, the UN ancient group falls outside the current European population cluster but close to extant populations from England and Normandy (Calvados) (Fig 3C) that represent two neighbouring regions (Fig 3A). Maternal affinities with geographically close extant populations were confirmed by the low F_{ST} values between the UN group and five extant populations from regions located in northwestern France (Sarthe, F_{ST} = 0.00211; Morbihan, F_{ST} = 0.00221; Somme, F_{ST} = 0.00385; Calvados, F_{ST} = 0.00752 and Finistere, F_{ST} = 0.00867; Fig 3A) or between UN and Irish (F_{ST} = 0.00309) or British populations (F_{ST} = 0.00338) (S11 Table). If small inconsistencies between analyses could be noticed (related to the low resolution of mtDNA data and/or the highly variable sizes of the extant populations used in the PCA), we consider that all data support a clear affinity between the UN sample and extant populations in northwestern France. Moreover, low F_{ST} values were observed between Britain and various groups in northwest France, such as Sarthe (0.00161), Calvados (0.00171) and Somme (0.00181). Interestingly, these different French regions are located, along with Britain, in the geographical area defined for the Bronze Age as the "Manche-Mer du Nord complex" (S1B Fig). These results, combined with those obtained for older groups, argue both in favour of intensive gene flow between these regions linked by maritime routes (at least since the Bronze Age period) and of regional genetic continuity between Bronze/Iron Age and extant populations, as already highlighted for Ireland [5] or Spain [9].

We then assessed the proportion of informative haplotypes shared between the ancient UN group and modern European populations to trace potential shared maternal lineage (S12 Table). Our analyses revealed three mtDNA haplotypes to be unique to the ancient UN group, since they were not found in any of the current populations considered, demonstrating the regular loss of ancient lineages during the evolution of European population. After the exclusion of ubiquitous haplotypes (mainly basal) found in a large number of European populations and then phylogeographically non-informative, the 15 remaining informative haplotypes were found to be shared between the UN group and specific extant European populations. The mapping of these shared informative haplotype frequencies enabled us to highlight interesting hotspots in northwest France, Spain, Britain, Central Europe and the Baltic region. Affinities between UN and French populations from northwestern France demonstrated by shared haplotypes further reinforces the conclusion of local maternal continuity since the Iron Age. The haplotype-sharing highlighted between the UN group and extant populations from Spain and Britain also reinforced genetic affinities already documented for ancient groups from the same regions (Bell Beaker, Early Bronze Age) and provided support for intensive and continuous genetic exchanges along the Atlantic coast. More surprisingly, the hotspots of informative haplotypes shared with the UN groups were also detected for the Baltic region (Latvia) and Central Europe (Fig 4). Among the informative shared haplotypes explaining these maternal affinities,


a
Urville-Nacqueville
Somme
Calvados
Finistère
Morbihan
Sarthe
Loire Atlantique
Maine et Loire
Vendée
Vienne
Rhône
Hérault
Var
Pyrénées
Corse
Fst values
[0 - 0.005]
]0.005 - 0.009]
]0.009 - 0.015]
]0.015 - 0.020]
]0.020 - 0.025[
b
Variables factor map (PCA)
Dim 1 (24.17%)
Dim 2 (13.58%)
others
X
W
U5
T
HV
N
O_others
V
J
I
K
U4
H

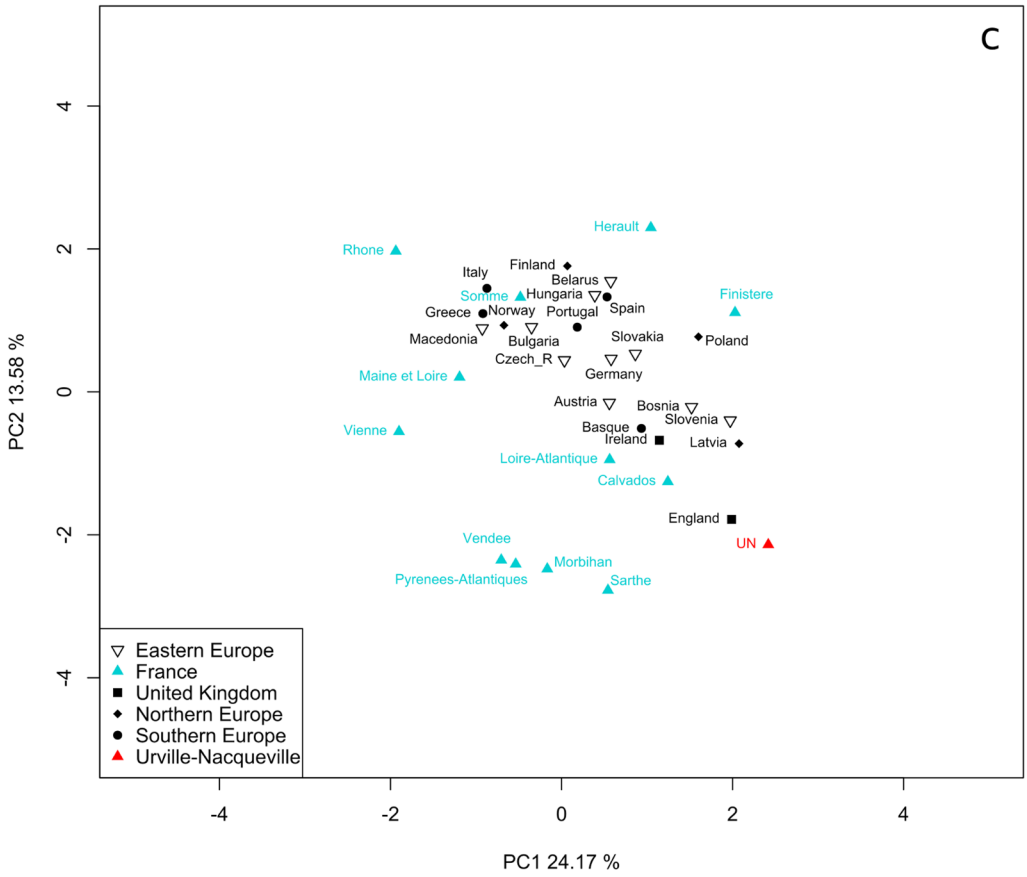

c
PC1 24.17 %
PC2 13.58 %
Herault
Rhone
Finland
Italy
Belarus
Somme
Hungaria
Finistere
Greece
Norway
Portugal
Spain
Macedonia
Bulgaria
Slovakia
Poland
Czech_R
Germany
Maine et Loire
Austria
Bosnia
Slovenia
Vienne
Basque
Ireland
Latvia
Loire-Atlantique
Calvados
England
UN
Vendee
Morbihan
Pyrenees-Atlantiques
Sarthe
Eastern Europe
France
United Kingdom
Northern Europe
Southern Europe
Urville-Nacqueville

Fig 3. Fst and principal component analyses (PCA) for current European populations (mtDNA). A) Fst values measured between the UN group and extant French groups. **B)** Circle of correlation. **C)** PCA performed on haplogroup frequencies.

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207459.g003

different haplotypes affiliated to the U4, T, T1, T2, U5 and U5a haplogroups should be noted. Studies have shown that the diffusion of mtDNA haplogroups U4, T1 and U5a was mainly linked to the expansion of the pastoralist groups originating from the steppes. These haplogroups were found at high frequencies in modern Baltic populations (the Latvian population carries high frequencies of haplogroups U4 (8.8%), T (7%) and U5a1 (5.3%) [52]) and were responsible for a general trend of decreasing steppe-related ancestry in current European populations from the northeast to the southwest [3,53]. The major steppe-related ancestry preserved in extant Baltic populations is responsible for the strong maternal affinities recorded for Iron Age community from Urville-Nacqueville.

Conclusion

Our study provides new insights into the maternal legacy of Iron Age communities in Western Europe. The description of the mtDNA gene pool of the Urville-Nacqueville community, the largest-ever characterized for a European Iron Age context, highlighted new scenarios for ancient European population interactions and evolution. The first major finding is the presence of significant amounts of maternal steppe-related ancestry in the UN community, a finding that could fit with the transmission of these lineages by both Bell Beaker groups expanding across northwestern Europe approximately 2500 BC and Bronze Age groups arriving later in France. The UN maternal diversity also proved to result from diverse and significant genetic interactions with ancient groups from Great Britain and Spain. These results are highly reminiscent of the continuous and intensive cultural exchanges documented in the archeological record on the other side of the Channel or along the Atlantic coast during and after the Bronze Age period. The palaeogenetic arguments provided by our study would therefore support an important gene flow having accompanied these maritime cultural exchanges and that the

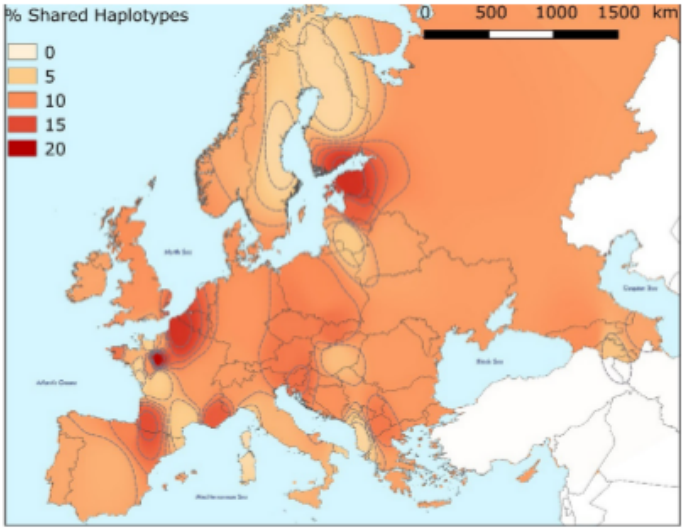


Fig 4. Map showing the distribution of shared haplotypes within current European populations. Map made with QGIS v.2.18.16 [54].

https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207459.g004

northwestern French regions may have served as a regular genetic contact zone between the north and south over extended periods. Evidently, further palaeogenetic/palaeogenomic data from different chronological groups distributed along this north-south axis are needed to more fully appreciate interaction dynamics between human groups from these regions during the Neolithic, Bronze Age and Iron Age periods.

Our study also provided convincing arguments for maternal genetic continuity both between Bronze Age groups and the UN community and between the ancient UN group and extant populations from northwestern Europe. We consider that the most parsimonious explanation for the observed genetic continuity would be a Bronze-to-Iron Age transition linked to progressive local economic changes rather than to a massive influx of allochthone groups. The second genetic continuity measured with extant populations would, to a certain extent, support an idea still found in current French scholarly books: "Our ancestors the Gauls." Nevertheless, numerous results now available for ancient European groups have highlighted substantial population turnovers during prehistory, such as those linked to European Neolithization or the subsequent migrations of groups bearing steppe-related ancestry. Our palaeogenetic results, combined with data form the palaeogenetic / palaeogenomic literature, would argue that "our ancestors the Gauls" who actually contributed to present-day French gene pool were themselves bearers of a maternal legacy from all anterior groups, with a major contribution from late Neolithic / Bronze Age populations.

Supporting information

S1 Fig. Geographic distribution of archaeological cultures mentioned in the text. A) Late Neolithic / Early Bronze Age cultures, approximately 2300 BC (based on [SI.1] and [SI.2]). **B)** Late Bronze Age cultures and the "Manche-Mer du Nord complex", approximately 1300 BC (based on [SI.3] and [SI.4]). **C)** Early Iron Age cultures and the Medio-Atlantic Iron Age, approximately 800 BC (based on [SI.5] and [SI.6]). **D)** Late Iron Age: celtophone Europe approximately 400 BC (map based on [SI.7]).
(TIFF)

S2 Fig. Spatial distribution of the mitochondrial (mtDNA) haplogroups within the Urville-Nacqueville necropolis.
(TIFF)

S3 Fig. PCA taking into account potential kinship between UN individuals.
(TIFF)

S4 Fig. MDS performed on pairwise FST measured between ancient European groups.
(TIFF)

S1 Table. Biological and genetic data compiled for Urville-Nacqueville individuals targeted in our study.
(XLSX)

S2 Table. HVS-I characterised for manipulators (aDNA lab) and archaeologist (excavations or lab).
(XLSX)

S3 Table. Details and references of the ancient populations dataset.
(XLS)

S4 Table. Details of the mtDNA and Y-chromosome SNPs analysed on Urville-Nacqueville human remains.
(XLSX)

S5 Table. Genetic diversity indices measured on ancient groups.
(XLSX)

S6 Table. MtDNA haplogroups frequencies for ancient groups.
(XLSX)

S7 Table. Mitochondrial haplotypes shared between UN community and ancient European groups.
(XLSX)

S8 Table. Fst values measured between ancient European groups.
(XLSX)

S9 Table. Modern dataset.
(XLSX)

S10 Table. MtDNA haplogroups frequencies for extant European populations.
(XLSX)

S11 Table. Fst measured between UN and current European populations.
(XLSX)

S12 Table. Mitochondrial haplotypes shared between ancient UN group and extant European populations.
(XLSX)

S1 File. References for S1 Fig.
(DOCX)

Acknowledgments

We would like to warmly thank Anthony Sécher for his help with Qgis and production of the maps. We would also like to thank PY Milcent for helpful advice with the maps. We also acknowledge everyone who contributed to excavations at the Urville-Nacqueville site. Finally, we are grateful to the anonymous reviewers for their helpful and constructive comments that greatly improved the manuscript.

Author Contributions

Conceptualization: Claire-Elise Fischer, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux.

Data curation: Claire-Elise Fischer, Marie-Hélène Pemonge, Marie-France Deguilloux.

Formal analysis: Claire-Elise Fischer, Marie-France Deguilloux.

Funding acquisition: Anthony Lefort, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux.

Writing – original draft: Claire-Elise Fischer, Anthony Lefort, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux.

Writing – review & editing: Claire-Elise Fischer, Anthony Lefort, Marie-Hélène Pemonge, Christine Couture-Veschambre, Stéphane Rottier, Marie-France Deguilloux.

References

1. Harris EE. Demic and cultural diffusion in prehistoric Europe in the age of ancient genomes. Evol Anthropol Issues, News, Rev. 2017; 26(5):228–41.
2. Allentoft ME, Sikora M, Sjögren KG, Rasmussen S, Rasmussen M, Stenderup J, et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. Nature. 2015; 522(7555):167–72. https://doi.org/10.1038/nature14507 PMID: 26062507
3. Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. Nature. 2015; 522(7555):207–11. https://doi.org/10.1038/nature14317 PMID: 25731166
4. Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S, Kirsanow K, et al. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. Nature. 2014 Sep 17; 513(7518):409–13. https://doi.org/10.1038/nature13673 PMID: 25230663
5. Cassidy LM, Martiniano R, Murphy EM, Teasdale MD, Mallory J, Hartwell B, et al. Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome. Proc Natl Acad Sci. 2015; 113(2):1–6.
6. Olalde I, Brace S, Allentoft ME, Armit I, Kristiansen K, Booth T, et al. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. Nature [Internet]. 2018 Feb 21; 555(7695):190–6. Available from: http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nature25738 PMID: 29466337
7. Szécsényi-Nagy A, Roth C, Brandt G, Rihuete-Herrada C, Tejedor-Rodríguez C, Held P, et al. The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age. Sci Rep. 2017; 7(1):1–15. https://doi.org/10.1038/s41598-016-0028-x PMID: 28127051
8. Knipper C, Meyer C, Jacobi F, Roth C, Fecher M, Stephan E, et al. Social differentiation and land use at an Early Iron Age "princely seat": Bioarchaeological investigations at the Glauberg (Germany). J Archaeol Sci. 2014; 41:818–35.
9. Núñez C, Baeta M, Cardoso S, Palencia-Madrid L, García-Romero N, Llanos A, et al. Mitochondrial DNA Reveals the Trace of the Ancient Settlers of a Violently Devastated Late Bronze and Iron Ages Village. Calafell F, editor. PLoS One. 2016 May 13; 11(5):e0155342. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155342 PMID: 27176817
10. Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, et al. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nat Commun. 2014; 5:5257. https://doi.org/10.1038/ncomms6257 PMID: 25334030
11. Martiniano R, Caffell A, Holst M, Hunter-Mann K, Montgomery J, Müldner G, et al. Genomic signals of migration and continuity in Britain before the Anglo-Saxons. Nat Commun. 2016; 7:1–8.
12. Schiffels S, Haak W, Paajanen P, Llamas B, Popescu E, Loe L, et al. Iron Age and Anglo-Saxon genomes from East England reveal British migration history. Nat Commun. 2016; 7:10408. https://doi.org/10.1038/ncomms10408 PMID: 26783965
13. Milcent P. Le Passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer en Gaule au miroir des élites sociales: une crise au VIIIe siecle av. J.-C.? In: Roulière-Lambert M-J, Daubigney A, Milcent P-Y, Talon M, Vital J, editors. De l'âge du Bronze à l'âge du Fer en France et en Europe occidentale (Xè-VIIe s av JC) La moyenne vallée du Rhône aux âges du Fer Actes du XXXè colloque international de l'AFEAF, co-organisé par l'APRAB (Saint-Romain-en-Gal, 26–28 mai 2006). Revue Archéologique de l'Est; 2009. p. 453–76.
14. Lefort A, Rottier S. Opération de fouilles archéologiques sur l'estran d'Urville-Nacqueville. Rapport d'opération 2013: La nécropole de La Tène finale. 2013.
15. Marcigny C, Talon M. Sur les rives de la Manche. Qu'en est-il du passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer à partir des découvertes récentes? In: Roulière-Lambert M-J, Daubigney A, Milcent P-Y, Talon M, Vital J, editors. De l'âge du Bronze à l'âge du Fer en France et en Europe occidentale (Xè-VIIe s av JC) La moyenne vallée du Rhône aux âges du Fer Actes du XXXè colloque international de l'AFEAF, co-organisé par l'APRAB (Saint-Romain-en-Gal, 26–28 mai 2006). Revue Archéologique de l'Est; 2009. p. 385–403.
16. Clark Peter. The Dover Bronze Age boat in Context: Society and Water Transport in Prehistoric Europe. Oxbow Books; 2004.
17. Marcigny C. Les relations transmanche durant l'âge du Bronze entre 2300 et 800 avant notre ère. In: Les Anglais en Normandie. 2011. p. 47–54.
18. Marcigny C, Bourgeois J, Talon M. Rythmes et contours de la géographie culturelle sur le littoral de la Manche entre le IIIe et le début du Ier millénaire. In: Lehoërff A, Talon M, editors. Movement, Exchange and Identify in Europe in the 2nd and 1st Millennia BC: Beyond Frontiers. Oxbow Books; 2017. p. 63–78.
19. Cunliffe B. Hengistbury Head, Dorset, vol 1: The Prehistoric and Roman Settlement, 3500 BC-AD500. In Oxford: Oxford University Committee for Archaeology; 1987. p. 369.

20. Cunliffe B, de Jersey P. Armorica and Britain, Cross-Chanel Relationships in the Late First Millennium BC. Studies in. Oxford: Oxford University Committee for Archaeology; 1997. 117 p.

21. Cunliffe B, Galliou P. Les fouilles du Yaudet en Ploulec'h, Côtes-d'Armot, col II: Le site: de la Préhistoire à la fin de l'Empire gaulois. Oxford: Oxford University Committee for Archaeology; 2005.

22. Langouët L. Alet and Cross-Channel Trade. In: Macready S, Thomson F., editors. Cross-Channel Trade Between Gaul and Britain in the Pre-Roman Iron Age. Londres: Society of Antiquaries of London; 1984. p. 67–77.

23. Wilkes E. Iron Age Maritimes Nodes on the Englis Channel Coast, an Investigation into the Location, Nature and Context of Early Ports and Harbours. Université de Bournemouth; 2004.

24. Lefort A. Contribution bas-normande à une archéologie des relations transmanches à la fin de l'âge du Fer. Echanges matériels et culturels. Université de Bourgogne-Franche-Comté; 2015.

25. Lefort A, Baron A, Blondel F, Méniel P, Rottier S. Artisanat, commerce et nécropole. Un port de La Tène D1 à Urville-Nacqueville. In: Olmer F, Roure R, editors. Les Gaulois au fil de l'eau, Actes du 37è colloque international de l'Association Française pour l'Etude de l'âge du Fer (Montpellier, 2013). Bordeaux: Ausonius; 2015. p. 481–514.

26. Lefort A, Rottier S. Opération de fouilles archéologiques sur l'estran d'Urville-Nacqueville. Rapport d'opération 2014: La nécropole de La Tène finale. 2014.

27. Chanson K, Delalande A, Jahier I, Le Goff I (coord., Leon G, Texier M, et al. Les pratiques funéraires à l'âge du Fer en Basse-Normandie: premiers éléments de réflexion. In: Barral P, Dedet B, Delrieu F, Giraud P, Le Goff I, Marion S, et al., editors. Gestes funéraires en Gaule au Second Age du Fer Actes du XXXIII colloque international de l'AFEAF; Caen, 20–24 mai 2009. Besançon: Presses Universitaires de Franche-Comté; 2010. p. 51–83.

28. Fitzpatrick AP. Les pratiques funéraires de l'âge du Fer tardif dans le Sud de l'Angleterre. In: Barral P, Dedet B, Delrieu F, Giraud P, Le Goff I, Marion S, editors. Gestes funéraires en Gaule au Second Age du Fer Actes du XXXIII colloque international de l'AFEAF; Caen, 20–24 mai 2009. Besançon: Presses Universitaires de Franche-Comté; 2010. p. 15–30.

29. Goudineau C. Le mythe gaulois. In: Demoule J-P, Stiegler B, editors. L'avenir du passé: modernité de l'archéologie. La Découverte; 2008. p. 212–22.

30. Boessenkool S, Hanghøj K, Nistelberger HM, Der Sarkissian C, Gondek A, Orlando L, et al. Combining bleach and mild pre-digestion improves ancient DNA recovery from bones. Mol Ecol Resour. 2017; 17 (4):742–51. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12623 PMID: 27790833

31. Rivollat M, Mendisco F, Pemonge MH, Safi A, Saint-Marc D, Brémond A, et al. When the waves of European neolithization met: First paleogenetic evidence from early farmers in the Southern Paris Basin. PLoS One. 2015; 10(4).

32. Anderson S, Barrell BG, de Bruijn MH, Coulson AR, Drouin J, Eperon IC, Nierlich DP, Roe BA, Sanger F, Schreier PH, Smith AJ, Staden R, Young IG. BAT, Bankier AT, Barrell BG, de Bruijn MHL, Coulson AR, et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. Vol. 290, Nature. 1981. p. 457–65.

33. Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM, Howell N. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. Nat Genet. 1999 Oct 1; 23 (2):147. https://doi.org/10.1038/13779 PMID: 10508508

34. van Oven M, Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. Hum Mutat. 2009; 30(2):386–94.

35. Beau A, Rivollat M, Réveillas H, Pemonge MH, Mendisco F, Thomas Y, et al. Multi-scale ancient DNA analyses confirm the western origin of Michelsberg farmers and document probable practices of human sacrifice. PLoS One. 2017; 12(7):1–16.

36. Dubut V, Chollet L, Murail P, Cartault F, Béraud-Colomb E, Serre M, et al. mtDNA polymorphisms in five French groups: importance of regional sampling. Eur J Hum Genet. 2004; 12(4):293–300. https://doi.org/10.1038/sj.ejhg.5201145 PMID: 14694359

37. Excoffier L, Lischer HEL. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Mol Ecol Resour. 2010; 10(3):564–7. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x PMID: 21565059

38. Lefort A, Rottier S. Opération de fouilles archéologiques sur l'estran d'Urville-Nacqueville. Rapport d'opération 2013: La nécropole de La Tène finale. 2013;

39. Knipper C, Mittnik A, Massy K, Kociumaka C, Kucukkalipci I, Maus M, et al. Female exogamy and gene pool diversification at the transition from the Final Neolithic to the Early Bronze Age in central Europe. Proc Natl Acad Sci. 2017 Sep 19; 114(38):10083–8. https://doi.org/10.1073/pnas.1706355114 PMID: 28874531

40. Haak W, Brandt G, Jong HN d, Meyer C, Ganslmeier R, Heyd V, et al. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. Proc Natl Acad Sci. 2008 Nov 25; 105(47):18226–31. https://doi.org/10.1073/pnas.0807592105 PMID: 19015520

41. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. Proc Natl Acad Sci U S A. 2011 Jun 14; 108 (24):9788–91. https://doi.org/10.1073/pnas.1100723108 PMID: 21628562

42. Lewuillon S. Affinités, parentés et territoires en Gaule indépendante: fragments d'anthropologie. Dialogues d'histoire ancienne. 1990; 16(1):283–358.

43. Needham S. Transforming Beaker Culture in North-West Europe; Processes of Fusion and Fission. Proc Prehist Soc. 2005; 71:171–217.

44. Noël J-Y. In terra incognita: le Campaniforme normand, synthèse préliminaire du mobilier céramique. Bull la Société Préhistorique Française. 2008; 105(3 "Les ensembles problématiques de la transition Néolithique-Bronze en France"):577–93.

45. Godard C. L'implantation des habitations circulaires en Bretagne et en Normandie à l'âge du Fer: un échange d'hommes et de savoirs. Vol. 30, Revue archéologique de l'Ouest. 2013. 165–186 p.

46. Milcent P-Y. Premier âge du Fer médio-atlantique et genèse multipolaire des cultures matérielles laténiennes. In: Vitali D, editor. Celtes et Gaulois, l'Archéologie face à l'Histoire 2: la Préhistoire des Celtes Actes de la table ronde de Bologne-Monterenzio, 28–29 mai 2005. Glux-en-Glenne: Bibracte, Centre archéologique européen; 2006. p. 81–105.

47. Brun P. Le complexe culturel atlantique: entre le cristal et la fumée. In: Jorge Susana Oliveira, editor. Existe uma Idade do Bronze Atlântico? Lisboa; 1998.

48. Quilliec B. L'épée atlantique: échanges et prestige au Bronze final. Université de Paris I Panthéon-Sorbonne; 2003.

49. Verger S. Les trois phases de la civilisation celtique. In: Buchsenschutz O, editor. L'Europe Celtique à l'âge du Fer (VIIIè—Ier siècles). Presses universitaires de France; 2015.

50. Richard C, Pennarun E, Kivisild T, Tambets K, Tolk H-V, Metspalu E, et al. An mtDNA perspective of French genetic variation. Ann Hum Biol. 2007; 34(February):68–79. PMID: 17536756

51. Karakachoff M, Duforet-Frebourg N, Simonet F, Le Scouarnec S, Pellen N, Lecointe S, et al. Fine-scale human genetic structure in Western France. Eur J Hum Genet. 2015; 23(6):831–6. https://doi.org/10.1038/ejhg.2014.175 PMID: 25182131

52. Lappalainen T, Laitinen V, Salmela E, Andersen P, Huoponen K, Savontaus ML, et al. Migration waves to the baltic sea region. Ann Hum Genet. 2008; 72(3):337–48.

53. Mittnik A, Wang C-C, Pfrengle S, Daubaras M, Zariņa G, Hallgren F, et al. The genetic prehistory of the Baltic Sea region. Nat Commun. 2018; 9(1):442. https://doi.org/10.1038/s41467-018-02825-9 PMID: 29382937

54. Bienvenue sur le projet QGIS! [Internet]. [cited 2018 Mar 8]. Available from: https://www.qgis.org/fr/site/index.html

Principaux résultats de l'étude

- Urville-Nacqueville (120-80 av J.-C. ; Manche) : une nécropole atypique pour la Normandie. Un grand ensemble funéraire composé d'au moins 64 inhumations, dont de nombreux immatures et 28 crémations organisées à l'intérieur et à l'extérieur d'un enclos.
- Des indices archéologiques d'échanges culturels avec la Grande-Bretagne (bâtiments circulaires, importation de lignite, inhumation d'adultes dans des positions ressemblant aux Durotriges).
- 45 individus analysés, 40 haplogroupes et 37 haplotypes mitochondriaux caractérisés.
- Diversité mitochondriale importante et absence de regroupements en lien avec les lignées maternelles. Résultats cohérents avec le système patrilocal et patrilinéaire, discuté dans les textes anciens.
- Un pool mitochondrial mettant en évidence l'héritage important des Steppes lié à l'expansion des groupes Campaniformes en Europe autour de 2500 BC.
- Des affinités génétiques maternelles avec des groupes de l'âge du Bronze en Grande-Bretagne et en Espagne qui soutiennent l'idée que les échanges culturels documentés archéologiquement le long de la côte Atlantique et de part et d'autre de la Manche s'accompagnent d'un flux de gène important, sur un temps long.
- Une continuité génétique maternelle entre les groupes de l'âge du bronze et de l'âge du fer qui plaiderait en faveur d'une transition culturelle liée à des changements économiques locaux progressifs plutôt qu'à un afflux massif des groupes allochtones.

Main study results

- Urville-Nacqueville (120-80 BC ; Manche) : an atypical necropolis for Normandy. A large necropolis grouping at least 64 burials, including many immatures and 28 cremations organized inside and outside an enclosure.
- Archaeological evidence of cultural exchanges with Great Britain (circular buildings, lignite imports, burial of adults in Durotrian-like positions).
- 45 individuals analyzed, 40 mtDNA haplogroups and 37 mtDNA haplotypes characterized.
- Significant mitochondrial diversity and absence of groupings related to maternal lines. Results consistent with the patrilocal and patrilineal system discussed in ancient texts.
- A mitochondrial pool highlighting the important heritage of the Steppes linked to the expansion of Bell Beaker groups in Europe around 2500 BC.
- Maternal genetic affinities with Bronze Age groups in Britain and Spain supporting the idea that archaeologically documented cultural exchanges along the Atlantic coast and on both sides of the Channel were accompanied by a significant gene flow.
- Maternal genetic continuity between the Bronze and Iron Age groups that would argue for a cultural transition linked to progressive local economic changes rather than a massive influx of allochtonous groups.

III. Croisement des données génétiques, archéothanatologiques et biologiques

Cette partie de la thèse fait l'objet d'un article en préparation avec Mélie LE ROY (LabExMed, MMSH-LAMPEA UMR 7269) et Ana ARZELIER (Doctorante Université de Bordeaux, UMR 5199-PACEA).

Les données biologiques utilisées ont été acquises par A. ARZELIER dans le cadre de son mémoire de recherche (M2 Biogéosciences) intitulé « Pratiques funéraires et caractérisation biologique du groupe inhumé à Urville-Nacqueville (IIe s. avant J.-C., Normandie) » réalisé sous la direction de S. ROTTIER (MCF, Université de Bordeaux) et de C. PARTIOT (Docteur en Anthropologie biologique) au sein du laboratoire PACEA (CNRS, Université de Bordeaux).

L'objectif de cette étude est de croiser, au travers d'un SIG, toutes les informations disponibles pour le site d'Urville-Nacqueville, afin d'identifier, si elle existe, une structuration de l'espace funéraire corrélée aux éléments archéologiques, ostéologiques et génétiques (lignées maternelles) et discuter, ainsi, de la structuration sociale de cette communauté. Si ce genre d'approche a déjà été réalisée, notamment pour une nécropole du Néolithique (Le Roy *et al.,* 2016), elle est inédite pour l'âge du Fer. Les résultats préliminaires présentés ici permettent d'esquisser le portrait de cette communauté et de discuter des cas particuliers observés.

III.1. Matériel & Méthodes

La structuration de l'espace funéraire a été abordée *via* plusieurs critères, comme l'identité biologique des individus (âge, sexe, pathologies…), les dispositifs sépulcraux (crémation, inhumation, espace de décomposition…) et la position des défunts. Ces critères ont été étudiés pour 46 individus (sélectionnés en fonction de l'état de conservation ainsi que des caractères observables), répartis sur l'ensemble de la nécropole et les données paléogénétiques sont disponibles pour 43 individus (Fischer *et al.,* 2019). Étant donné le nombre important d'individus ainsi que la variabilité de l'état de conservation des restes osseux, les individus ayant livré des données génétiques et ceux ayant fait l'objet d'une étude ostéologique ne correspondent pas forcément (fig. 39).

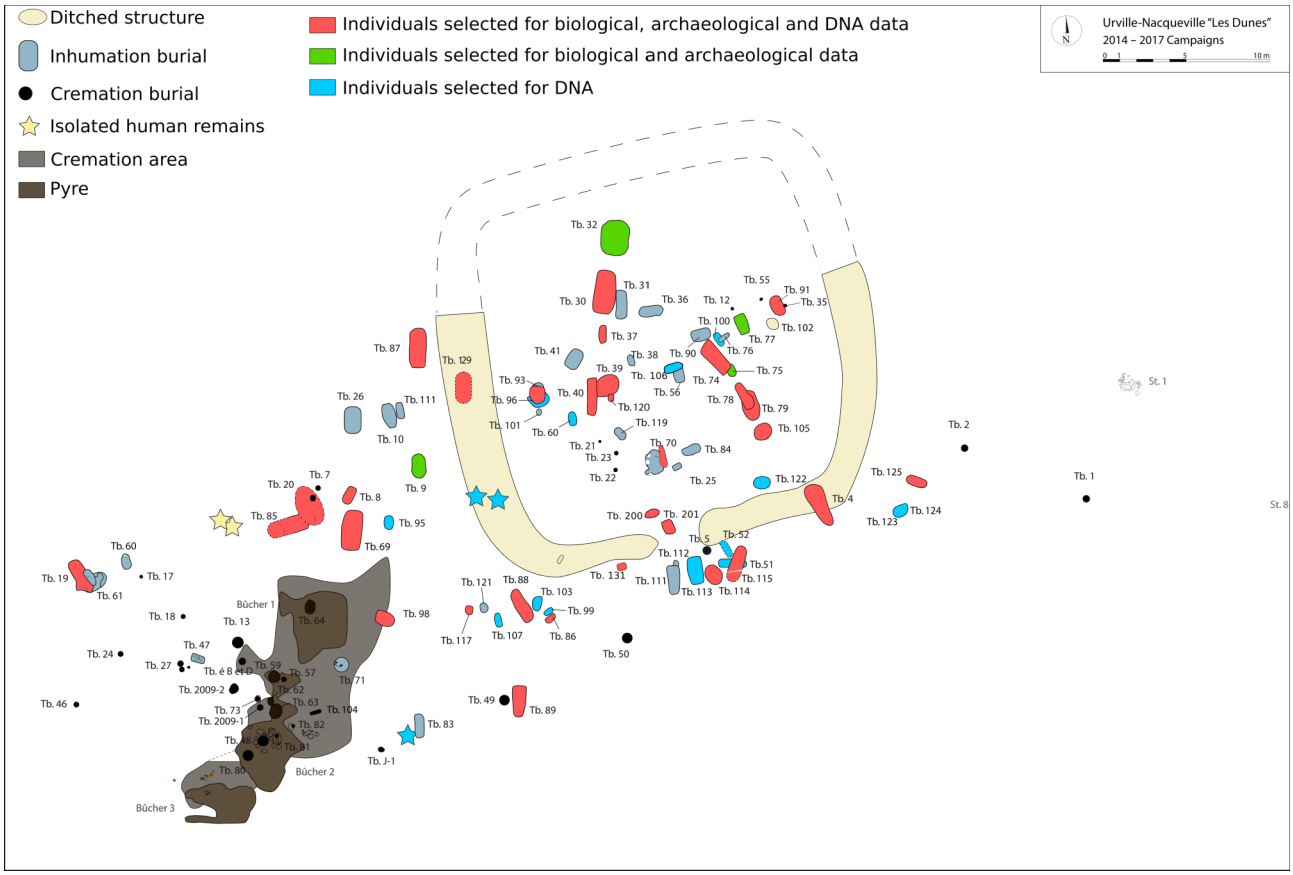


Figure 39: Répartition et sélection des individus ayant fait l'objet d'analyses biologiques, archéothanatologiques et/ou en ADN ancien

Le traitement SIG a été réalisé sous ArcGIS par M. Le Roy. Une première étape, nécessaire à la compréhension des données disponibles, est l'évaluation de leur distribution (*i.e.* localisation, direction et surface), qui peut être évaluée grâce aux **ellipses standard de déviation**, qui incluent 60 % des éléments d'un même caractère. La deuxième étape est la recherche de **concentrations** qui correspondent à des **agrégats significatifs au sein d'une distribution spatiale**. Ces différentes étapes permettent de décrire l'organisation spatiale de la nécropole en identifiant des patterns en fonction des données biologiques, archéologiques et génétiques.

III.2. Résultats et discussions de l'analyse SIG

a. Les données paléogénétiques

Les données obtenues pour 43 des individus ont mis en évidence une structuration de l'espace funéraire en lien avec les données maternelles.

Plusieurs résultats, qui ont déjà fait l'objet d'une publication (Fischer *et al.,* 2019), peuvent être mis en avant :

- la diversité mitochondriale est plus importante à l'extérieur de l'enclos ;
- les individus inhumés à l'intérieur de l'enclos partagent des affinités génétiques plus marquées avec les groupes situés le long de la côte Atlantique et de la Manche (notamment ceux de l'âge du Bronze en Grande-Bretagne et du Campaniforme d'Espagne) ;
- les lignées maternelles J et T sont *a priori* exclues de l'enclos (fig.40) ;
- les individus partageant une même lignée mitochondriale particulière (correspondant à ce que nous avons défini comme étant des haplotypes informatifs) sont inhumés à proximité les uns des autres. C'est notamment le cas d'individus à l'intérieur de l'enclos (fig. 40), comme par exemple les individus TB 96 et TB 40-2 qui partagent la lignée H2a2b_16235-16291 (en mauve, fig. 40) ou encore les individus 105-A et 105-B, porteurs de la lignée H1_16213 (en bleu ciel, fig. 40).

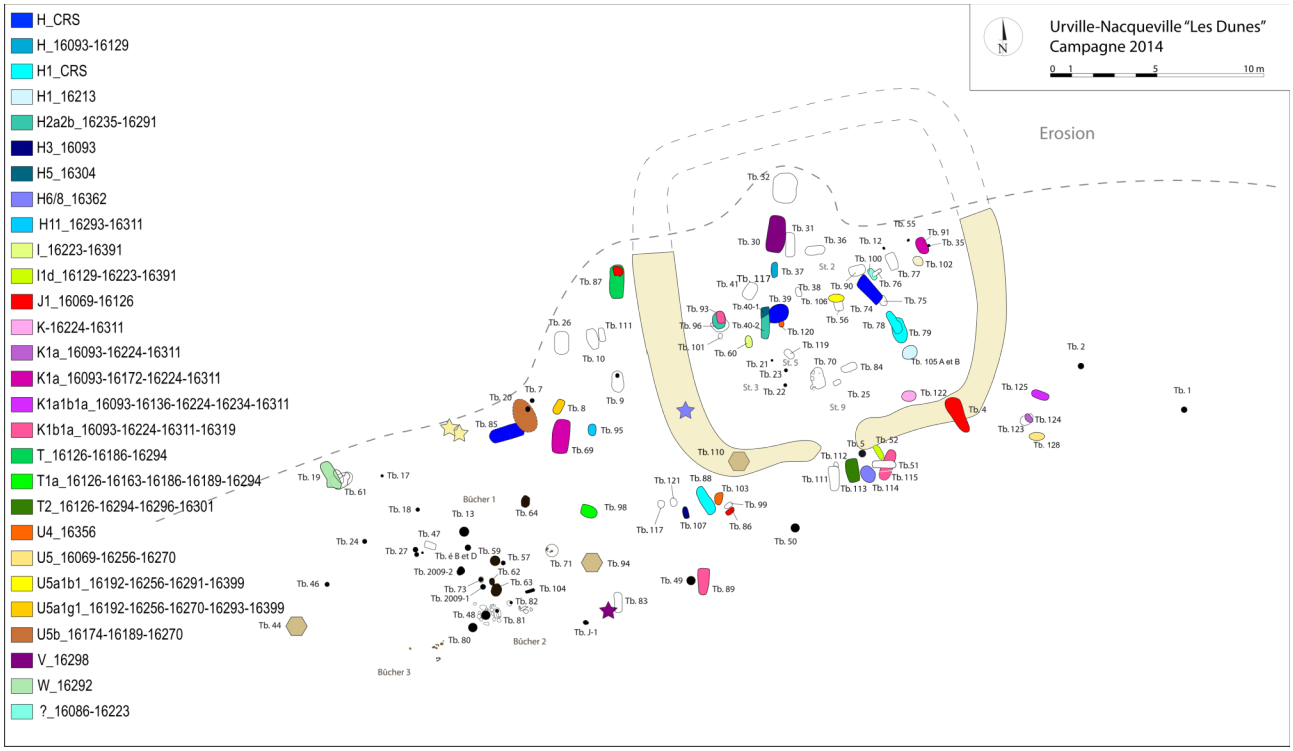


Figure 40: Répartition des lignées mitochondriales (ADN mitochondrial) au sein de la nécropole

b. Le traitement SIG

Le traitement spatial des données a permis de mettre en avant les résultats suivants :

- **Concentration et distribution en fonction du traitement funéraire :**

L'analyse SIG réalisée a permis de confirmer (statistiquement) l'organisation de l'espace funéraire en fonction du type de traitement. Les aires de distribution montrent que les crémations sont majoritairement présentes au sud-ouest de la nécropole alors que l'aire de distribution des inhumations est plus centrée sur l'enclos (fig. 41). Par ailleurs, nous observons aussi plusieurs regroupements significatifs : 1 regroupement de crémations, au sud-ouest de la nécropole près du bûcher et 3 regroupements d'inhumations (2 au sud de la nécropole et 1 à l'intérieur de l'enclos ; fig. 41).

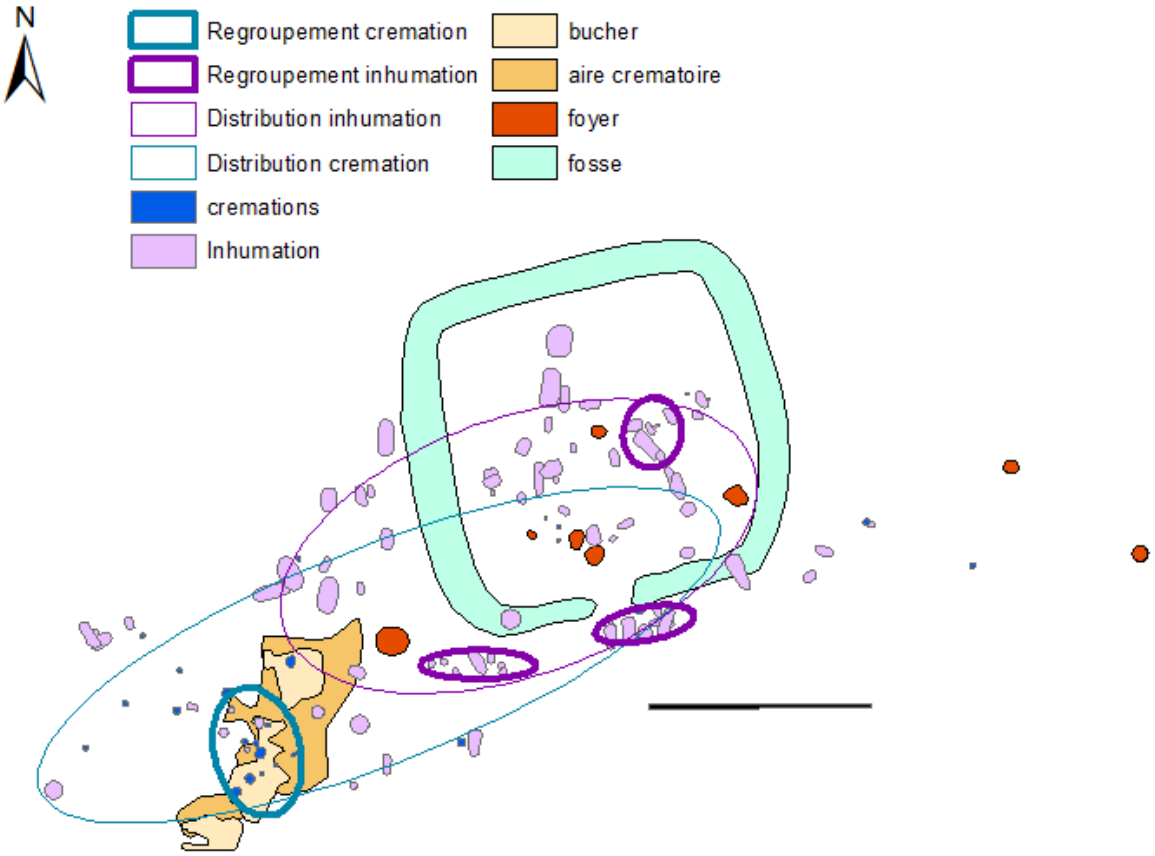


Figure 41: Distribution et regroupement significatifs des crémations et des inhumations du site d'Urville-Nacqueville (figure M. Le Roy)

- **Concentration et distribution des individus en fonction du sexe :**

Étant donné la composition du groupe d'Urville-Nacqueville (une grande majorité des individus inhumés sont immatures), observer une répartition des individus en fonction de leur sexe est compliqué. À ce jour, seule une méthode publiée récemment permet de déterminer le sexe ostéologique des immatures à partir de la cochlée (organe situé au niveau de l'oreille interne, partie pétreuse de l'os temporal ; Braga *et al.,* 2019). Les données paléogénétiques ont permis de

déterminer un sexe masculin pour 16 individus immatures, l'absence de données pour le chromosome Y ne permettant pas de conclure quant au sexe de l'individu. Seules 2 femmes ont pu être identifiées (sur des critères ostéologiques), ce qui ne nous permet pas de discuter de leur distribution. Pour les hommes, même si les résultats sont à considérer avec prudence vu l'effectif, une distribution particulière est observée pour 5 d'entre eux. Ces cinq individus, situés au sud-est de l'enclos (TB 4, TB 74, TB 78, TB 105-A et 105-B), sont tous biologiquement immatures et semblent former un alignement orienté nord/ouest-sud/est. Par ailleurs, notons que ces individus sont tous à l'intérieur de l'enclos ou bien recoupent l'enclos (TB 4). Aucun geste funéraire ne semble spécifique à ce groupe.

- **Concentration et distribution des individus en fonction de l'âge :**

La reprise des données biologiques par A. Arzelier a permis d'affiner les estimations d'âge pour un grand nombre d'individus (tableau 6). Les analyses SIG ont mis en évidence 2 regroupements en lien avec l'âge. Le premier regroupement, observé à l'entrée de l'enclos, est composé de 4 individus (TB 70-B ; TB 131, TB 200, TB 201) dont 3 sont décédés autour du terme (autour de 44 semaines d'aménorrhées ; s.a.) et 1 autour de 6 à 7 semaines post-partum. Le second regroupement observé est composé de 6 individus (TB 75, TB 76, TB 77, TB 90, TB 91 et TB 106) localisés à l'est de l'enclos, tous âgés de moins de 44 s.a. et formant un alignement orienté est-ouest. Une répartition particulière des individus âgés de 15 à 19 ans est aussi observée. Cependant, cette répartition centrée sur l'enclos est à considérer avec précaution puisqu'elle concerne uniquement 3 individus (TB 4, TB 39 et TB 74 ; tableau 6).

Tableau 6: Répartition des individus d'Urville-Nacqueville en fonction de l'âge et de leur localisation par rapport à l'enclos

Classes d'âge	Nb ind. Extérieur enclos	Nb ind. Intérieur enclos	Nb ind. Recoupe enclos
[0]	26	24	
[1-4]	11	3	
[5-9]	3	3	
[10-14]	2	1	
[15-19]	4	2	1
> 20	23	2	1

- **Concentration et distribution en fonction du dispositif funéraire :**

Plusieurs concentrations ont été observées en fonction du dispositif funéraire considéré. La première concentration concerne des sépultures situées à l'entrée de l'enclos (TB 70-A, TB 200 et TB 201). Ces 3 individus immatures ont la particularité de présenter des traces de bois (planche) et de fibres végétales non tressées au sein de leur sépulture.

Le deuxième regroupement est orienté selon un axe nord/ouest-sud/est et concerne 4 individus immatures (TB 75, TB 77, TB 78 et TB 90) au centre de l'enclos. Outre la présence de fibres végétales non tréssées, ils présentent la particularité d'avoir la tête positionnée sur le côté.

Enfin, trois concentrations sont liées à la présence d'un paillage (qui peut être associé à une couverture). Ces trois concentrations sont observées à l'intérieur de l'enclos : une à l'ouest (comprenant 3 individus qui recoupent l'enclos (TB 87-A et 87-B, TB 129) âgés de 0 à plus de 20 ans), une à l'est (5 individus immatures âgés de moins de 44 s.a. ; TB 75, TB 77, TB 90, TB 91 et TB 106) et une à l'entrée (5 individus âgés de 0 à 4 ans ; TB 114, TB 115, TB 131, TB 200 et TB 201).

- **Concentration et distribution en fonction de la position du défunt :**

Les positions des individus ont permis de mettre en évidence plusieurs regroupements. Un regroupement est observé en lien avec la position de la tête, 3 concernent la position en décubitus dorsal, et 2 regroupements concernent la position des membres supérieurs ou inférieurs.

La position « tête sur le côté » a permis d'identifier un regroupement de 8 individus inhumés dans la partie est de l'enclos. Parmi ces 8 individus, 2 sont des hommes et aucune sélection en fonction de l'âge au décès n'a pu être mise en évidence.

La position sur le dos a permis d'identifier 3 regroupements. Le premier est localisé à l'extérieur de l'enclos et concerne 6 individus âgés de 0 à plus de 20 ans. Un autre point commun à ces individus est la position de leurs membres inférieurs qui sont en flexion. Le deuxième, localisé à l'entrée de l'enclos, comprend 4 individus âgés de 0 à 4 ans. Outre la position sur le dos, ces individus sont rapprochés par plusieurs éléments comme la présence de fibres végétales et d'un paillage ou encore la tête positionnée sur le côté. Enfin, le dernier de ces regroupements est localisé au sud-est de l'enclos et comprend 5 individus, dont 3 hommes. Toutes les classes d'âge sont représentées. Les 5 individus ont été inhumés avec la tête sur le côté et aucun n'a été déposé dans un contenant ou avec de la faune ou du métal. Par ailleurs, il est intéressant de noter que parmi ces 5 individus, 2 haplotypes différents sont chacun partagés par 2 individus : les individus 78 et 79 sont porteurs de la lignée H1_CRS et les individus 105-A et 105-B sont porteurs de la lignée H1_16213 (fig. 40).

Enfin, la position des membres a permis d'identifier 2 regroupements. Le premier est localisé à l'entrée de l'enclos et est composé de 3 individus. Ces 3 immatures ont été déposés sur un paillage, sur le dos, la tête sur le côté et les membres supérieurs en extension. Le second est localisé dans la partie est de l'enclos et concerne 6 individus dont les membres inférieurs sont en flexion.

- **Synthèse**

Les différentes analyses réalisées ont permis, même si elles méritent d'être approfondies, de dégager quelques résultats principaux concernant principalement l'enclos :

- les sépultures présentant des aménagements en bois sont uniquement identifiées à l'intérieur de l'enclos ;
- les individus inhumés en position latérale droite et les membres supérieurs en extension sont strictement conscrits à l'enclos ;
- il semble y avoir une organisation interne à l'enclos qui se manifeste par plusieurs regroupements de plusieurs individus. Deux regroupements sont observés : 1 à l'entrée de l'enclos et 1 dans sa partie est. Ces deux regroupements présentent des particularités différentes liées à l'âge, à la position du corps ou encore au dispositif funéraire.

c. Confrontation des données paléogénétiques et du traitement SIG

Les résultats obtenus par l'approche paléogénétique et SIG mettent en évidence la particularité de l'enclos au sein de cette nécropole. Les données suggèrent que **cet enclos constitue un secteur funéraire qui accueille un groupe particulier de défunts (avec une diversité maternelle plus faible à l'intérieur de l'enclos qu'à l'extérieur)**. Cette observation est renforcée par l'exclusion des lignées maternelles J1 et T. Une hypothèse envisageable est que l'enclos est **dédié à un groupe spécifique de la communauté, caractérisé par une plus faible diversité génétique, des dispositifs funéraires particuliers (présence de bois) ou encore une position particulière au sein de la tombe**. Cette hypothèse fait écho à celles proposées par les archéologues. En effet, dans certaines nécropoles de la fin de l'âge du Fer, la présence d'un enclos a été attribuée à **l'appropriation du territoire par une famille dominante**, qui rassemblait ses défunts dans un espace funéraire dédié. La structuration de l'espace funéraire refléterait alors la hiérarchie sociale des membres de la communauté (Lambot, 2000 ; Verger, 2009). Dans le cas particulier de la nécropole d'UN, l'enclos peut donc avoir reçu les membres d'une famille dominante, caractérisée, entre autre, par une diversité génétique plus faible que le reste de la

communauté (liée à son effectif et/ou à de l'endogamie). Si le partage d'une même lignée maternelle par certains individus répartis à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos peut sembler contre-intuitif avec l'hypothèse d'un espace funéraire organisé en fonction de liens « familiaux », il faut prendre en considération que ces groupes gaulois sont décrits comme des groupes patrilinéaires (Lewuillon, 1990). Nos résultats (à savoir une forte diversité mitochondriale et une faible diversité des lignées paternelles) semblent en accord avec ce qui est attendu pour des sociétés patrilinéaires. Ainsi, la structuration de l'espace funéraire, notamment les regroupements observés via le traitement SIG, pourrait s'expliquer par l'ascendance paternelle. Cette hypothèse mérite d'être dévelopée en *(i)* augmentant les données (notamment pour le chromosome Y) et *(ii)* en étudiant les liens de parenté mais, à l'heure actuelle, en l'absence d'une méthode de capture disponible, ce type d'étude ne peut être réalisée à l'échelle d'un site aussi important que celui d'UN.

Une autre hypothèse concernant la constitution des groupes ayant accès aux différents secteurs de la nécropole peut s'expliquer par **une évolution chronologique**. En effet, certains arguments archéologiques, comme par exemple la localisation des individus TB 4 et TB 8, qui recoupent le fossé de l'enclos, peuvent indiquer que l'enclos a été utilisé avant le reste de la nécropole. L'enclos et les individus qui y sont enterrés seraient alors plus anciens que les individus trouvés à l'extérieur. **Dans le cas de cette hypothèse, le groupe funéraire le plus ancien serait celui inhumé au sein de l'enclos et il pourrait correspondre à un groupe 'fondateur' plus petit (avec une diversité plus faible), qui pourrait être à l'origine de la communauté plus grande se trouvant à l'extérieur ou avoir été remplacé par un groupe plus récent.** Néanmoins, la succession chronologique de ces deux groupes génétiquement différenciés n'a pu se produire que sur un temps très court correspondant au temps d'utilisation de cette nécropole (une centaine d'années, soit environ 3 à 4 générations), que l'absence de mobilier, notamment céramique, dans les tombes ne permet pas d'appréhender.

Si aucune des deux hypothèses ne peut être vérifiée en l'état actuel des connaissances, certaines conclusions peuvent toutefois être mises en avant grâce à cette étude. Il semble qu'il y ait, à Urville-Nacqueville, **une corrélation entre la structuration génétique de la communauté et la structuration de l'espace et des gestes funéraires**. Ainsi, l'enclos semble bien réservé à une certaine partie de la population, ce qui se traduit biologiquement par une diversité génétique maternelle moins importante. Archéologiquement, cela se traduit par plusieurs regroupements de tombes ainsi que par la présence d'aménagement en bois et une position du corps spécifique à cet enclos.

III.3. Les cas particuliers : des corps sans tête et des têtes sans corps

Parmi les premières questions envisagées sur la nécropole, nous avions ciblé l'appariement de certains vestiges et la possible attribution de mandibules avec les corps acéphales. En effet, sur le site, certains squelettes ont été retrouvés sans tête, c'est notamment le cas des individus 87-A et 20. On retrouve aussi des mandibules isolées, à savoir la 108-1 et la 83-bis, ainsi qu'un os coxal (108-2).

a. La mandibule 108- et l'os coxal 108-2

Ces deux restes erratiques ont été retrouvés en surface du remplissage du fossé, à environ 1 m l'un de l'autre (fig. 39). Ces ossements correspondent respectivement à une mandibule adulte et à un coxal adulte. Les analyses réalisées sur ces deux restes nous ont permis de déterminer qu'ils partagent le même haplogroupe H6/8 et la même séquence HVR-1 (16362). Cette lignée maternelle H_16362 fait partie de ce que nous avons défini comme les haplotypes informatifs. À UN, cette lignée est partagée par les deux restes 108 ainsi que par un individu immature (TB 114). Par ailleurs, les altitudes relevées pour ces deux restes « 108 » sont identiques. Compte tenu de l'estimation de l'âge, de la documentation de terrain et des données mitochondriales obtenues, nous considérons que ces deux vestiges appartenaient vraisemblablement à un seul individu.

b. Les sépultures 40-1 et 40-2

Dans ce cas très particulier, la sépulture 39 (qui correspond à un adulte de 20-25 ans) est recoupée par la sépulture 40 qui contient le corps d'un adolescent (40-2) ainsi qu'un crâne et une mandibule (40-1 ; fig. 42).

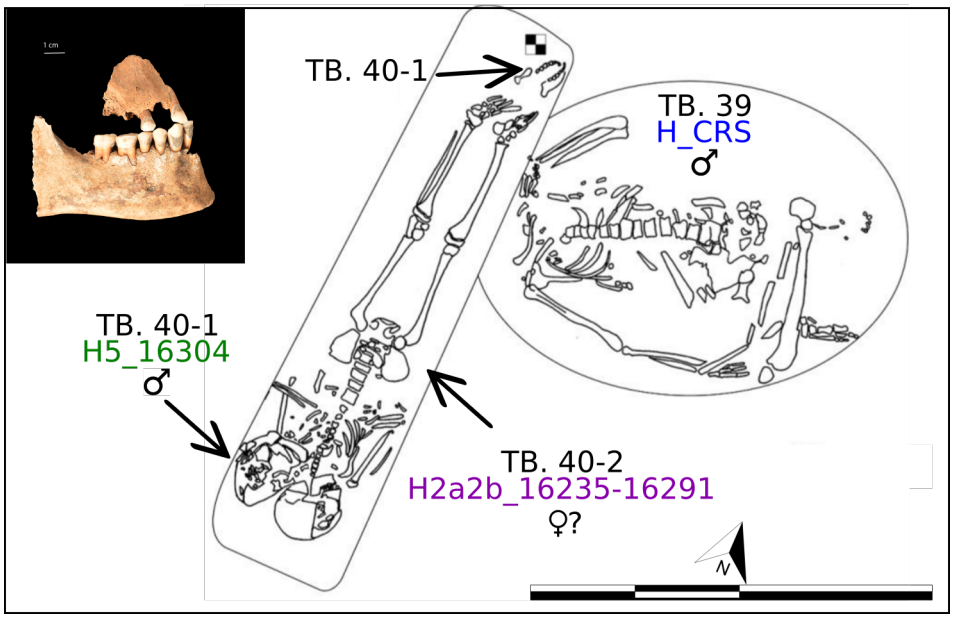


Figure 42: Sépultures 39 et 40 : correspondance entre le maxillaire et la mandibule 40-1 sur la base de l'usure dentaire occlusale, données ADN mitochondrial et sexe génétique (Photo : C.-E. Fischer, DAO : A. Lefort)

Les analyses biologiques, notamment l'usure dentaire, nous ont permis d'attester que les restes crâniens et mandibulaires 40-1 appartiennent à un seul individu (fig. 43). L'hypothèse la plus parcimonieuse pour expliquer ce cas est que l'implantation de la sépulture 39 a perturbé la sépulture 40 et que le crâne de l'individu 40 a été déposé dans la sépulture 39 suite à cette perturbation. Cependant, les analyses génétiques réalisées ne permettent pas de valider cette hypothèse (tableau 7). En effet, concernant les lignées maternelles, l'individu 40-2 est porteur de l'haplotype H2a2b_16235-16291, la mandibule de l'individu 40-1 est H5_16304 et enfin, le corps correspondant à l'échantillon 39 est H_CRS. **Les restes identifiés au sein de ces 2 sépultures appartiennent donc à 3 individus différents et l'hypothèse de perturbation de la sépulture n'explique pas la situation**. Ces résultats sur les lignées maternelles ne permettent pas d'expliquer le lien entre les individus 39 et 40-1 ni entre les individus 39 et 40-2 ou même 40-1 et 40-2. Pourquoi ces sépultures sont-elles aussi proches ? Pourquoi réunir au sein d'une même sépulture les individus 40-1 et 40-2 ? Les données génomiques (issues des shotgun réalisés, *Annexe Partie 3 – Chapitre 3*) ont permis de mettre en évidence que les individus 39 et 40-1, représentés respectivement par un corps ainsi que par un crâne et une mandibule, sont masculins alors que le 40-2 est potentiellement féminin. Des analyses paléogénomiques, et plus particulièrement l'analyse des liens de parentés, pourraient permettre d'apporter de nouveaux éléments de discussion. Ces analyses ont été testées dans le cadre de cette thèse, mais le faible taux d'ADN endogène pour ces individus ne nous permet pas de conclure.

Tableau 7: Données biologiques disponibles pour les individus 39, 40-1 et 40-2

Individu	Âge	Sexe ostéologique	ADN mitochondrial	Nb reads humains	% ADN endogène	Sexe génétique (Skoglund, 2013)
39	15-20 ans	nd	H_CRS	965	0,095	XY (0,18-0,5)
40-1	Adulte	nd	H5_16304	6179	0,098	XY (0,28-0,41)
40-2	10-12 ans	nd	H2a2b_16235-16291	145	0,983	XX (0-0)

c. Les sépultures 87-A et 87-B

Il s'agit d'un autre cas particulier : l'inhumation d'une jeune femme (87-A), âgée de 16 à 20 ans, dont la tête a été récupérée, ainsi que d'un immature (87-B) âgé entre 0,5 et 2 mois (fig. 45 ; tableau 8). Ce dernier a été déposé au-dessus de l'individu 87-A, là où aurait dû se trouver le crâne. Ce dépôt au-dessus de l'individu A semble par ailleurs intentionnel car les limites de la fosse de l'individu B suivent celles de la fosse de l'individu A. Un autre élément particulier que l'on peut mettre en avant est la présence d'un bracelet en alliage cuivreux pour l'individu 87-A.

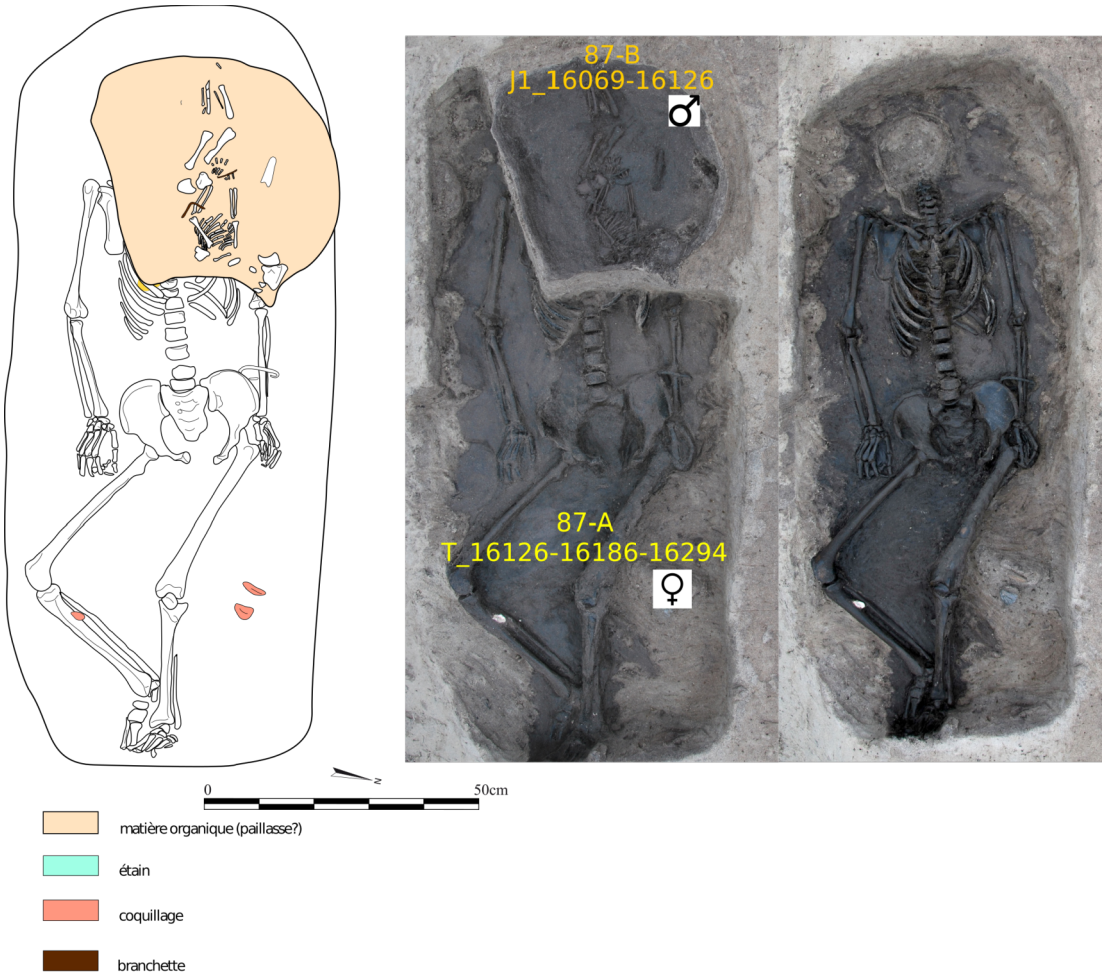


Figure 43: Sépulture 87 : 87-A : jeune femme et 87-B : immature (Photos : S. Rottier, DAO : C.-E. Fischer)

Les données mitochondriales (SNPs et séquence HVR-1) obtenues sur les 2 individus permettent d'**exclure un lien maternel entre la jeune femme et l'enfant pourtant regroupés** (tableau 8). En effet, la jeune femme est porteuse de l'haplogroupe T, tandis que l'immature est porteur de l'haplogroupe J1.

Tableau 8: Données biologiques disponibles pour les individus 87-A et 87-B

Individu	Âge	Sexe ostéologique	ADN mitochondrial	Nb reads humains	% ADN endogène	Sexe génétique (Skoglund, 2013)
87-A	16-20 ans	F	T_16126-16186-16294	555	0,260	nd
87-B	0,5-2,5 mois	nd	J1_16069-16126	2509	0,388	XY (0,025-0,14)

d. La sépulture 20

Il s'agit d'une sépulture qualifiée de « complexe ». En effet, cette sépulture a livré les restes d'une jeune femme, à l'exception de la tête, âgée de 18 à 20 ans, ainsi que deux urnes cinéraires. La jeune femme a été inhumée avec deux bracelets en alliage cuivreux. Les données obtenues pour cet individu ont permis d'établir sa lignée maternelle : U5b1b_16174-16189-16270-16311. À notre connaissance, cette lignée est unique et n'a pas encore été identifiée dans d'autres groupes anciens en Europe.

e. La mandibule 83-bis

Cette mandibule adulte a été retrouvée à proximité de la sépulture 83. Les données paléogénétiques obtenues ont permis de déterminer la lignée maternelle V_16298. Cette lignée maternelle n'est observée chez aucun des individus sans tête du site. Cependant, elle est partagée avec l'individu 30, inhumé au sein de l'enclos (fig. 40).

f. Synthèse & discussions

Une première hypothèse concernant les restes mandibulaires épars sur le terrain était qu'ils appartenaient aux individus dont le crâne était absent. Cependant, les analyses nous ont amené à formuler d'autres hypothèses à propos des individus dont le crâne est manquant : est-il possible que ce traitement soit réservé à une catégorie particulière d'individus ? Et peut-on distinguer cette catégorie du point de vue des lignées génétiques ? E**n Gaule, deux traditions donnent lieu à des corps sans tête et des têtes sans corps**. Les premières découvertes (à la fois iconographiques et ostéologiques) attestant de ces pratiques ont eu lieu dans le sud de la Gaule. Il y a tout d'abord la mise au jour, au XIXe, de bas relief à Entremont (Bouches-du-Rhône) puis la découverte de vestiges crâniens, au début du XXe, à Roquepertuse (Bouches-du-Rhône) (Rousseau, 2012). La fouille de Roquepertuse, dirigée par H. de Gérin-Ricard, a abouti à une interprétation de ce site comme un **lieu d'exposition de trophées guerriers**, interprétation s'appuyant sur les textes antiques transmettant le témoignage historique de Poséidonios d'Apamée (Rousseau, 2012). Il a cependant fallu attendre les années 1980 pour que la recherche sur les croyances gauloises prenne un nouvel élan, avec la fouille de Gournay-sur-Aronde (Oise) interprété comme un **lieu cultuel**. Ce site présente quatre-vingt restes humains, composés d'os longs et d'éléments vertébraux qui ont livré des traces relatives à un détachement volontaire du crâne, associés à une panoplie guerrière (Rousseau, 2012). La fouille de Ribemont-sur-Ancre (Somme) dans les années 80 a aussi livré de nombreux corps sans tête, présentant de nombreuses traces de coups et blessures, associés à des armes, confirmant ainsi la nature guerrière du lieu (Rousseau, 2012). Ces données archéologiques,

couplées aux données historiques, renseignent sur un rite guerrier dans lequel le crâne serait vu comme un trophée (Brunaux, 2012). **Néanmoins, les corps sans tête et les têtes sans corps se retrouvent aussi en contexte domestique** (par exemple à Montmartin) **ou funéraire** (Rousseau, 2012). **Pour les sites funéraires, deux cas sont mis en avant : le dépôt d'un corps déjà acéphale et la reprise intentionnelle du crâne**. Le premier cas est supposé pour la sépulture 38 de l'ensemble funéraire des Rouliers (Ardennes), cependant, la mauvaise conservation des os ne permet pas de documenter les modalités de séparation du crâne avec le reste du corps. Il est semble-t-il attesté pour la sépulture double de Bucy-le-Long « le Fond du Petit Marais » (Aisne) même si, une fois encore, les modalités de séparation ne sont pas documentées (Rousseau, 2012). Le deuxième cas est avéré, notamment à Val-de-Vesles (Marne), pour la tombe 155 qui présente un sujet féminin accompagné de nombreux dépôts funéraires. La disparition des crânes, notamment dans les tombes féminines, a souvent été avancée comme la conséquence de la récupération d'objets de valeur (torque), or, le cas 155, à Val-de-Vesles, infirme cette hypothèse car le torque est retrouvé en position « anatomique », confirmant ainsi que seul le crâne était recherché (Rousseau, 2012). Plus récemment, la fouille de la nécropole de la Croix-Blandin (Marne), a permis de révéler deux nouveaux cas de manipulation et/ou de reprise intentionnelle du crâne (Seguin, no date).

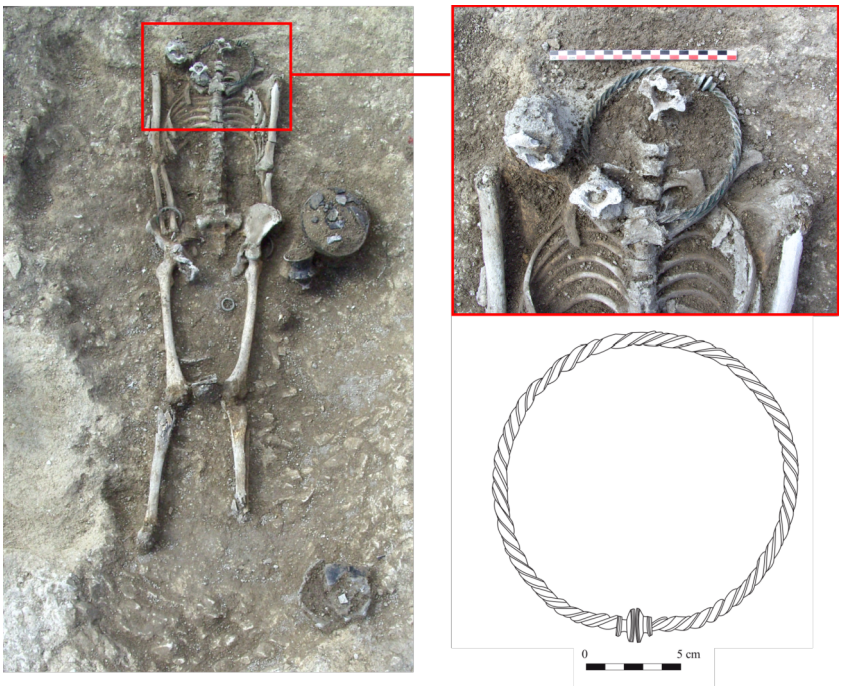


Figure 44: Sépulture 16 de la Croix-Blandin (Photos et DAO : G. Seguin)

Le premier cas est la sépulture 16 (fig. 44) qui a livré les restes d'une femme âgée de plus de 20 ans dont le crâne ainsi que la mandibule et les vertèbres cervicales 1,3 et 4 sont manquantes. L'axis a été fracturé et les vertèbres cervicales 2, 5 et 6 ont été remaniées et se retrouvent près du torque en bronze. Le second cas est la sépulture 33. Il s'agit d'une jeune femme âgée d'environ 20 ans, inhumée avec un périnatal. De nombreux dépôts funéraires ont été retrouvés, comme des restes de cochons et des vases. Dans le cas de cette sépulture, il semblerait que le crâne et la mandibule

aient été repositionnés dans la tombe après décomposition du cadavre. En effet, les vertèbres cervicales 2 à 7 sont manquantes (Seguin, no date). Un cas de corps sans tête est aussi avéré pour la nécropole de Gurgy 'Les Noisats' (sépulture 32). Cette sépulture correspond à un individu adulte, inhumé avec un bracelet en alliage cuivreux. Les données ostéologiques et génétiques obtenues pour cet individu permettent de lui attribuer un sexe masculin, ce qui diffère des cas présentés jusqu'à présent.

L'hypothèse de la **récupération des crânes en tant que reliques** a déjà été envisagée (Rousseau, 2012). Il semble que le cas de la sépulture 87-A d'Urville-Nacqueville puisse entrer dans ce schéma. En effet, la récupération du crâne après décomposition est évidente puisque l'empreinte du crâne est encore visible à la fouille (fig. 43). Un autre cas est envisageable pour Urville-Nacqueville. Il s'agit de la sépulture 20-1, une jeune femme de [20-25] ans inhumée selon un schéma comparable à celui observé pour la 87-A. Il est intéressant de constater que ces deux jeunes femmes sont parmi les seuls individus inhumées avec du mobilier (présence de bracelets ou d'anneaux en alliage cuivreux) et qu'elles sont incluses dans des sépultures « complexes ». En effet, pour l'individu 87-A, un immature (87-B) a été déposé à l'endroit où la tête aurait dû se trouver et pour l'individu 20-1, deux urnes cinéraires contenant chacune les restes de deux jeunes âgés de [14-18] ans ont été trouvées à proximité (Lefort and Rottier, 2013). De plus, il s'agit des deux seules femmes identifiées jusqu'à présent sur ce site. Le cas de la sépulture 39 semble différent. En effet, il s'agit d'un homme alors que, jusqu'à présent, la plupart des cas auxquels nous avons été confrontés sont féminins. Il n'est pas inenvisageable d'émettre l'hypothèse que, dans ce cas particulier, la reprise du crâne n'ait été qu'en lien avec l'implantation de la sépulture 40-2. Le dépôt du crâne 40-1 au sein de la sépulture 40-2 pourrait être intentionnel et cette pratique, consistant au dépôt d'un crâne au sein d'une sépulture, est par ailleurs attestée pour l'âge du Fer avec des exemples au Mont-Troté (Rousseau, 2012) et à Gurgy (sépultures 13, 16 et 23 ; Rottier, inédit).

Le corpus d'individus acéphales en contexte funéraire étant limité, nous ne pouvons conclure quant à la signification de cette pratique mais nous pouvons déjà noter qu'il s'agit préférentiellement de femmes, alors que dans le cas de crânes trophées, lié aux coutumes guerrières, il s'agit majoritairement d'hommes (Brunaux, 2012 ; Rousseau, 2012). Pour les cas d'Urville-Nacqueville, de Val-de-Vesles ainsi que de la Croix-Blandin, on peut se demander quelle était la place de ces jeunes femmes au sein de la société pour qu'elles soient concernées par ce traitement particulier. Certains auteurs envisagent que cette **pratique** soit **liée à des offrandes** (Arcelin and Brunaux, 2003). En l'état actuel des données, nous ne pouvons répondre à cette question.

Cependant, une question demeure : le lieu de dépôt des crânes. Pour les sites cultuels tels que Gournay-sur-Aronde ou Entremont, ils étaient vraisemblablement exposés à la vue de tous. Cependant, la présence de restes exclusivement céphaliques, comme à la Liquière (Gard), permet d'envisager que les crânes étaient aussi exposés au sein des espaces privés. Ainsi il est envisageable de penser que certains crânes, retrouvés dans les habitats, soient des reliquats d'anciens trophées ou des reliques familiales. L'idée que les éléments céphaliques épars dans les contextes domestiques soient ceux constatés manquants dans les tombes ou les sanctuaires a été suggérée par P. Méniel, P. Barral, G. Depierre ou encore L. Baray (Rousseau, 2012). Cette hypothèse, qui pour E. Rousseau est impossible à vérifier, pourrait être discutée à partir d'analyses génétiques. En effet, même si ces analyses n'apportent pas toujours de réponses claires quant à l'appariement de restes, elles peuvent toutefois permettre d'exclure l'appariement de certains. Les données obtenues sur UN montrent que les mandibules retrouvées (mandibule 108-1 et 83-bis) ne peuvent être appariées avec des individus acéphales (sépultures 20, 40-1 et 87-A). Il semble alors évident qu'il existe d'autres crânes isolés et d'autres corps sans tête sur le site ou en lien avec ce site. Cependant, partant de l'hypothèse qu'une partie au moins des individus inhumés sont originaires du Sud de l'Angleterre, le retour du crâne dans la famille d'origine ne peut être exclu et le pendant, qui voudrait que certains crânes pourraient ne pas correspondre à un corps car le corps pourrait se trouver outre-Manche serait également envisageable. La reprise des fouilles, ainsi que leur extension, dans le but notamment de repérer un site d'habitat qui pourrait contenir des vestiges humains permettrait de documenter les hypothèses présentées. Nous pouvons cependant admettre que cette pratique concerne des individus particuliers bien que leur identité sociale ne puisse encore être définie. Le projet ERC, porté par I. Armit, COMMIOS : Communities and Connectivities : Iron Age Britons and Their Continental Neighbours, apportera certainement de nouveaux éléments clefs permettant d'affiner nos connaissances des échanges transmanches et d'identifier des sites d'intérêts majeurs pour ces questions.

Principaux résultats

- Urville-Nacqueville (120-80 av J.-C. ; Manche) : une nécropole atypique, avec un enclos permettant de structurer l'espace funéraire.
- Cet enclos est-il réservé à une partie de la population ? Et si oui, quels sont les critères d'accès à cet enclos ?
- Analyse croisée des données biologiques, funéraires et génétiques au travers d'un SIG.
- Les résultats mettent en évidence une structuration biologique (ADN mitochondrial, âge au décès) en lien avec cet enclos ainsi que des gestes funéraires spécifiques à cet espace (présence de bois…).
- Une structuration de l'espace semble aussi se dégager au sein de cet enclos, avec plusieurs regroupements significatifs d'individus (au niveau de l'entrée de l'enclos ainsi qu'au sud-est).
- D'autres gestes funéraires sont observés à Urville-Nacqueville, comme la reprise intentionnelle de crâne au sein des sépultures féminines. Ces gestes soulèvent de nombreuses questions concernant le statut des ces individus au sein de la société.

Main results

- Urville-Nacqueville (120-80 BC ; Channel) : an atypical necropolis, with an enclosure structuring the funerary space.
- Is this enclosure dedicated to a part of the population ? What are the conditions of access to the enclosure ?
- Combined analysis of biological, funerarary and genetic data through a GIS.
- The results show biological specificities of the group having access to the enclosure (mitochondrial DNA, age at death) as well as specific funerary practices in this space (presence of wood, etc.).
- A spatial organization of the burials is also detected inside the enclosure, with several significant groups of individuals (at the entrance to the enclosure as well as in its southeastern part).
- Other funerary practices are observed in Urville-Nacqueville, such as the intentionally removal of the skull from women graves. These observations raise many questions concerning the individuals' status in the society.

IV. Une sépulture de jumeaux à l'âge du Fer

Cette partie est présentée sous la forme d'un article. En effet, les cas de jumeaux retrouvés en contexte archéologique sont rares et les données génétiques permettant de discuter de liens de parenté entre deux individus supposés jumeaux sont, à ce jour, inexistantes. De ce fait, il nous semble important de reporter ce cas à la communauté scientifique.

La publication de ces données est envisagée sous la forme d'un « short report » dans la revue « International Journal of Osteoarchaeology ».

First archaeological, osteological and genetic evidence of a twins' burial from the French Late Iron Age

Claire-Elise Fischer[a,*], Ana Arzelier[a], Caroline Partiot[a], Marie-Hélène Pemonge[a], Christine Couture-Veschambre[a], Anthony Lefort[b], Marie-France Deguilloux[a], Stéphane Rottier[a]

[a] De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie – UMR 5199, CNRS, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, CS 50023, 33615 Pessac Cedex, France

[b] Inrap Grand-Ouest, Boulevard de l'Europe, Bourguébus, France

*claire-elise.fischer@u-bordeaux.fr (C.-E. Fischer)

IV.1. Introduction

The identification of twins' burials is usually based on osteological, i.e. similar age at death and bones' measurements, and archaeological criteria, *i.e.* simultaneous deposit in a double burial. Therefore, the identification of twins' burials implies both the death of both twins in a short time lapse and the desire of the living relatives to deposit them in a common burial. This combination of events may present a low probability in ancient populations and may explain why the report of twins' burials in the field of archaeology remains exceptional. To our knowledge, only few twin burials cases have been identified so far. Nevertheless, in the cases reported, DNA was either not tested or not enough conserved to provide genetic evidence of kinship between the individuals

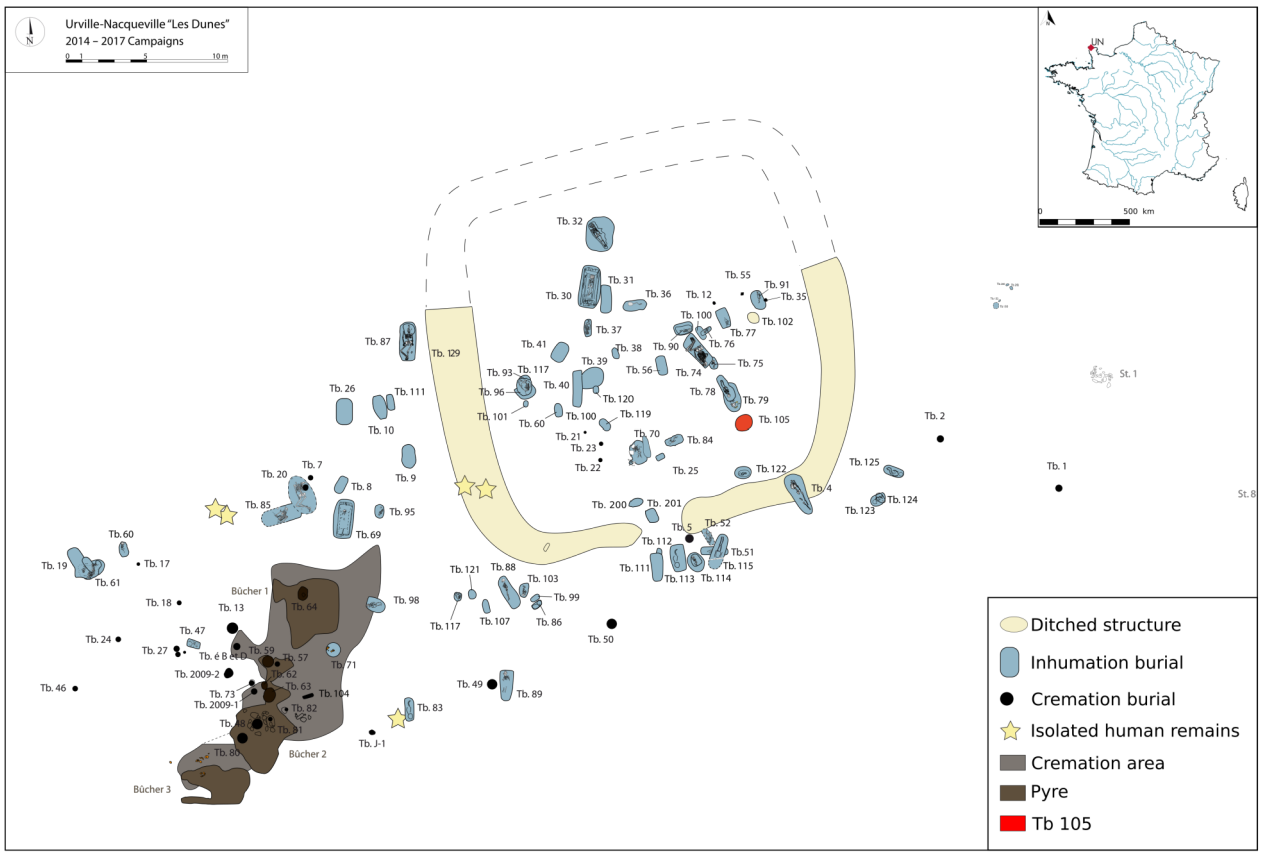


Figure 45: Map of Urville-Nacqueville necropolis and localisation of burial 105 (in red)

recovered (Crespo, Subirà et Ruiz, 2011 ; Potter *et al.,* 2014). Interestingly, while the potential cases identified span from the Upper Palaeolithic to the Antiquity periods and from Europe to Southeast Asia, it is noteworthy that two cases were reported for the Iron Age in Europe. These Iron Age cases were nevertheless recovered in various contexts : one burial documented in Germany was found isolated inside a settlement (Flohr, 2014) whereas the burial reported in Spain was discovered in a

monument among other new-borns' burials (Crespo, Subirà and Ruiz, 2011). Thus, the rare twins' burials identified and the diversity of contexts concerned render comparisons difficult.

In the present study, we provide a new twins' burial case, supported for the first time by genetic evidence. The burial targeted was uncovered in the necropolis of Urville-Nacqueville (UN, fig. 45) located in north-western France (Manche, Normandy) and was dated to the Late Iron Age (2nd-1st century BC ; (Lefort *et al.,* 2015). This necropolis was considered rather special for the region and the period according to *(i)* the very high number of individuals (more than 100 individuals), *(ii)* the combination of burials and cremations, and *(iii)* the presence of immatures' remains (Chanson *et al.,* 2010). Interestingly, the necropolis was associated to a craft sector and both archaeological and biological (ancient DNA) data gathered for the site permitted to identify UN as a port welcoming a cosmopolitan population, culturally and genetically connected to communities from the Atlantic coast and the Channel (Lefort, Blondel et Méniel, 2011 ; Fischer *et al.,* 2018).

In the present study, we propose a set of osteological, archaeological and genetic arguments permitting to identify the burial 105 from the UN necropolis as a twins' burial. It is worth noting that, for the first time, the identification arguments include genetic evidence supporting kinship between the individuals. Since this new case concerns again the European Iron Age context, we discuss whether this potential chrono-cultural recurrence may result from a special attention paid by the Iron Age communities to the twins.

IV.2. A burial included in a specific funerary sector

The burial targeted by our study is the only double burials recovered from the UN necropolis : the burial 105 (fig. 46, "Tb 105"). This grave was located in the south-eastern part of the enclosure structuring the funerary space. Interestingly, analyses of ancient DNA conducted on the necropolis have provided persuasive evidence for genetic differentiation between the deceased groups found outside *vs.* inside the enclosure (Fischer *et al.,* 2019). These elements raised the idea of a funerary space organization linked either to a social structuration of the community or to distinct origins of the funerary groups (Fischer *et al.,* 2019). Whatever the case, the double burial was included in the special funerary group having access to the enclosure. These observations naturally raised questions about the circumstances that led the members of the community to set up such an unusual burial.

IV.3. A Simultaneous burial

The position of the individuals found in the burial 105 indicates that subjects A and B were deposited side-by-side, turned to their right side : subject A was lying on the back, head and lower limbs turned on his right. Behind him, subject B, himself lying on the right side, lower limbs flexed and facing subject A. The right forearm as well as the lower left flexed limb of subject B covered the left upper limb of subject A. Even if part of the A skeleton is missing because of a higher position of lower limbs due to the limit of the little pit (fig. 46), the contact of the two skeletons, without displacement of any bone, testifies to the imbrication of the two bodies at the time of deposit and thus to the simultaneous deposit of the individuals. In funerary studies, "multiple burials" that have received several individuals in the same grave at the same time raise questions concerning both the relationship linking the deceased and the cause of their simultaneous death. Moreover, the special arrangement of the deceased in the burial, in a similar position side by side, may support the view that the survivors buried these individuals in a way that illustrates their biological connections.

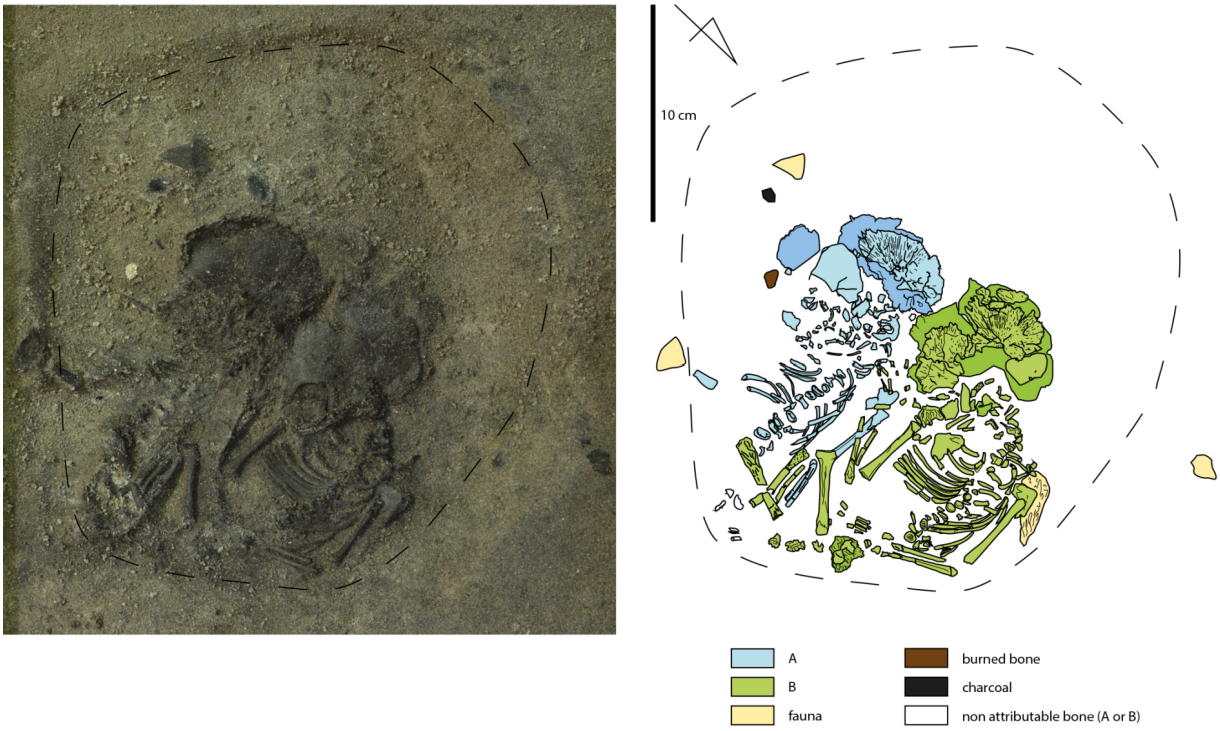


Figure 46: The double burial 105 (Photos and DAO : S. Rottier)

IV.4. Same age at death

Despite the poor state of preservation of the bones, the measurements obtained on the humerus and the long bones of the lower limbs attest a similarity of format of the two subjects. The

method of Adalian and collegues (Adalian *et al.,* 2002) was selected for the age-at-death assessment. The age at death of the individual 105-A was estimated at 25,6 weeks of amenorrhea (WA) and the age-at-death of the individual 105-B at 24,5 WA (table 9).

Tableau 9: Measurements of the diaphysis of the entire bones from individuals 105A and 105B and the age at death assessment (in weeks of amenorrhea after Adalian et al 2002 method)

Ind.	Left Humerus	Left Femora	Left Tibia	Selected lenght	Age (WA)
105-A	38,06	44,4	-	lF	26,2
105-B	37,63	41,72	39,15	lF	25

Since these assessments correspond to a pregnancy interrupted during the sixth calendar month, the individuals would be qualified today as extremely premature[1]. It is worth noting that if the individuals 105-A and 105-B were twins, these age-at-death assessments may be slightly underestimated. Indeed, medical studies have shown that intrauterine growth restriction occurred today in 9.1 % of twin pregnancies, versus 3-10 % of singleton pregnancies (Russell, Quintero and Kontopoulos, 2007). Moreover, intertwin growth discordances or selective intrauterine growth restriction are reported in 10 to 15 % of monochorionic (*i.e.* with only one placenta) pregnancies, the main cause being an unequal placental sharing (Valsky *et al.,* 2010). Consequently, the very close age-at-death assessed for the individuals is in total accordance with the hypothesis of the deposit of twins in burial 105, whose simultaneous death could be explained by a pregnancy interrupted during the sixth calendar month.

IV.5. Same maternal lineage

To provide genetic arguments supporting the twins hypothesis, palaeogenetic analyses were conducted on samples collected during excavations, with all precautions against contaminations. Humerus and then petrous bones were targeted in order to optimize the DNA recovery (Gamba *et al.,* 2014). Details concerning proceedings of samples and DNA extraction, are available in Fischer *et al.* (2019). The genetic analyses targeted the uniparental markers permitting the characterization of maternal (mitochondrial DNA, mtDNA) and paternal lineages (Y-chromosome). Our approach combined the analysis of 18 mtDNA and 10 Y-chromosome SNPs (single nucleotide polymorphisms) and the sequencing of the mtDNA Hyper Variable Sequence (HVS-1). Details of genotyping analyses can be found in Rivollat *et al*. (Rivollat *et al.,* 2015). All results (SNPs typing

1 Following the World Health Organization (WHO) and the Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale (INSERM) definitions ; http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs363/fr/ and https://www.inserm.fr/thematiques/biologie-cellulaire-developpement-et-evolution/dossiers-d-information/laprematurite-un-monde-a-explorer

and HVS-1 fragment amplifications) were replicated on at least two different extracts per individual, and the lineages obtained were systematically compared to the ones characterized for persons having manipulated the samples (Table 10). As a consequence, the HVS-I consensus sequences retained were those *(i)* presenting concordant results between distinct replications, *(ii)* enabling coherent lineage attribution through SNPs and HVS-I typing, and *(iii)* presenting mtDNA haplotypes distinct from the manipulators. All reported mutations were established according to the revised Cambridge Reference Sequence (rCRS) (Anderson *et al.,* 1981 ; Andrews *et al.,* 1999). Each individual's haplogroup and haplotype was determined based on PhyloTree.org (mtDNA tree build 17 ; van Oven and Kayser, 2009).

Tableau 10: Genetic data obtaines for individual 105-A and 105-B

Individual	Sample	Age	Osteological Sex	MtDNA SNPs data	MtDNA HVS-I data	Y chr SNPs data	Genetic Sex
105-A	Humerus	26.2 WA	nd	H1	16213A	-	-
	Petrous bone			H1	16213A	R	Male
105-B	Humerus	25 WA	nd	H1	16213A	-	-
	Petrous bone			H1	16213A	R1b	Male
Manipulator 1			F		CRS		
Manipulator 2			F		16189C-16234T		
Manipulator 3			F		16209C		
Manipulator 4			F		16256T-16270T		
Manipulator 5			M		16169T-16193T – 16278T		
Manipulator 6			F		16189C		

The analyses performed on burial 105 individuals permitted to demonstrate that they shared the same mitochondrial lineage, which was H1_16213A. So far, this haplotype was not detected among others individuals from the necropolis (Fischer *et al.,* 2018). Moreover, the nearly-absence of this lineage among our ancient database compelling 1531 mtDNA HVS-I supports the view that this haplotype is very rare (to date, only one individual found in Germany and dated to the Unetice period was shown carrying this haplotype). Therefore, the sharing of this haplotype by two individuals by chance is very low and thus support a high probability of maternal relationship. Finally, SNPs data allowed to determine the genetic sex of these two immatures : individuals 105-A and 105-B are males and share the Y haplogroup R or derivatives. Whereas individual 105-A could only be attributed to Y haplogroup R or derivatives (as his SNPs profile was partial), individual

105-B could be affiliated to haplogroup R1b (according to his more complete SNPs profile). In sum, the common maternal and potentially paternal lineages characterized for both individuals are in total accordance with what is expected for twins or brothers. Additional analyses, like STRs (Short Tandem Repeats) or palaeogenomics, are nevertheless required to assess more deeply the degree of kinship between these two individuals.

IV.6. Discussion

All archaeological, osteological and genetic data obtained are fully consistent with the hypothesis of a twin burial for Tb 105 at Urville-Nacqueville. The simultaneous deposit of two boys in a common burial, the special arrangement of the deceased in the burial, their very close age-at-death and their maternal (and paternal) lineage sharing all point out to the identification of a twin brothers' burial. The most parsimonious explanation is the simultaneous death of twin brothers caused by a pregnancy interruption during the sixth calendar month. These boys were then carefully simultaneously deposited in a common burial.

As mentioned before, the report of twin burials in archaeological contexts remains very rare. Of course, this scarcity can be first explained by the rareness of multiple pregnancies in human populations, since twin pregnancy represents only 2-4 % of extant birth (Santana *et al.,* 2018). In the archaeological context, the detection of such burials must be in addition linked to the combination of two events, *i.e.* the death of both twins in a short period and the desire of the relatives to deposit them in a common burial. The simultaneous death of twins may present a very low probability except in case of pregnancy interruption (like in our case) or death during very first days/weeks of life. If twins survive, there is low probability that they die in short time lapse and we can imagine this would results in the recovery of double burials grouping twins of different ages or two separated individual burials. This renders the potential archaeological identification of twins burial quite impossible. If ethnographic studies show that the funeral of only one of the twins may be materialised by symbolic deposit or acts/rituals indicating his twin status (David 1995) such elements of discussion could be never accessible to archaeologists.

The case of Urville-Nacqueville may be related to the perinatal death of twins. It is worth noting that such mortality can be up to six times higher in twin pregnancies compared to singleton ones. This is largely due to higher rates of preterm delivery and fœtal growth restriction (Santana *et al.,* 2018). Selective intrauterine growth restriction, as proposed for UN individuals, is also correlated to an increase of perinatal mortality and in-utero death (Valsky *et al.,* 2010). Based on their age-at-death assessments (around 25-26 WA), even considering the possible age

underestimation due to intrauterine growth restriction, the UN twins were born highly prematurely. As their survival would be far from assured today, even with heavy medical assistance, it is highly unlikely that the individuals survived more than a few minutes or hours. However, the question of their vitality at birth remains a very important question since this may determine their status in the community and their funerary treatment. Moreover, they are the youngest individuals in this necropolis, of 20 weeks less than the next younger among around twenty other babies buried here. Is the twin status give them the right to be bury in such a place ?

Currently, the only biological indicator of live birth in skeletonized remains is the neonatal line (Rushton, 1933 ; Partiot, 2018), which could not be observed for the UN twins since the dental germs are not sufficiently developed at this age (Cunningham, Scheuer and Black, 2016).

No conclusion can therefore be made today on their vitality at birth, and other arguments must be targeted to discuss their social status.

The new case of twins' burial proposed in the present study highlights the diversity of contexts of discovery for the European Iron Age. In the case of the German sit, e the twins' burial was found in a settlement context. The two individuals were buried in shallow depressions near the post-holes of a house pit, with no specific care since one of the individuals was found face down (Flohr, 2014). The Spanish case represents a very different context since the twins were found in a monument, grouped with other new-borns. They appear to have been deposited with more care since both individuals are buried on their backs with the legs mixed (Crespo, Subirà and Ruiz, 2011). The twins' burial identified in Urville-Nacqueville adds to the context diversity complexity since it raises the question of special status of the deceased. As presented, the twins' burial was fully integrated in the necropolis and was even found inside the enclosure that hosted a specific group of the community (Fischer *et al.,* 2019). The access to this special funerary sector testifies to the full integration of the twins in the community. Moreover, the position of each twin brother, *i.e* lying on their side, is similar to those observed for others immatures buried in the necropolis, suggesting that the twins were considered as part of the community. However, the deposit of the twin brothers in the same burial, in a very special arrangement side by side indicates that the bereaved were well aware of kinship among the deceased, wanted to express this close linkage through their relative location within the burial, and intentionally arranged body positions consequently. This special care can be put in perspective with some founding myths existing in European Iron Age populations and depicting twins (like the one of Lug god or the Dioscuri ; Hollard and Gricourt, 2017). Thus, the birth of twin children could have been considered as an important spiritual event for the community,

explaining their full integration in the Urville-Nacqueville community and necropolis. Nevertheless, if such spiritual questions should never be resolved, we can conclude that the archaeological, osteological and genetic data obtained in the present study support the identification of a twin burial in the 2nd century BC at Urville-Nacqueville (France).

IV.7. Acknowledgements

We would like to thank Mélie Le Roy for the discussions about children in archaeology. We also acknowledge everyone who contributed to the excavation of the Urville-Nacqueville site. This research was funded by a ministerial grant from the Research National Agency as part of the ANR-10-LABX-52 (http://www.agence-nationale-recherche.fr/) (Identi-Fer project, S. Rottier Dir, 2018–2020). The study was also financially supported by a PhD research grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche for CEF. Part of the presented experiments (SNPs) was performed at the Genomic and Sequencing Facility of Bordeaux, grants from the Conseil Regional d'Aquitaine n°20030304002FA and 20040305003FA, https://www.nouvelle-aquitaine.fr/, and from the European Union, FEDER n°2003227 and from Investissements d'avenir, Convention attributive d'aide N°ANR-10-EQPX-16-01).

IV.8. References

Adalian, P. *et al.* (2002) « Nouvelle formule de détermination de l'âge d'un fœtus ». Disponible sur : https://hal.archives-ouvertes.fr/halshs-00007226/ (Consulté le : 24 octobre 2019).

Anderson, S. *et al.* (1981) « Sequence and organization of the human mitochondrial genome », *Nature*, p. 457-465. doi : 10.1038/290457a0.

Andrews, R. M. *et al.* (1999) « Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. », *Nature genetics*, 23(2), p. 147. doi : 10.1038/13779.

Chanson, K. *et al.* (2010) « Les pratiques funéraires à l'âge du Fer en Basse-Normandie : premiers éléments de réflexion », in Barral, P. et al. (éd.) *Gestes funéraires en Gaule au Second Age du Fer. Actes du XXXIII colloque international de l'AFEAF ; Caen, 20-24 mai 2009.* Besançon : Presses Universitaires de Franche-Comté, p. 51-83.

Crespo, L., Subirà, M. E. et Ruiz, J. (2011) « Twins in prehistory : The case from Olèrdola (Barcelona, Spain ; s. IV II BC) », *International Journal of Osteoarchaeology*. John Wiley & Sons, Ltd, 21(6), p. 751-756. doi : 10.1002/oa.1169.

Cunningham, C., Scheuer, L. et Black (2016) *Developmental Juvenile Osteology (2nde edition)*. London : Elsevier Academic Press.

Fischer, C.-E. *et al.* (2018) « The multiple maternal legacy of the Late Iron Age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France », *PLOS ONE*. Édité par F. Calafell. Public Library of Science, 13(12), p. e0207459. doi : 10.1371/journal.pone.0207459.

Fischer, C.-E. *et al.* (2019) « Multi-scale archaeogenetic study of two French Iron Age communities : From internal social – to broad-scale population dynamics », *Journal of Archaeological Science : Reports*. Elsevier, 27, p. 101942. doi : 10.1016/J. JASREP.2019.101942.

Flohr, S. (2014) « Twin burials in prehistory : A possible case from the iron age of Germany », *International Journal of Osteoarchaeology*. John Wiley & Sons, Ltd, 24(1), p. 116-122. doi : 10.1002/oa.2236.

Gamba, C. *et al.* (2014) « Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. », *Nature communications*, 5, p. 5257. doi : 10.1038/ncomms6257.

Hollard, D. et Gricourt, D. (2017) *Les Jumeaux divins dans le Festiaire celtique*, *Collection Vérité des Mythes*. Édité par T. de Promesse. Disponible sur : https://www.academia.edu/33823207/Les_Jumeaux_divins_dans_le_Festiaire_celtique (Consulté le : 9 janvier 2019).

Lefort, A. *et al.* (2015) « Artisanat, commerce et nécropole. Un port de La Tène D1 à Urville-Nacqueville », in Olmer, F. et Roure, R. (éd.) *Les Gaulois au fil de l'eau, Actes du 37e colloque international de l'Association Française pour l'Etude de l'âge du Fer (Montpellier, 2013)*. Bordeaux : Ausonius, p. 481-514.

Lefort, A., Blondel, F. et Méniel, P. (2011) « Vivre, produire et échanger dans une communauté littorale de la Manche. », *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude de l'Age du Fer N°29*, p. 1923-1924.

van Oven, M. et Kayser, M. (2009) « Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. », *Human mutation*, 30(2), p. 386-394. doi : 10.1002/humu.20921.

Partiot, C. (2018) *Diversité biologique des enfants décédés en période périnatale et traitements funéraires au Kerma classique – Les exemples de la nécropole 8B-51 (Kerma classique, Nord Soudan) et des cimetières de Blandy-les Tours (Xe-XIIe siècle, France) et de Pr*. Université de Bordeaux.

Potter, B. A. *et al.* (2014) « New insights into Eastern Beringian mortuary behavior : a terminal Pleistocene double infant burial at Upward Sun River. », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 111(48), p. 17060-5. doi : 10.1073/pnas.1413131111.

Rivollat, M. *et al.* (2015) « When the waves of European Neolithization met : first paleogenetic evidence from early farmers in the southern Paris Basin. », *PloS one*. Public Library of Science, 10(4), p. e0125521. doi : 10.1371/journal.pone.0125521.

Rushton, M. A. (1933) « On the fine contour lines of the enamel of milk teeth », *Dental Record*, 53, p. 170-171.

Russell, Z., Quintero, R. A. et Kontopoulos, E. V (2007) « Intrauterine growth restriction in monochorionic twins. », *Seminars in fetal & neonatal medicine*. Elsevier, 12(6), p. 439-49. doi : 10.1016/j.siny.2007.06.004.

Santana, D. S. *et al.* (2018) « Perinatal outcomes in twin pregnancies complicated by maternal morbidity : evidence from the WHO Multicountry Survey on Maternal and Newborn Health », *BMC pregnancy and childbirth*, 18(1), p. 449. doi : 10.1186/s12884-018-2082-9.

Valsky, D. V. *et al.* (2010) « Selective intrauterine growth restriction in monochorionic diamniotic twin pregnancies », *Prenatal Diagnosis*, 30(8), p. 719-726. doi : 10.1002/pd.2536.

Principaux résultats

- Seuls une dizaine de cas de jumeaux ont été recensés en archéologie, et seules des données d'âge et de contextes sont présentées.
- La sépulture 105 de la nécropole d'Urville-Nacqueville est une sépulture double contenant les restes de deux immatures.
- Les données biologiques (âge au décès, lignée maternelle, sexe) ainsi que les données archéothanatologiques (dépôt simultané) permettent de proposer l'hypothèse d'une sépulture de jumeaux.
- D'autres cas potentiels de jumeaux sont observés à l'âge du Fer (Allemagne, Espagne), ce qui pose la question de la signification de ces individus gémellaires au sein de ces sociétés.
- La gémellité est un thème central dans la mythologie et la religion des sociétés du Second âge du Fer.

Main results

- In archaeology, only rare cases of twins burials have been identified, with evidence limited to age and context criteria.
- The burial 105 of the necropolis of Urville-Nacqueville is a double grave grouping two immature individuals.
- Biological data (age at death, maternal lineage, sex) as well as archaeothanatological data (simultaneous deposition) support the characterization of a twin burial.
- Combined to other potential cases of twins described for the Iron Age (Germany, Spain), the new case raises the question of the status of these twin individuals within these societies.
- Twinning is a central theme in the mythology and religion of the Late Iron Age societies.

CHAPITRE 2.

UNITÉ ET DIVERSITÉ DU MONDE CELTIQUE : UN NOUVEAU REGARD

I. Objectifs

L'obtention de données populationnelles issues de trois sites de la moitié Nord de la France couvrant la *quasi* totalité du Second âge du Fer nous donne l'opportunité de discuter de la variabilité des groupes Gaulois. Ces données vont permettre de renouveler la documentation disponible afin de discuter des variabilités culturelle(s) et biologique(s). On pourra ainsi se demander si l'apparente diversité culturelle est liée à une diversité biologique et apporter de nouvelles informations pour discuter de la proposition de C. Goudineau, à savoir « La Gaule n'existe pas, il n'y a que des peuples gaulois » (Le Figaro, 2007).

Par ailleurs, la confrontation de ces groupes entre eux mais aussi avec les groupes européens anciens permettra de discuter de l'implication de ces sites au sein de réseaux d'échanges.

Nos sites présentent des particularités qui les distinguent des autres sites chronologiquement et géographiquement proches et leur structuration (enclos, tumulus) permet d'envisager la confrontation entre structuration de l'espace funéraire, structuration sociale et structuration biologique. En outre, la comparaison des données, notamment des données concernant le recrutement et la diversité génétique, pourrait nous permettre de discuter d'éventuels points communs révélateurs de comportements documentés pour ces sociétés, comme par exemple la patrilocalité et la patrilinéarité.

Quelques questions sur le site de Gurgy 'Les Noisats' :

- Quelle est la diversité génétique de ce groupe ?
- Quel(s) lien(s) entre les individus inhumés au sein de sépultures doubles ?
- Comment s'intègre ce site au sein du paysage régional ?

Quelques questions sur le site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul' :

- Quelle est la diversité génétique de ce groupe ?
- Les groupes inhumés au sein des secteurs est et ouest font-ils partie de la même communauté ou s'agit-il de deux groupes distincts ?
- Quels sont les choix qui président au regroupement d'individus au sein des différents enclos ? Ces choix sont-ils liés au statut social ? Aux liens de parenté ?
- Quels sont les choix qui peuvent expliquer l'agencement des enclos du secteur ouest ?

Les résultats présentant les données sur chaque site et leurs confrontations sont présentés ci-après. Dans un premier temps, nous présenterons les résultats obtenus pour le site de GLN et la confrontation de ces données avec celles obtenues pour UN qui ont fait l'objet d'un article en 2019. Nous présenterons ensuite les données obtenues pour GDF.

II. Le site de Gurgy 'Les Noisats'

Le site de Gurgy 'Les Noisats' est un tumulus ayant livré 40 individus répartis au sein de 35 sépultures. Ce tumulus présente des particularités pour la période et la région, notamment son diamètre hors norme. Une autre particularité est la présence d'un individu sans tête (sépulture 32, fig. 48), la présence de crânes surnuméraires au sein de 3 sépultures (sépultures 13, 16 et 23) ainsi que plusieurs sépultures doubles (fig. 47)

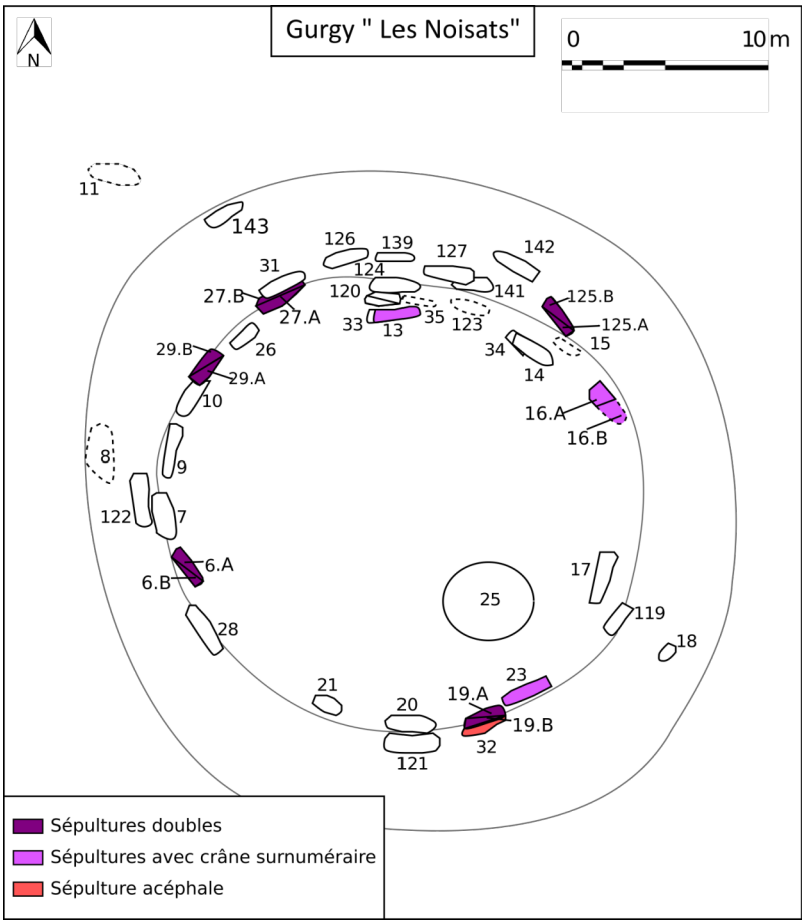


Figure 47: Répartition des sépultures particulières au sein du tumulus de Gurgy 'Les Noisats'

Les analyses réalisées sur ce site ont permis de déterminer 28 haplogroupes et 23 haplotypes mitochondriaux ainsi que 19 lignées paternelles.

Tableau 11: Données biologiques disponibles pour l'individu acéphale ainsi que pour les sépultures contenant un crâne surnuméraire

Individu	Âge	Sexe ostéologique	ADN mitochondrial	Chr. Y (SNPs)	% ADN endogène	Sexe génétique (Skoglund, 2013)
13-A (tête)	Adulte	nd	H1	R*	1,34	XY (0,1156-0,551)
13-B	Adulte	M	H	R1b	22,6	XY (0,25-0,4)
16-A (tête)	Adulte	nd	T2_16126-16294-16296	nd	8,4	XY (0,1163-0,345)
16-B	Adulte	nd	H_CRS	nd	0,83	XY (0,1385-0,295)
32	Adulte	M	H1_16189-16356-16362	R*	23,85	XY (0,0817-0,85)

Figure 48: Sépulture 32 du site de Gurgy 'Les Noisats'

Les données obtenues pour l'individu acéphale ainsi que pour les individus et les crânes surnuméraires (tableau 11) montrent que ces pratiques ne concernent que des hommes adultes (pour le site de GLN). Les cas observés ici semblent donc différents de ceux identifiés à Urville-Nacqueville où les 2 sépultures ayant fait l'objet d'une reprise intentionnelle du crâne concernent

des individus féminins. En outre, à Urville-Nacqueville, à part la sépulture 40 (qui contient un individu ainsi qu'un crâne surnuméraire), aucune sépulture ne contient de crâne(s) surnuméraire(s). Le dépôt de crâne surnuméraire a déjà été documenté, notamment en Champagne (Mont-Troté, Rousseau, 2012) mais, jusqu'à présent, la signification de ce geste est inconnue. **Il est intéressant de noter que ce geste, à GLN, ne concerne que des hommes**. L'absence de lignée maternelle commune entre les individus inhumés et le crâne surnuméraire pourrait s'expliquer par l'hypothèse, déjà émise, d'une société patrilinéaire. Les crânes surnuméraires retrouvés à GLN pourraient donc provenir d'autres tombes de ce tumulus et la présence d'un crâne au sein d'une sépulture pourrait être une forme de manifestation de liens existants entre ces deux individus.L'identification des lignées paternelles ainsi que de potentiels liens de parenté pourrait permettre d'apporter de nouveaux éléments afin de discuter de cette hypothèse. Cependant, si les données obtenues à GLN pour l'ADN mitochondrial ainsi que le chromosome Y ne permettent pas d'exclure un lien entre le crâne 13-A et l'individu 32, les données génomiques, pour l'instant partielles, viennent complexifier cette hypothèse. En effet, les SNPs obtenus sur le chromosome Y pour les individus 13-A et 32 montrent qu'ils appartiennent à la même lignée R*, mais les profils sont incomplets. Les données génomiques obtenues pour l'individu 32 nous a permis d'établir que cet individu est en fait porteur de la lignée I2a1b2a2a1. L'absence de données pour l'individu 13-A ne permet pas de conclure à un possible appariement. Il est cependant intéressant de noter que la lignée I2 est peu présente à l'âge du Fer. Cette lignée pourrait donc témoigner d'une origine particulière justifiant ainsi ce geste particulier.

Figure 49: Sépulture double 125 (Photo : S. Rottier)

Les 5 sépultures doubles identifiées à GLN sont toutes différentes. La sépulture 6 contient les restes d'un adulte (probablement masculin) associé à un immature (< 7 ans). La sépulture 27 associe également un adulte et un immature (2 ans), mais l'adulte est, dans ce cas, féminin. La tombe 29 contient les restes d'un immature (7-13 ans) et d'un grand adolescent / jeune adulte (14-20 ans). La sépulture 125, quant à elle, contient 1 homme inhumé avec une épée et un grand adolescent (fig. 49). Les analyses réalisées n'ont pas permis de mettre en évidence des liens de parenté (maternel et/ou paternel) justifiant le regroupement des individus au sein d'une même tombe. Cependant, nous n'avons pas pu obtenir de données pour la totalité des individus (tableau 11). Aucun autre élément (mobilier, répartition des sépultures, position des corps…) ne permet de rapprocher ces individus.

Tableau 12: Données biologiques disponibles pour les individus inhumés au sein de sépultures doubles

Individu	Âge	Sexe ostéologique	ADN mitochondrial	Chr. Y (SNPs)	% ADN endogène	Sexe génétique (Skoglund, 2013)
6-A	Adulte	M ?	H	nd	-	-
6-B	< 7 ans	nd	H_CRS	nd	-	-
19-A	Adulte	nd	J1	nd	-	-
19-B	Adulte	nd	H/H1_CRS	nd	-	-
27-A	2 ans	nd	?_16270	nd	-	-
27-B	Adulte	F	H_CRS		-	-
29-A	7-13 ans	nd	T2_16126-16294-16296-16324	nd	66,27	nd
29-B	14-20 ans	nd	nd	nd	-	-
125-A	Adulte	M	H1_CRS	R1b	2,67	XY (0,27-,36)
125-B	14-18 ans	nd	nd	nd	-	-

Si les résultats de l'étude soulèvent de nombreuses questions, notamment sur la signification des gestes funéraires concernant les crânes, il n'est pas possible, en l'état actuel des données, d'aller plus loin dans l'interprétation.

III. Comparaison des sites de Gurgy 'Les Noisats' et d'Urville-Nacqueville

Multi-scale archaeogenetic study of two French Iron Age communities : from internal social – to broad-scale population dynamics. Journal of Archaeological Sciences : Reports (2019). DOI : https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.101942

Une partie des données utilisées pour cette étude a été obtenue par H. HOUZELOT dans le cadre de son mémoire de recherche (M2 Biogéosciences) « Analyse paléogénétique du groupe de Gurgy 'Les Noisats' (Yonne, 2nd âge du Fer) : fonctionnement et origine » réalisé sous la direction de M.-F. DEGUILLOUX (MCF, Université de Bordeaux), C.-E. FISCHER, M.-H. PEMONGE (CNRS) et S. ROTTIER (MCF, Université de Bordeaux) au sein du laboratoire PACEA (CNRS, Université de Bordeaux). Toutes les données supplémentaires sont disponibles dans les annexes : *Partie 3-Chapitre 2 (I.1 à I.13).*

Journal of Archaeological Science: Reports 27 (2019) 101942

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Archaeological Science: Reports

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jasrep

Multi-scale archaeogenetic study of two French Iron Age communities: From internal social- to broad-scale population dynamics

Claire-Elise Fischer[a,*], Marie-Hélène Pemonge[a], Frédéric Santos[a], Harmony Houzelot[a], Christine Couture-Veschambre[a], Anthony Lefort[b], Stéphane Rottier[a], Marie-France Deguilloux[a]

[a] De la Préhistoire à l'Actuel, Culture, Environnement, Anthropologie – UMR 5199, CNRS, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, CS 50023, 33615 Pessac Cedex, France

[b] Inrap Grand-Ouest, Boulevard de l'Europe, Bourguébus, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Late Iron Age
Ancient DNA
Social dynamics
Phylogeography
French territory

ABSTRACT

Ancient DNA (aDNA) research can address anthropological questions at both the broad continental scale to provide elements of discussion regarding ancient human population dynamics and the very small spatial scale to document population social functioning. In the present study, we propose an original approach combining local- and broad-scale issues, applied to two contemporaneous groups dated from the Late Iron Age period and originating from Northern France. Our analyses targeted uniparental markers (mitochondrial DNA (mtDNA) and the Y chromosome) and permitted the characterization of 43 maternal and 17 paternal lineages for the Urville-Nacqueville necropolis (UN) as well as 27 maternal and 19 paternal lineages for the Gurgy 'Les Noisats' (GLN) tumulus. Data in hand provided a unique opportunity to document Gallic communities' genetic diversities and discuss their internal social dynamics as well as their genetic affinities with other ancient European groups. At the local scale, our study first highlighted patrilocal residence rules and patrilinearity for these Gallic groups, in concordance with textual sources and archaeological data. Second, the gene pool characterization indicated that the UN necropolis welcomed a more cosmopolitan community than did the GLN tumulus and that the funerary space organization in the UN was correlated to the genetic structuration of the community. These local scale characteristics were put into perspective for broad-scale discussions and highlighted different genetic affinities of the UN and GLN communities with ancient European groups. Both communities appeared inserted in distinct exchange networks that may have been responsible for the slight differentiation of their maternal gene pools. Finally, we demonstrated that the sub-groups encountered in the UN necropolis (maternally differentiated) presented very distinct genetic affinities with ancient or contemporaneous human groups from other Western European regions. Consequently, our study reinforces the idea that the identification of genetically differentiated groups within archaeological sites and discussion concerning their specific composition constitute a clear prerequisite before addressing broad-scale phylogeographical issues.

1. Introduction

Over the past decade, ancient DNA (aDNA) research has addressed archaeological and anthropological questions, whether at the broad continental scale or at the very small spatial scale. The first continental scale has provided major elements of discussion regarding ancient human population migrations, admixture or replacements (for a recent review see Harris, 2017). At the very local scale, the palaeogenetic approach has shed light on specific populations' social functioning, with an emphasis on kinships and matrimonial systems (see for example Keyser-Tracqui et al., 2003 and Haak et al., 2008). The genetic constitution of human populations can be very complex due to social structuration, specific matrimonial or filiation systems. The considerable variability of population gene pools, due to these specific internal social dynamics, implies that the use of a small number of samples to represent largely dispersed archaeological cultures may lead to erroneous interpretation of data. Moreover, the genetically analysed ancient human communities generally originate from specific funerary sites whose access may have been limited to a peculiar group who may not be fully representative of the community. Therefore, considerable

* Corresponding author.
E-mail addresses: claire-elise.fischer@u-bordeaux.fr (C.-E. Fischer), marie-helene.pemonge@u-bordeaux.fr (M.-H. Pemonge), frederic.santos@u-bordeaux.fr (F. Santos), christine.veschambre-couture@u-bordeaux.fr (C. Couture-Veschambre), stephane.rottier@u-bordeaux.fr (S. Rottier), marie-france.deguilloux@u-bordeaux.fr (M.-F. Deguilloux).

https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.101942
Received 30 April 2019; Received in revised form 9 July 2019; Accepted 12 July 2019
2352-409X/ © 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

variability in the genetic diversity of ancient groups can even be encountered within cemeteries. The precise understanding of both the funerary site functioning and the constitution of the "dead community", addressed through archaeological, anthropological and small-scale aDNA studies, thus constitutes a preliminary process necessary to the appropriate use of the group gene pools for the reconstruction of broad-scale population dynamics (Johannsen et al., 2017; Veeramah, 2018).

Thus far, aDNA studies addressing both scales and thus combining local communities' social functioning and phylogeographical issues remain rare (Beau et al., 2017; Knipper et al., 2017; Rivollat et al., 2015; Veeramah, 2018). For the Iron Age, our period of interest, an original study combined biological (osteology, isotopes, DNA) and archaeological data obtained on individuals from a "princely site" in Germany to investigate the social structuration of the local community (Knipper et al., 2014). While the data obtained allowed to discuss individuals' maternal relationships, the small gene pool recovered could not be used to address phylogeographical issues. In the present study, we propose an original approach combining local- and broad-scale issues, applied to two groups dated from the Late Iron Age period and originating from Northern France.

Our study targeted two communities corresponding to the famous French "Gauls", according to the Classical and ancients texts, and originating from the second part of the Late Iron Age sites of Urville-Nacqueville (120–80 BCE, Manche) and Gurgy 'Les Noisats' (300–100 BCE, Yonne) (Figs. 1 and 2). It is important to note that the communities targeted were associated to distinct Celtic Gallic cultures according to texts and historical data: Urville-Nacqueville was associated to the Unelles group whereas Gurgy "Les Noisats" was located in Senons' territory.

Urville-Nacqueville (UN) is a port site located along the Channel seashore which is characterized by the presence of an artisanal sector and a vast cemetery (Lefort et al., 2015). The funerary space, organized around a square enclosure, included 112 identified burials and at least 120 individuals. The necropolis of Gurgy Les Noisats is located in the Parisian Basin within the Senon's territory. Many archaeological sites dated to the Iron Age have been described in the region (Baray, 2016; Duval, 1976; Hure, 1931). Although numerous habitats could be identified in the region for the period, none could be associated to the Gurgy necropolis (Delor, 2013). Gurgy 'Les Noisats' (GLN) consists of a tumulus approximately 30 m in diameter that received 40 individuals spread over 35 graves (unpublished). To document the biological diversity of the UN and GLN groups, our aDNA study targeted uniparental genetic markers (mitochondrial DNA, mtDNA and the Y chromosome), permitting the characterization of maternal and paternal lineages. At the very local scale, special attention was paid to the combination of archaeological, anthropological and genetic data (i) to discuss funerary groups' diversity and constitution, (ii) to test for the potential presence of groups genetically differentiated within each necropolis and (iii) to address each community-specific social functioning. The comparison of the results obtained for the partially contemporary sites of UN and GLN permitted us to question potential general social dynamics for the French Late Iron Age context. Interestingly, the European Iron Age is the most ancient archaeological period for which textual documentation is available. The textual sources describing the Gauls and their social habits were not written by the Gauls themselves but by contemporary Romans and Greeks and must consequently provide a distorted view of the French Iron Age groups' cultural diversity or habits. Whatever the case, texts such as the writings of Strabon, Poseidonios d'Apamée or Caesar (*De Bello Gallico*) have survived over time and constitute a unique opportunity to combine archaeological, biological and textual data to better understand Gallic societies. Finally, the elements of discussion obtained at the local scale were put into perspective to address broad scale issues, including (i) the biological affinities of distinct Gaul communities and (ii) the genetic legacy and dynamics of European Iron Age populations.

2. Materials and methods

2.1. Archaeological samples

The excavations of the Urville-Nacqueville necropolis permitted the discovery of 112 graves (78 burials and 34 cremations) containing the

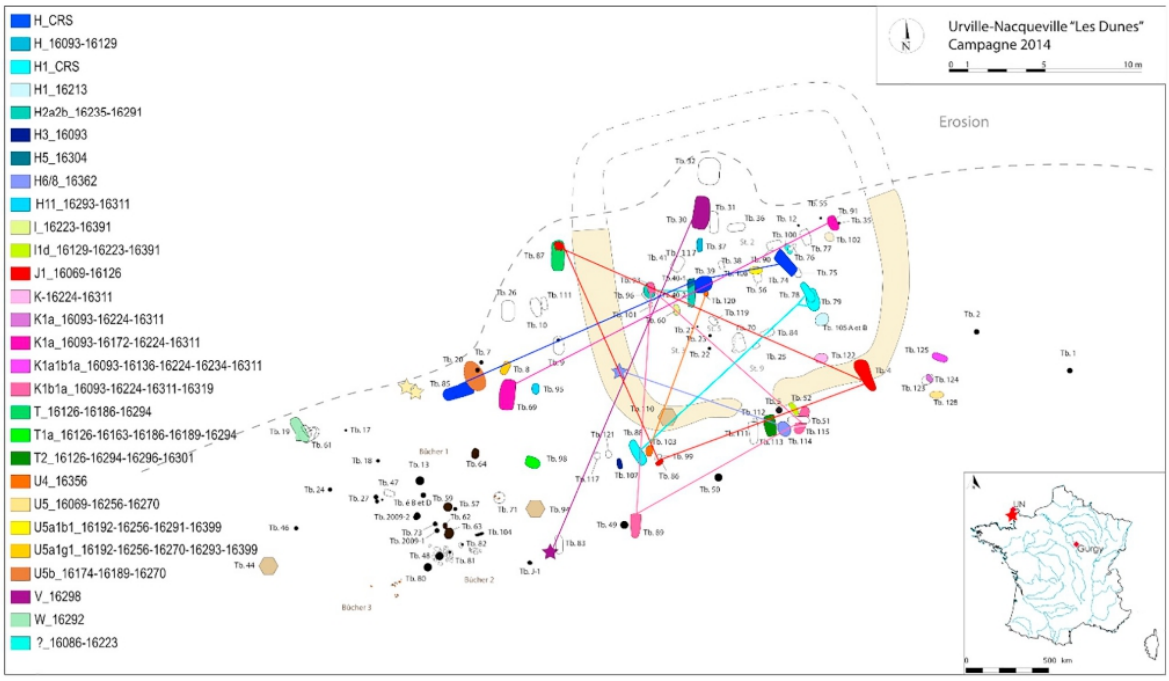


Fig. 1. Location of the Urville-Nacqueville site and spatial distribution of the mitochondrial (mtDNA). Individuals sharing a mtDNA haplotype are linked by a line.

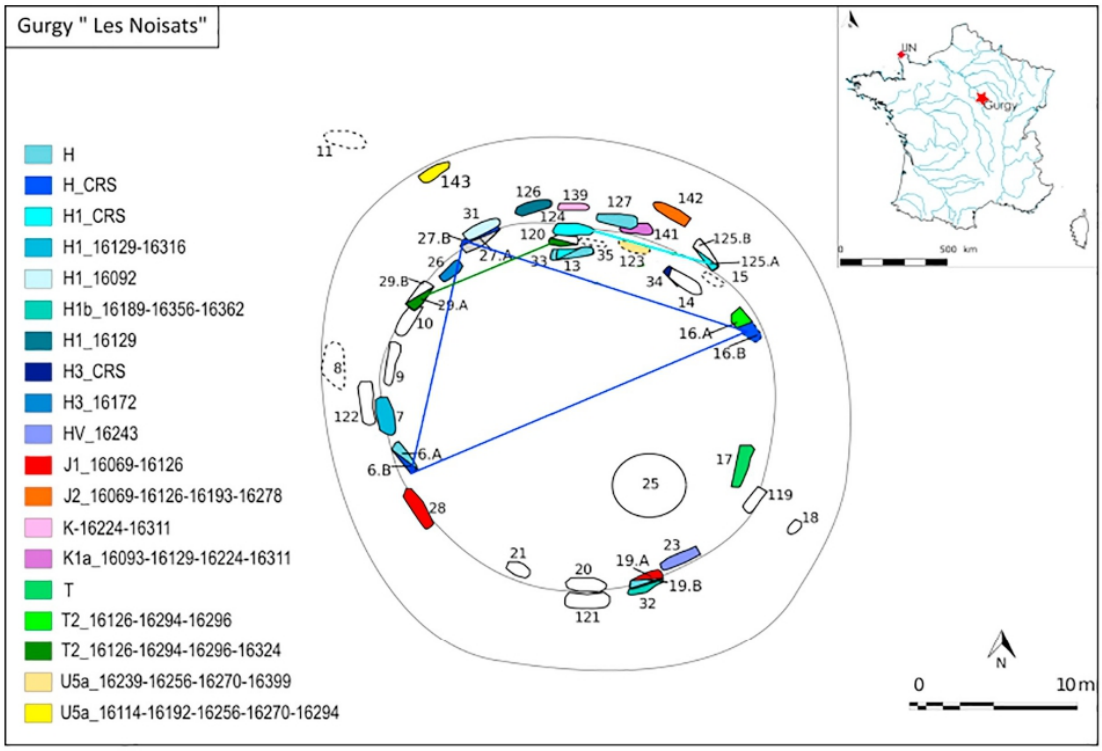


Fig. 2. Location of the Gurgy 'Les Noisats' site and spatial distribution of the mitochondrial (mtDNA). Individuals sharing a mtDNA haplotype are linked by a line.

remains of at least 127 individuals (of which 41 were cremated) (Lefort and Rottier, 2014). All aDNA analyses were conducted on individuals recovered from burials (*i.e.,* not cremated) and targeted 51 individuals distributed throughout the entire necropolis. The sample included all individuals published *in* Fischer et al. (Fischer et al., 2018) plus 6 newly analysed individuals (S1 Table). To obtain a clear picture of the genetic diversity of sub-groups corresponding to distinct necropolis sectors or funerary practices, we targeted individuals from both outside ($N = 32$) and inside the enclosure ($N = 19$), as well as several individuals from the same small groups of burials. The sample was thus supposed to addressing the genetic variability of intra- and extra-enclosure groups and to test for potential groupings of individuals according to maternal or paternal kinship.

Contrary to the Urville-Nacqueville necropolis, which is outstanding for the period and the region, the Gurgy 'Les Noisats' (GLN) site is typical of the necropolises known for the Paris Basin during the Late Iron Age. This site corresponds to a tumulus that grouped a total of 35 graves, containing the remains of at least 40 individuals. Among the graves discovered, 8 correspond to plural tombs, and 5 of them group an adult and an immature. The limited number of individuals allowed to submit all of them to palaeogenetic analyses (S2 Table). The diameter of the tumulus (approximately 30 m) as well as the absence of selection of the deceased according to age or sex or the majority of burials over cremation appeared consistent with necropolises observed for the same context (Baray, 2003; Marion et al., 2009). The combination of these characteristics with a short duration of use of the tumulus (200 years, based on metallic material, unpublished) allowed us to assume that the population recovered in the GLN tumulus was representative of the whole local community.

Since both necropolises were used during a short period (less than two hundred years) and because biological studies conducted on both sites have shown the absence of selection of the dead according to age or sex, we expect that the funerary groups were representative of the local communities as a whole. For the specific case of the UN, a change in the funerary treatment could be highlighted as related to age at death since children were usually buried while adults were burnt (Lefort and Rottier, 2014). If burnt adults were not accessible for our aDNA study, the absence of age or sex selection of individuals having access to the necropolis suggests that the gene pool recovered for the buried children group may reflect the population gene pool. Consequently, we consider that the sampling strategy designed in our study was adequate to unravel entire communities' gene pools and to question the presence of groups genetically differentiated within each necropolis.

2.2. Ancient DNA analyses and descriptive analyses

Most UN samples were collected during excavations (from 2012 to 2014) with all precautions against contaminations. Teeth were then preferentially collected for adults, whereas intact long bones were selected for immature individuals. All sampling performed after 2015 targeted petrous bones according to the recent discovery of the exceptional DNA conservation in this anatomical element (Pinhasi et al., 2015). The GLN human remains were collected for genetic analyses in 2016, 12 years after the excavations (unpublished). We targeted for all GLN individuals, in order of preference, petrous bones then teeth and, finally, bones. Since GLN human remains had been collected without any precautions against contamination and regularly manipulated during post-excavation studies, they were systematically decontaminated before extraction *i.e.,* scraped, cleaned with bleach and subsequently exposed to UV radiation for 20 min for each side.

The genetic analyses targeted the uniparental markers permitting the characterization of maternal (mitochondrial DNA, mtDNA) and paternal lineages (Y-chromosome). Our approach combined the analysis of 18 mtDNA and 10 Y-chromosome SNPs (single nucleotide polymorphisms) and the sequencing of the mtDNA Hyper Variable Sequence (HVS-1). Details of all analyses can be found in Rivollat et al.

(2015). Y-chromosome SNP analyses were conducted on adult individuals identified as males through osteological analyses (determined by the Bruzek (Bruzek, 2002) and DSP (Murail et al., 2005) methods) as well as adults with undetermined sex and all immature individuals.

The genetic diversities of the GLN and UN groups were measured through the computation of Nei genetic diversity (h^2) using Arlequin software (version 3.5.1.2) (Excoffier and Lischer, 2010). Fisher's exact tests were used to test the statistical significance of genetic diversity differences measured between groups or DNA conservation variability observed between sites. The tests were performed with BiostaTGV (https://biostatgv.sentiweb.fr/?module=tests/fisher). Resampling analyses were performed with R 3.6.0 (R Core Team, 2018) taking into account sample size heterogeneity between groups for the comparison of Nei's diversity indices (see R script in SI). Adjusted bootstrap confidence interval (Zieffler, Harring, & Long, 2011) were computed for the differences in Nei's indices between the groups under study, using 10,000 bootstrap replicates.

To discuss the genetic affinities of UN and GLN communities with ancient European human groups, we ran a series of descriptive analyses using the datas published by Fischer and colleagues, which includes 1433 mitochondrial sequences dating from the Palaeolithic to the Iron Age (42,500–300 cal. BC), divided into 29 chronological, geographical and cultural groups (Fischer et al., 2018) (S3 Table). The proportions of shared mtDNA haplotypes and population-specific pairwise genetic distances (FST) were computed using Arlequin software (version 3.5.1.2)(Excoffier and Lischer, 2010). A principal component analysis (PCA) based on mtDNA haplogroup frequencies was carried out, taking into account the major European haplogroups identified and distinguished in aDNA literature targeting European populations: H, HV, I, J, K, N, T, U4, U5a, U5b, U, V, W, X and "others". The PCA was performed using R (R Core Team, 2018) and the R package FactoMineR (Lê et al., 2008).

3. Results and discussion

3.1. DNA conservation variability among necropolises

Mitochondrial lineages reported for the UN site combined those already published in Fischer et al. (2018) and updated (some SNP profiles and HVS-I sequences could be completed), plus those obtained on 6 newly analysed individuals. In the end, 42 mitochondrial haplogroups (determined through SNP analysis) could be characterized over 51 targeted individuals (80.7% success rate), and 43 complete and authenticated HVS-1 sequences (mtDNA haplotypes) could be obtained (82.7% success rate) (S1 and S4a Tables). Concerning the Y chromosome, 17 partial or complete SNP profiles were obtained, permitting us to corroborate the sex of 3 adults identified as males through osteological analyses and to unravel the existence of male individuals in the immature group ($N = 15$) (see details in S4b Table). The analyses conducted on the 40 individuals originating from the GLN necropolis permitted the characterization of 27 mitochondrial haplogroups (67.5% success rate) and 23 complete HVS-1 sequences (57.5% success rate). A total of 19 Y-chromosome SNP profiles, complete or partial, were obtained and confirmed the morphological sex of 6 male adults and provided new clues for males identification for 11 individuals (see details in S1, S4c and S4d Table).

A higher success rate of HVS-1 sequence recovery could be observed for UN individuals when compared to GLN individuals (UN: 82.7%; GLN:57.5%, statistically significant; p value = 0.00846). The excellent conservation of mitochondrial DNA has already been highlighted for the UN necropolis (Fischer et al., 2018) and could be explained by its location on the edge of the Channel foreshore. Moreover, immature UN individuals were regularly discovered in benches made of plants, confirming the very exceptional conservation parameters in UN. In addition, this organic material appears to have been responsible for the formation of a crust on the bones that may have protected them from various degradations.

Since our sampling targeted petrous bones, teeth and other bones, we tested for differential mitochondrial DNA conservation among these anatomical elements (S1. Figure). Fisher's exact tests revealed significant mtDNA conservation differences among anatomical elements for UN samples, with an easier mtDNA recovery for the teeth compared to other skeletal elements (p value = 0.045). This result is consistent with the recent report of a higher mtDNA/nuclear DNA ratio for teeth compared to petrous bones (Furtwängler et al., 2018). Given the lower number of samples, especially for bones ($N = 2$), we did not perform statistical tests to compare GLN samples. No significant differences in mtDNA recovery could be highlighted between teeth and bones (other than petrous bones), even after merging the UN and GLN results to increase the number of samples. Finally, contrary to that for teeth and bones, we observed a similar mtDNA recovery from GLN and UN petrous bones, whereas the taphonomic environments were very different. This point is in line with studies that demonstrated that DNA was less subject to environmental variations within petrous bones (Gamba et al., 2014; Hansen et al., 2017).

Finally, when samples from both sites were merged to increase sample size, mitochondrial DNA appeared to be more preserved for adults than immature individuals. Even if the difference was not significant (p value = 0.478), this observation could be explained by skeletal conservation variation related to age at death. Indeed, it has been clearly shown that the anatomical conservation index (ICA) of immature individuals was lower than that measured for adults, highlighting differential macroscopic conservation according to age at death (Bello et al., 2002).

3.2. French Iron Age communities' internal social dynamics

A noticeable variety of mtDNA haplogroups could be characterized for the UN group (N individuals = 43), including K1, J1, H, H1, H2, H3, H5, H6/8, H11, U4, U5a, U5b, I, V, T1 and T2 major lineages (Fig. 1). A total of 16 sub-haplogroups and 27 distinct haplotypes could be determined among the UN sample. Among the mtDNA haplotypes discovered, 9 were shown to be shared between at least two distinct individuals, indicating possible maternal kinship (S1 Table). However, several of these shared maternal lineages corresponded to mtDNA haplotypes very frequent within ancient European groups, and their interpretation in terms of kinship determination may be erroneous. This is the case for H (CRS), H1 (CRS), J1 (16069-16126), U4 (163556) and V (16298) lineages shared by 2 to 3 individuals inside the necropolis. More interestingly, some individuals shared infrequent lineages that may thus be more informative in terms of maternal kinship, as this is the case for K1a (16093-16172-16224-16311), K1b1a (16093-16224-16311-16319), H2a2b (16235-16291), H6/8 (16362) and H1 (16213) haplotypes carried by 2 to 3 individuals (Fig. 1). It is worth noting that individuals sharing these maternal lineages were discovered both inside and outside the enclosure.

The smaller GLN group (N individuals = 27) is unsurprisingly characterized by a smaller number of mtDNA sub-haplogroups ($N = 9$) encompassing lineages H, H1, H3, HV, J1, J2, K, U5a and T2. A total of 13 distinct haplotypes could be determined among the GLN sample, of which 3 were shown to be shared between at least 2 individuals. However, maternal lineages shared between GLN individuals all corresponded to very frequent mtDNA haplogroups (H (CRS), H1 (CRS) and T2a1b (16126-16294-16296-16324) haplotypes), impeding any discussion in terms of maternal kinship (Fig. 2).

For both UN and GLN communities, a striking homogeneity of the Y-chromosome lineages could be observed, all of them corresponding either to R* or R1b (M343) haplogroups. However, we must highlight that the SNP markers used to characterize the individual paternal haplogroups were very low in number and did not permit deep exploration inside the Y-chromosome phylogeny. Furthermore, numerous artefactual alleles regularly appeared in the SNP profiles, complicating lineage determination. The paternal uniformity unravelled for French

Iron Age groups is consequently in part the result of the genotyping design. Regardless of the case, we consistently found in our Iron Age samples R*/R1b paternal lineages that are linked to the massive migration from the steppes and dated to the Late Neolithic-to-Bronze Age transition (Haak et al., 2015). This migration was responsible for an impressive genetic turnover in the European populations, with Neolithic haplogroups being replaced by new paternal (R1a and R1b) lineages originating from the eastern regions (see below).

The Nei genetic diversity was calculated for each Iron Age group based on maternal markers and provided clues for high maternal diversity for both UN and GLN communities (0.969 and 0.885, respectively). A nonparametric adjusted bootstrap 95% percentile interval was computed for this difference, yielding the range of [−0.2377; −0.0026]. This range of values indicates likely candidates for the true value of genetic diversity difference between these two groups. Since this interval does not include the null value, it provides moderate evidence for the hypothesis that there is a higher diversity in the UN group. We propose that the high maternal genetic diversities measured and the variation of diversities observed between our French Iron age communities can be explained by *(i)* the groups' residence rules and *(ii)* the constitution of the populations buried in the necropolises.

3.2.1. A patrilocal matrimonial system?

The gene pools of societies practising patrilocal residence rules are characterized by a series of specific features, including a low paternal lineage diversity (linked to low mobility of men) combined with a high maternal diversity (related to important mobility of women among groups, introducing new lineages in the recipient population) (Dudar et al., 2003; Oota et al., 2001). Both features could be unravelled for UN and GLN sites and suggested that these communities practised patrilocal residence rules. It is worth noting that aDNA studies have regularly provided arguments permitting the identification of patrilocal residence rules for ancient European groups (Haak et al., 2008; Knipper et al., 2017; Lacan et al., 2011). For example, a study conducted by Knipper et al. (2017) on Bell Beaker and Early Bronze Age societies from Central Europe and based on aDNA and isotopic data highlighted patrilocal residence system as well as exogamy for women. In this specific case, a high mitochondrial diversity ($h^2 = 0.9924$) could be calculated. Because the maternal diversity calculated by Knipper et al. covered 80 individuals spread over 7 distinct archaeological sites dated between 2500 and 1700 BCE (representing approximately 27 generations), we believe that the high maternal diversities measured for GLN and UN communities, composed of individuals originating from a unique site and distributed among only 7 generations (approximately 200 years) for GLN and only 3 generations (less than 100 years) for UN, constitute a clear argument for patrilocality.

For both UN and GLN necropolises, even if some individuals shared the same mitochondrial lineages, no group of tombs related to maternal lines could be detected (Figs. 1 and 2). The absence of visible structuration of the funerary spaces according to maternal affinities may provide argument in favor of patrilinearity. In that case, the paternal homogeneity characterized inside both necropolises may be consistent with a structuration of the necropolises in link with paternal kinships. If it is obvious that more precise genomic data are necessary to confirm this hypothesis, it is nevertheless interesting to note that patrilocality and patrilinearity have both been proposed for Gaulish societies according to textual and archaeological data. In that respect, ancient texts, such as *De Bello Gallico* or Strabon's writings have provided arguments to consider that Gallic societies had practised patrilocal residence rules, with inter-ethnic alliances linked to the exchange of women between *civitas* (the *civitas* being a political entity that included several *pagi*, *i.e.,* group of tribes with a specific ethnic identity; Lewuillon, 1990). In the same way, according to the work of Lewuillon (1990), Gallic societies may have been built on the fundamental and dominant principle of patrilinearity, with a very strong impact of paternal heredity on communities' internal social structuration. Palaeogenetic data obtained for Late Iron Age UN and GLN communities are thus in line with archaeological or textual arguments. Since the UN group revealed a maternal diversity statistically higher than the one measured for the GLN group, we confronted at the very local scale funerary and genetic traits available to discuss the constitution of each "dead community".

3.2.2. Different funerary groups' constitution?

Numerous arguments have permitted the identification of the UN site as an important place of exchange with Southern England. Indeed, the site is located along the Channel coast and faces two port sites of Southern England: Hengistbury Head and Poole Harbour. Exchanges with this region are mirrored by the presence in the UN of cultural elements shared on the both side of the Channel. This is notably the case for circular buildings, the use of lignite as a raw material for the manufacture of bracelets or the position of some buried adults, which evokes the one encountered among the Durotriges group (a contemporary group based in Dorset; Lefort et al., 2015). Obviously, the interpretation of the UN site as a place of human circulation and gene flow along the Channel and the Atlantic coast (as already discussed in Fischer et al., 2018), could explain the higher maternal diversity measured for the community.

Since the UN funerary space was clearly organized in different sectors (inside and outside an enclosure), we explored whether this funerary space organization was linked to any genetic differentiation. The observed maternal diversity (h^2) was found to be higher for the group discovered outside the enclosure (0.983) than for the group buried inside the enclosure (0.976). This might suggest that the enclosure constituted a funerary sector that welcomed a special group of deceased. Given the relatively small sample sizes (respectively $N = 19$ inside and $N = 32$ outside the enclosure), the adjusted bootstrap confidence interval, including the null value as a credible candidate for the difference in genetic diversity between these two groups, failed to provide a strong evidence in favor of this hypothesis (extensive results available as Supporting Information online) however, this observation was reinforced by the apparent exclusion of several maternal lineages (notably lineages J1 and T) from the enclosure group (Fig. 1). Consequently, we can propose the hypothesis that the enclosure was dedicated to a specific group of the community, characterized by lower genetic diversity. This hypothesis resonates with the propositions offered by archaeological studies. In some necropolises dated to the Late Iron Age, the presence of an enclosure was attributed to the appropriation of the territory by a dominant family, who gathered its deceased members in a dedicated funerary space. The structuration of the funerary space would then reflect the social hierarchy of the community members (Lambot, 2000; Verger, 2009). In the specific case of the UN necropolis, the enclosure may thus have received the members of a dominant family, characterized by lower genetic diversity than the rest of the community, due to its smaller effective size and/or endogamy. The fact that some individuals sharing the same maternal lineage were distributed both inside and outside the enclosure (Fig. 1) seems counterintuitive with the hypothesis of a funerary space organized according to family structure. However, since textual sources suggest that social status was inherited through paternal lines (Lewuillon, 1990) and that our genetic data would be in accordance with societies practising patrilinearity, the funerary space should be rather structured alongside Y-chromosome lineages. Unfortunately, our low-resolution analysis of paternal lineages does not permit us to test this point. An alternative hypothesis concerning the constitution of the dead groups having access to the different UN sectors may include chronological evolution from an initial group. Indeed, some archaeological arguments may indicate that the enclosure was used before the rest of the necropolis.

Notably, individuals UN-4 and UN-108 were found in graves dug across the enclosure ditch and must therefore have been buried after the enclosure disappearance. This could indicate that the enclosure and the individuals buried in it were more ancient than the individuals found outside. In such a case, the older funerary group found in the enclosure could have corresponded to a smaller funding group (with a lower diversity), which may have been at the origin of a larger community found outside the enclosure or have been replaced by this more recent group. Nevertheless, the chronological succession of genetically differentiated groups must have occurred over only a hundred years *i.e.,* the duration of use of the UN necropolis. Whatever the case, if the processes implied in the genetic differentiation of the groups found inside *vs.* outside the enclosure in Urville-Nacqueville remain to be determined, the presence in the site of two genetically differentiated groups must be taken into account when addressing broad scale issues including groups' biological affinities, genetic legacies and dynamics.

As already mentioned, the combination of these characteristics with a short duration of use of the tumulus (200 years) allowed us to assume that the population recovered in the GLN tumulus was representative of the whole local community. The lower maternal genetic diversity measured for the GLN group could be explained by the fact that the necropolis welcomed the members of a more local community than the cosmopolitan population found in the UN site. According to Gerritsen (Gerritsen, 2006, 2003), a local community includes people who interact daily in a reduced social context in space, such as hamlets or a group of farms, and who can share a common burial place and could therefore be considered a group of affiliated individuals. For other authors, the extended family group is a unit of production, consumption and social interaction in which people participate in collective decisions and defend their own interests and those of their members (Fernández-Götz, 2014). For our study, we preferred to use the term local community in the sense defined by Gerritsen.

Interestingly, several studies have permitted a better understanding of the local organization of Gaul societies. Notably, Brun's work has permitted to show that, in a rural context, territories were organized into isolated farms distributed every 3 to 5 km (Brun, 2011). This spatial organization of agricultural communities appears to have been established during the second part of the Bronze Age and persisted during the Iron Age. More recent studies have estimated the number of *vici* and *aedificia* composing a *civita* (Lejars and Gruel, 2015; Verger, 2009). These terms refer to various political, spatial and social entities proposed for the Gallic communities. Thus, a *civitas* was a political entity that included several *pagi*, *i.e.,* groups of tribes characterized by specific ethnic identities. *Civitas* were composed of *vici* grouping themselves within several *aedificia* (Fernández-Götz, 2014). The *aedificia* corresponded to both the farm buildings and their inhabitants and could be compared to what Fernandez-Götz called "households" (Fernández-Götz, 2014). For some authors, these households represent the "locus of everyday life and producer of most of the activities and things that archaeologists recover" (Earle and Kristiansen, 2010) and must therefore be distinguished from the nuclear family concept. In this special context, different theoretical types of tomb and habitat configurations have been proposed (Brun, 2011). Among them, the model "grouped tombs and dispersed habitat", *i.e.,* a common funerary site used for several households scattered around the necropolis could correspond to what we found in GLN. While no habitat area is currently known and associated with the GLN tumulus, the moderate number of burials and the lower mitochondrial diversity observed prompt us to propose the hypothesis of the use of the tumulus by a local community distributed among few *aedificia.*

The data available for UN and GLN necropolises thus indicated (i) that they welcomed different types of communities (more cosmopolitan for UN *vs.* more local for GLN) and (ii) that the structuration of the funerary space in UN was linked to a genetic structuration of the community. Consequently, it is necessary to take into account these specificities for the reconstruction of broad-scale population dynamics.

3.3. French Iron age communities' affinities and dynamics

3.3.1. A common maternal legacy but distinct exchange networks

We first conducted descriptive analyses taking into account the gene pools of whole UN and GLN groups. A principal component analysis (PCA) based on mtDNA haplogroup frequencies was computed after the merging of the UN and GLN gene pools with those of available ancient groups dated from the Palaeolithic to the Iron Age (database published in Fischer et al., 2018). Since potential maternal kinship within both UN and GLN necropolises has been previously noted (which may bias haplogroup frequency estimations), we carried out PCA either considering all the individuals (Fig. 3) or only one individual per haplotype (S2 Fig). As the exclusion of potentially maternally related individuals had no significant effect on the PCA structure, we decided in the main text to present the PCA obtained for the entire UN and GLN groups.

The PCA built with PC1 and PC2 (23.58% and 13.24%, respectively) (Fig. 3a) confirmed that most of the variations in mtDNA haplogroup frequencies lies between ancient European hunter-gatherers, Neolithic and Bronze Age groups. In this PCA, the UN and GLN samples grouped with other Iron Age groups from Spain and Germany, and this western European Iron Age cluster showed clear affinities with Bronze Age groups, indicating global maternal continuity between groups from both periods. The first important outcome of our analyses was then the demonstration of a coherent western European Iron Age group (composed of populations from Germany, France and Spain), notably characterized by a high proportion of haplogroup H (UN = 38.63%, GLN = 58.6%, IA_Spain = 37.5% and IA_Germany = 36.36%)(S6 Table). Such proportions of haplogroup H are close to the values observed for current European populations. Since it has been demonstrated that the major genetic ancestral components of current European populations were introduced during the Bronze Age (Allentoft et al., 2015; Haak et al., 2015), the resemblance between Iron Age groups and extant European populations was expected. The second important outcome of our analyses was directly linked to the previous one and corresponded to the characterization of a clear maternal steppe legacy in both UN and GLN communities. Distinct lines of evidence supported this point. First, the UN and GLN position in the PCA appeared linked to high frequencies of maternal lineage H and a noticeable proportion of haplogroups U4 (for UN group) and I, three characteristics shared with European Bronze Age groups bearing an important steppe legacy (S6 Table). Second, clear affinities between our French Late Iron Age communities and Yamnaya pastoralist groups or groups presenting a major steppe-ancestry component (*i.e.,* groups linked to Corded Ware Culture (CWC), groups associated with Bell Beaker in Germany (BBC_GER), Great Britain (BBC_GB) or Spain (BBC_Spain), and Early Bronze Age groups from Great Britain (EBA_GB)) could be consistently supported through (i) the study of shared informative haplotype frequencies (S7 Table) or (ii) the measurement of close genetic distances (FST; S8 Table). Lastly, the partial data obtained for Y-chromosome lineages in UN and GLN revealed a striking majority of haplogroups R*/R1b that were mainly associated with the arrival of steppe migrants in central Europe after 3000 BCE (Allentoft et al., 2015; Haak et al., 2015; Mathieson et al., 2015).

If shared maternal legacy could be unravelled for both French Late Iron Age groups, we could identify some divergences in terms of genetic affinities with distinct regional ancient groups. The second PCA, computed with PC1 and PC3 (respectively 23.58% and 11.70%) (Fig. 3b), tended to associate groups dated from the Neolithic to the Iron Age, found within each European region. In this PCA, it is worth noting that the GLN group held a specific position close to the Middle Neolithic group from the same location (MN_France; Rivollat et al., 2015) and to ancient groups from Spain associated with Bell Beaker culture or dated to the Early Bronze Age. The maternal affinities between GLN and ancient groups from Spain were also supported by low FST values (all in the range of 0.02; S8 Table) as well as noticeable shared haplotype rates with the Spanish group associated with the Epicardial (6.67%) or dated to the

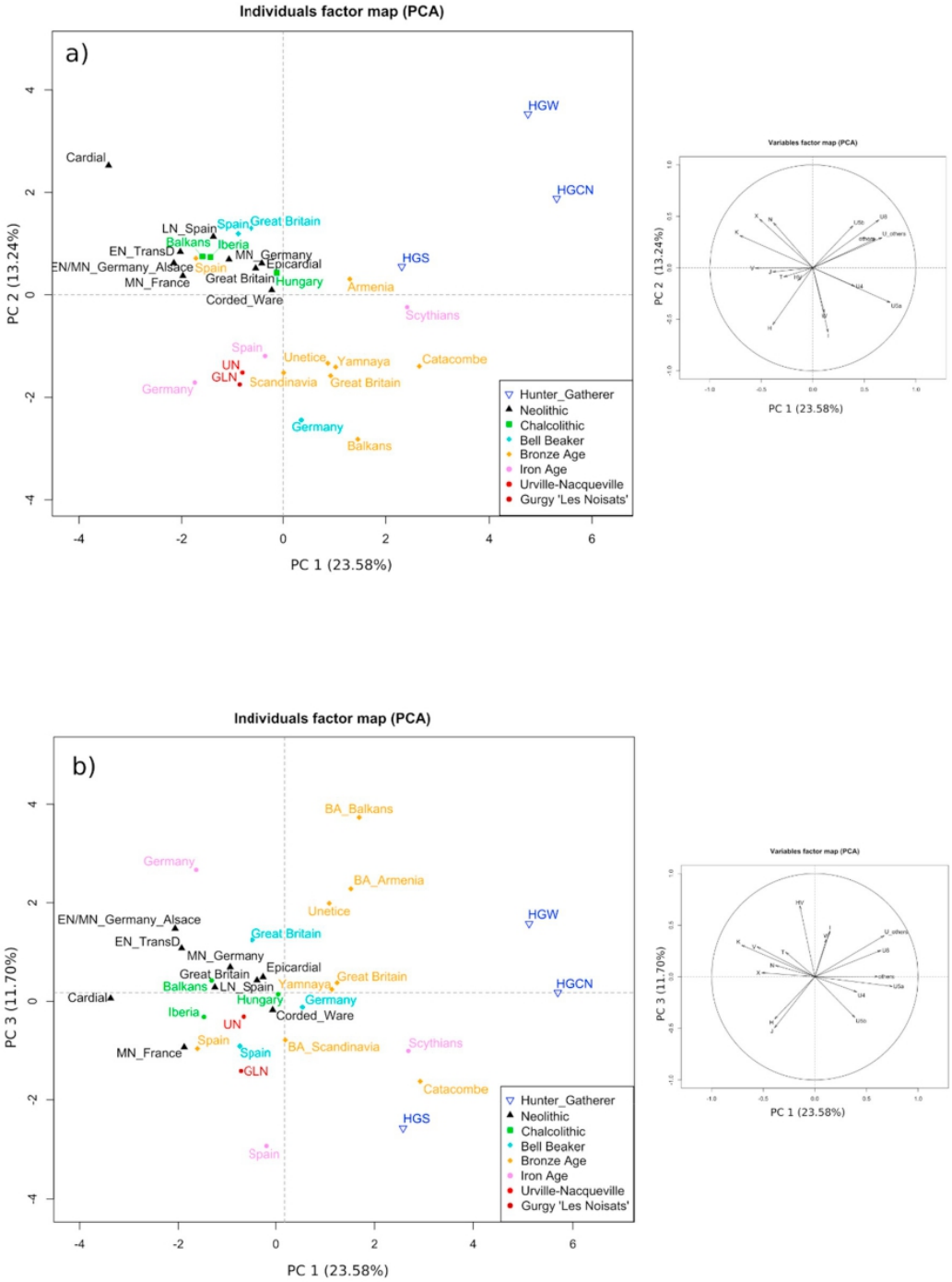


Fig. 3. Principal component analysis (PCA) on the ancient mtDNA dataset. A) PCA performed on haplogroup frequencies, built with PC1 and PC2 B) PCA performed on haplogroup frequencies, built with PC1 and PC3. HGCN: Hunter-gatherers from Central Europe; HGW: Hunter-gatherers from Western Europe; HGS: Hunter-gatherers from Southern Europe; CAR: Cardial; EN: Early Neolithic; MN: Middle Neolithic; LN: Late Neolithic; UN: Urville-Nacqueville; GLN: Gurgy 'Les Noisats'.

Bronze Age (6.67%) (S7 Table). If similar maternal affinities could be identified between the UN group and groups from Spain (through the study of both shared informative haplotype frequencies (S7 Table) or genetic distances (S8 Table)), they were always found in combination with affinities with groups from Great Britain, associated with Bell Beaker culture or dated to the Early Bronze Age. For the UN group, these maternal links with Great Britain and Spain may be explained by genetic exchanges along the Atlantic coast either during the Neolithic or the Bronze Age periods (as already discussed in Fischer et al., 2018). In sum, the different geographical positions of the UN and GLN communities, inserted in distinct exchange networks, may have been responsible for the slight differentiation of their maternal gene pools and affinities.

3.3.2. Distinct funerary groups - distinct maternal legacy?

Because we could demonstrate that the Urville-Nacqueville funerary group was composed of two maternally differentiated sub-groups (corresponding either to two socially distinct groups and/or to a chronological evolution from an initial group), we tested for potential distinct maternal legacy. We consequently performed all the same descriptive analyses (PCA, FST, shared haplotypes), separating groups buried inside the enclosure ("UN_intra_enclos") *vs.* groups found outside the enclosure ("UN_extra_enclos"). Interestingly, the results of these analyses revealed different maternal affinities depending on the group considered. Notably, we observed in PCA computed with either PC1 and PC2 (23.03% and 13.5%) or PC1 and PC3 (23.03% and 11.72%) that "UN_intra_enclos" and "UN_extra_enclos" groups were systematically placed in very distinct positions. In the first PCA, the group originating from the enclosure notably held a very special outlier position, whereas the group buried outside the enclosure was found to be very close to the GLN group. This first analysis may indicate a very special maternal constitution of the group having access to the UN enclosure. However, the results obtained through subsequent analyses were more difficult to interpret. Indeed, the second PCA (S3 Fig) indicated affinities between the group buried outside the enclosure and Neolithic groups of Germany, Spain and Great Britain, while the group found inside the enclosure was determined to be closer to the groups from Spain dated from the Late Neolithic or the Chalcolithic periods. The FST calculated for the distinct funerary groups also pointed out different affinities, with the group from the enclosure being closer to the Channel/Atlantic coast groups (EBA_GB = 0.01625; Cardial = 0.01823; BBC_Spain = 0.01848; CH_Iberia = 0.02099) while the group outside the enclosure presented more affinities with French groups from the Paris basin dated from the Neolithic and Iron Ages (MNF = 0.00865: GLN = 0.01039) as well as with various groups from Central Europe (EN_MN_Germany_Alsace = 0.01716; EN_transDanubia = 0.0863 and IA_Germany = 0.01963) (Table S9). Finally, affinities regarding eastern groups differentiated the two UN funerary groups. Notably, maternal affinities with the Yamnaya pastoralist groups were stronger for the group outside the enclosure in regard to the group buried inside the enclosure (FST 0.02755 and 0.04687, respectively; shared haplotypes 14.634% and 2.439%). All data in hand consequently tended to show that the group having access to a specific funerary structure in the UN necropolis, an enclosure, was characterized by a special maternal gene pool, showing affinities with ancient groups distributed along the Channel or the Atlantic region (Spain). In contrast, the group buried outside the enclosure may have resembled the typical French Gaul community found in GLN. These elements of discussion would reinforce the idea of a social structuration linked to the funerary organization found in the UN necropolis and/or support the hypothesis of a funding group, partly originating from an allochthonous region, establishing the necropolis and having access to the enclosure. Then, this group may have opened this matrimonial system and this funerary space to some populations, which are more similar to the one observed at GLN. Although these hypotheses need to be tested through more precise palaeogenomic analyses, the results obtained highlight the fact that genetically differentiated groups can be encountered within cemeteries and that these groups may present very distinct genetic affinities with ancient or contemporaneous human groups from other regions. The identification of these genetically differentiated funerary groups and discussions concerning their specific composition constitute a clear prerequisite before addressing broad-scale phylogeographical issues.

4. Conclusion

The ancient DNA results obtained for two human groups of the French Late Iron Age are in total accordance with textual sources or archaeological data describing both paternal residence rules and patrilinearity for Gaulish societies. Beyond these common internal social dynamics, the comparison of genetic, osteological and archaeological data permitted us to note that the necropolises analysed welcomed communities with distinct compositions. Indeed, the Urville-Nacqueville necropolis, located along the Channel seashore and linked to a port, appeared to host a more cosmopolitan community than the Gurgy 'Les Noisats' tumulus that may have received the deceased of a local community. Moreover, the fine-scale analysis of both communities revealed that the organization of the funerary space in the UN necropolis was directly linked to a genetic structuration of the funerary group. Indeed, data in hand permitted us to propose that the enclosure discovered in this site may have either received the members of a dominant family or a smaller funding group that may have been at the origin of a larger community found outside the enclosure. Finally, we demonstrated that genetically differentiated groups found within the UN necropolis presented very distinctive signals concerning genetic affinities with contemporary or more ancient groups. These results highlight how fine-scale analyses of ancient groups permit a better understanding of community establishment or internal social functioning necessary for a correct assessment of broad-scale genetic affinities.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no conflicts of interest.

Acknowledgments

We would like to warmly thank R. Petit and the Pierroton Genome Transcriptome team for their comments and assistance. We would also like to thank G. Depierre as well as the members of the Université de Bourgogne and the UMR 6298 ArTeHiS for their hospitality during the sampling of the Gurgy 'Les Noisats' collection. We also acknowledge everyone who contributed to excavations at UN and GLN. We finally thank anonymous reviewers for helpful and constructive comments which greatly improved the manuscript.

Data availability statement

The sequences were deposited in the GenBank database (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/; accession numbers MH051192 – MH051228 and MK612040 – MK612073).

Funding sources

This study benefitted from excavation grant support from the Ministère de la Culture et de la Communication, the Service Régional de l'Archéologie de Basse-Normandie (number OA2033 and OA3123) and DRASM (Direction of submarine archaeological research), and from Department of Manche, as well as the Service Régional de l'Archéologie de Bourgogne (site number 89 198 008). This research was funded by a ministerial grant from the Research National Agency as part of the ANR-10-LABX-52 (http://www.agence-nationale-recherche.fr/) (Identi-Fer project, S. Rottier Dir, 2018–2020). The study was also financially supported by a PhD research grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche for CEF (http://www.enseignementsup-recherche.gouv.fr/). Part of the experiments presented (SNPs analyses) were performed at the Genomic and Sequencing Facility of Bordeaux, grants from the Conseil Régional d'Aquitaine n°20030304002FA and 20040305003FA, https://www.nouvelle-aquitaine.fr/, from the European Union, FEDER n°2003227 and from Investissements d'avenir, Convention attributive d'aide N°ANR-10-EQPX-16-01, http://www.agence-nationale-recherche.fr/. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.101942.

References

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., Ebel, A.V., Epimakhov, A., Frei, K., Furmanek, M., Gralak, T., Gromov, A., Gronkiewicz, S., Grupe, G., Hajdu, T., Jarysz, R., Khartanovich, V., Khokhlov, A., Kiss, V., Kolář, J., Kriiska, A., Lasak, I., Longhi, C., McGlynn, G., Merkevicius, A., Merkyte, I., Metspalu, M., Mkrtchyan, R., Moiseyev, V., Paja, L., Pálfi, G., Pokutta, D., Pospieszny, Ł., Douglas Price, T., Saag, L., Sablin, M., Shishlina, N., Smrčka, V., Soenov, V.I., Szeverényi, V., Tóth, G., Trifanova, S.V., Varul, L., Vicze, M., Yepiskoposyan, L., Zhitenev, V., Orlando, L., Sicheritz-Pontén, T., Brunak, S., Nielsen, R., Kristiansen, K., Willerslev, E., 2015. Population genomics of bronze age Eurasia. Nature 522, 167–172. https://doi.org/10.1038/nature14507.

Baray, L., 2003. Pratiques funéraires et sociétés de l'âge du Fer dans le Bassin parisien (dernier quart du VIIe s. — troisième quart du IIe s. av. J.-C.). Edition CN. ed. Paris.

Baray, L., 2016. In: CNRS (Ed.), Les cimetières celtiques du Bassin parisien (VIIè-IIe siècle av. J.-C.). Systèmes typologique et chronologique. Gallia, Hors série, Paris.

Beau, A., Rivollat, M., Réveillas, H., Pemonge, M.H., Mendisco, F., Thomas, Y., Lefranc, P., Deguilloux, M.F., 2017. Multi-scale ancient DNA analyses confirm the western origin of Michelsberg farmers and document probable practices of human sacrifice. PLoS One 12, 1–16. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179742.

Bello, S., Signoli, M., Rabino Massa, E., Dutour, O., 2002. Les processus de conservation différentielle du squelette des individus immatures. Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris 14.

Brun, P., 2011. Les territoires en Europe pendant les Âges du Bronze et du Fer. In: Kourtessi-Philippakis, G., Treuil, R. (Eds.), Archéologie Du Territoire, de L'Egée Au Sahara. La Sorbonne, La Sorbonne, pp. 213–230.

Bruzek, J., 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. Am. J. Phys. Anthropol. 117, 157–168. https://doi.org/10.1002/ajpa.10012.

Delor, J.-P., 2013. Carte archéologique de la Gaule 89–1 et 89–2: L'Yonne.

Dudar, J.C., Waye, J.S., Saunders, S.R., 2003. Determination of a kinship system using ancient DNA, mortuary practice, and historic records in an upper Canadian pioneer cemetery. Int. J. Osteoarchaeol. 13, 232–246. https://doi.org/10.1002/oa.680.

Duval, A., 1976. Aspects de La Tène moyenne dans le Bassin Parisien. Bull. la Société préhistorique française. Études Trav. 73, 457–484. https://doi.org/10.3406/bspf.1976.8403.

Earle, T., Kristiansen, K., 2010. Introduction: theory and practice in the late prehistory of Europe. In: Earle, T., Kristiansen, K. (Eds.), Organizing Bronze Age Societies. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–33.

Excoffier, L., Lischer, H.E.L., 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and windows. Mol. Ecol. Resour. 10, 564–567. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.

Fernández-Götz, M., 2014. Identity and Power: The Transformation of Iron Age Societies in Northeast Gaul. (Amsterdam. ed. Amsterdam).

Fischer, C.-E., Lefort, A., Pemonge, M.-H., Couture-Veschambre, C., Rottier, S., Deguilloux, M.-F., 2018. The multiple maternal legacy of the late Iron age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France. PLoS One 13, e0207459. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207459.

Furtwängler, A., Reiter, E., Neumann, G.U., Siebke, I., Steuri, N., Hafner, A., Lösch, S., Anthes, N., Schuenemann, V.J., Krause, J., 2018. Ratio of mitochondrial to nuclear DNA affects contamination estimates in ancient DNA analysis. Sci. Rep. 8, 14075. https://doi.org/10.1038/s41598-018-32083-0.

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. Nat. Commun. 5, 5257. https://doi.org/10.1038/ncomms6257.

Gerritsen, F., 2003. Local Identities. Landscape and Community in the Late Prehistoric Meuse-Demer-Scheldt Region, Amsterdam. (ed. Amsterdam).

Gerritsen, F., 2006. Archaeological perspectives on local communities. In: John, L. (Ed.), Bintliff, J.L. A Companion to Archaeology. John Wiley & Sons, Ltd, Oxford, pp. 141–145.

Haak, W., Brandt, G., Jong, H.N. d, Meyer, C., Ganslmeier, R., Heyd, V., Hawkesworth, C., Pike, A.W.G., Meller, H., Alt, K.W., 2008. Ancient DNA, strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the later stone age. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 18226–18231. https://doi.org/10.1073/pnas.0807592105.

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., Kunst, M., Kuznetsov, P., Meller, H., Mochalov, O., Moiseyev, V., Nicklisch, N., Pichler, S.L., Risch, R., Rojo Guerra, M.A., Roth, C., Szécsényi-Nagy, A., Wahl, J., Meyer, M., Krause, J., Brown, D., Anthony, D., Cooper, A., Alt, K.W., 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.

Hansen, H.B., Damgaard, P.B., Margaryan, A., Stenderup, J., Lynnerup, N., Willerslev, E., Allentoft, M.E., 2017. Comparing ancient DNA preservation in petrous bone and tooth cementum. PLoS One 12, e0170940. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170940.

Harris, E.E., 2017. Demic and cultural diffusion in prehistoric Europe in the age of ancient genomes. Evol. Anthropol. Issues, News, Rev. 26, 228–241. https://doi.org/10.1002/evan.21545.

Hure, A., 1931. Le Sénonais aux âge du Bronze et du Fer. In: Les Senons d'après l'archéologie.

Johannsen, N.N., Larson, G., Meltzer, D.J., Vander Linden, M., 2017. A composite window into human history. Science 356, 1118–1120. https://doi.org/10.1126/science.aan0737. (80-.).

Keyser-Tracqui, C., Crubézy, E., Ludes, B., 2003. Nuclear and mitochondrial DNA analysis of a 2,000-year-old necropolis in the Egyin Gol Valley of Mongolia. Am. J. Hum. Genet. 73, 247–260. https://doi.org/10.1086/377005.

Knipper, C., Meyer, C., Jacobi, F., Roth, C., Fecher, M., Stephan, E., Schatz, K., Hansen, L., Posluschny, A., Höppner, B., Maus, M., Pare, C.F.E., Alt, K.W., 2014. Social differentiation and land use at an early Iron age "princely seat": bioarchaeological investigations at the Glauberg (Germany). J. Archaeol. Sci. 41, 818–835. https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.09.019.

Knipper, C., Mittnik, A., Massy, K., Kociumaka, C., Kucukkalipci, I., Maus, M., Wittenborn, F., Metz, S.E., Staskiewicz, A., Krause, J., Stockhammer, P.W., 2017. Female exogamy and gene pool diversification at the transition from the final Neolithic to the early bronze age in Central Europe. Proc. Natl. Acad. Sci. 114, 10083–10088. https://doi.org/10.1073/pnas.1706355114.

Lacan, M., Keyser, C., Ricaut, F.-X., Brucato, N., Duranthon, F., Guilaine, J., Crubézy, E., Ludes, B., 2011. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 108, 9788–9791. https://doi.org/10.1073/pnas.1100723108.

Lambot, B., 2000. Les enclos funéraires en Champagne: indicateurs chronologiques, sociaux, culturels? Rev. archéologique Picardie 1, 147–159. https://doi.org/10.3406/pica.2000.2234.

Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. J. Stat. Softw. 25, 1–18. https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01.

Lefort, A., Rottier, S., 2014. Opération de fouilles archéologiques sur l'estran d'Urville-Nacqueville. In: Rapport d'opération 2014: La nécropole de La Tène finale.

Lefort, A., Baron, A., Blondel, F., Méniel, P., Rottier, S., 2015. Artisanat, commerce et nécropole. Un port de La Tène D1 à Urville-Nacqueville. In: Olmer, F., Roure, R. (Eds.), Les Gaulois Au Fil de l'eau, Actes Du 37è Colloque International de l'Association Française Pour l'Etude de l'âge Du Fer (Montpellier, 2013). Ausonius, Bordeaux, pp. 481–514.

Lejars, T., Gruel, K., 2015. Peuple, civitates, pagi. In: Buchsenschutz, O. (Ed.), L'Europe Celtique à l'âge Du Fer (VIIIè - Ier Siècles). Presses universitaires de France, pp. 349–357.

Lewuillon, S., 1990. Affinités, parentés et territoires en Gaule indépendante: fragments d'anthropologie. Dialogues d'histoire ancienne 16, 283–358. https://doi.org/10.3406/dha.1990.1471.

Marion, S., Gaultier, M., Villenave, C., Chimier, J.-P., 2009. Sépultures et ensembles funéraires du second âge du Fer en Ile-de-France et en Région Centre. S. Marion, M. Gaultier, Villenave C, Chimier J.-P. et coll. In: Barral, P., Dedet, B., Delrieu, F., Giraud, P., Le Goff, I., Marion, S., Villard-Le Tiec, A. (Eds.), Gestes Funéraires En Gaule Au Second Age Du Fer. Presses Universitaires de Franche-Comté, Besançon.

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., Khokhlov, A., Kuznetsov, P., Lozano, M., Meller, H., Mochalov, O., Moiseyev, V., Guerra, M.A.R., Roodenberg, J., Vergès, J.M., Krause, J., Cooper, A., Alt, K.W., Brown, D., Anthony, D., Lalueza-Fox, C., Haak, W., Pinhasi, R., Reich, D., 2015. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. Nature 528, 499–503. https://doi.org/10.1038/nature16152.

Murail, P., Brůžek, J., Houët, F., Cunha, E., 2005. DSP: a tool for probabilistic sex diagnosis using worldwide variability in hip-bone measurements. Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris 17, 167–176.

Oota, H., Settheetham-Ishida, W., Tiwawech, D., Ishida, T., Stoneking, M., 2001. Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilocal versus patrilocal residence. Nat. Genet. 29, 20–21. https://doi.org/10.1038/ng711.

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, 1–13. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129102.

R Core Team, 2018. R: The R Project for Statistical Computing [WWW Document]. https://www.r-project.org/, Accessed date: 25 April 2019.

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. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125521.

Veeramah, K.R., 2018. The importance of fine-scale studies for integrating paleogenomics and archaeology. Curr. Opin. Genet. Dev. 53, 83–89. https://doi.org/10.1016/j.gde.2018.07.007.

Verger, S., 2009. Société, politique et religion en Gaule avant la Conquête. Eléments pour une étude anthropologique. Pallas 80, 61–82.

Zieffler, Harring, Long, 2011. Comparing Groups: Randomization and Bootstrap. Methods Using R. https://doi.org/10.1002/9781118063682. June 2011.

Principaux résultats de l'étude

- Confrontation de deux pools mitochondriaux de l'âge du Fer français : les nécropoles d'Urville-Nacqueville (120-80 BC, Manche) et Gurgy 'Les Noisats' (300-100 BC, Yonne) :
  - UN : 51 individus analysés, 43 haplogroupes et 37 haplotypes mitochondriaux déterminés.
  - GLN : 40 individus analysés, 28 haplogroupes et 23 haplotypes mitochondriaux caractérisés.
- Les deux communautés présentent une diversité mitochondriale importante. Aucun regroupement de tombes et aucune sépulture double ne présente la même lignée maternelle. Ces résultats, confrontés aux données de la littérature, permettent de proposer un fonctionnement patrilocal et patrilinéaire.
- Les résultats indiquent que la population d'UN, associée à un port, est plus cosmopolite et tournée vers les échanges le long de la Manche et de la côte Atlantique.
- Le groupe inhumé à GLN pourrait être un petit groupe plus familial.
- Le nombre important d'individus analysés à UN permet de comparer la composition du groupe à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos. Les résultats suggèrent que les sous-groupes inhumés à UN présentent des affinités génétiques très distinctes avec des groupes humains anciens ou contemporains d'autres régions d'Europe occidentale.
- Cette étude renforce l'idée que l'identification des groupes génétiquement différenciés au sein des sites archéologiques et la discussion sur leur composition spécifique constituent une condition préalable avant d'aborder des questions phylogéographiques à grande échelle.

Main results of the study

- Confrontation of two mitochondrial pools from the French Iron Age : the necropolises of Urville-Nacqueville (120-80 BC, Manche) and Gurgy « Les Noisats » (300-100 BC, Yonne) :
  - UN : 51 individuals analyzed, 43 mtDNA haplogroups and 37 haplotypes determined.
  - GLN : 40 individuals analyzed, 28 mtDNA haplogroups and 23 haplotypes characterized.
- Both communities present significant mitochondrial diversity. No group of tombs and no double burials share same maternal lineage. These results, combined to textual sources, allow us to propose a patrilocal and patrilineal functioning.
- The results indicate that the population of UN, associated to a port, is more cosmopolitan and included in exchanges network along the English Channel and the Atlantic coast.
- The group buried in GLN tumulus could correspond to a smaller group, a more local community.
- The large number of individuals analyzed at UN permits to compare the composition of the groups buried inside *vs* outside the enclosure. The results suggest that the groups distinguished through their burial localisation present very distinct genetic affinities with previous or contemporary Western European populations.
- This study reinforces the idea that the identification of genetically differentiated groups within archaeological sites and discussion of their specific composition is a prerequisite for addressing large-scale phylogeographic issues.

IV. Le site de Barbuise : fonctionnement et comparaisons diachroniques

Une partie des données utilisées pour cette étude a été obtenue par I. DUCOUSSO dans le cadre de son mémoire de recherche (Master 2 Biogéosciences) « Pratiques funéraires au 2nd âge du Fer : l'exemple de Barbuise (Aube, V-IIIe avant J.-C.). Apports de la paléogénétique / paléogénomique » réalisé sous la direction de M.-F. DEGUILLOUX (MCF, Université de Bordeaux), C.-E. FISCHER, M.-H. PEMONGE (CNRS) et S. ROTTIER (MCF, Université de Bordeaux) au sein du laboratoire PACEA (CNRS, Université de Bordeaux).

Toutes les tableaux relatifs à cette partie sont disponibles en annexe : *Partie 3 – Chapitre 2 (II.1 à II.6).*

IV.1. Matériel & Méthodes

Pour cette partie, nous avons compilé les données issues des sites d'Urville-Nacqueville (UN), de Gurgy 'Les Noisats' (GLN) et de Barbuise 'Les Grèves de Frécul' (GDF). Pour les sites d'UN et de GLN, nous avons repris les données publiées (Fischer *et al.,* 2019) et présentées dans la partie précédente (voir Partie 3 – Chapitre 2 – I.). Pour GDF, nous avons pu obtenir un pool mitochondrial conséquent permettant d'aborder des questionnements à l'échelle locale et régionale ainsi que des questions concernant la mise en place de ce groupe.

Nous avons sélectionné **46 individus** (voir Partie 2 – Chapitre 1) **répartis sur l'ensemble des secteurs Est et Ouest de la nécropole** que nous avons soumis aux mêmes analyses que les individus issus des sites d'UN et de GLN.

Afin de discuter des affinités génétiques des groupes d'UN, GLN et GDF entre eux mais aussi avec les groupes anciens d'Europe, nous avons réalisé plusieurs analyses descriptives en utilisant les données publiées par Fischer et collègues (2019) que nous avons actualisées. La base de données actualisée est composée de 2562 séquences mitochondriales datées du Paléolithique à l'âge du Fer (42 500 – 80 cal. BC). Nous avons sélectionné 1531 séquences d'intérêt, divisées en 32 groupes chronologiques, géographiques et culturels. Les proportions d'haplotypes (ADNmt) partagés ainsi que les distances génétiques entre populations (Fst) ont été calculées grâce au logiciel Arlequin (v. 3.5.1.2 ; Excoffier and Lischer, 2010). Des analyses en composantes principales (ACP) basées sur les fréquences d'haplogroupes mitochondriaux ont été réalisées en prenant en compte les haplogroupes majeurs européens identifiés dans la littérature sur l'ADN ancien qui cible les populations Européennes : H, H1, HV, I, J, K, N1a, N*, T, U4, U5a, U5b, U8, U*, V, W, X et

« autres ». Les ACP ont été calculées grâce au logiciel R (v. 3.5.3) et le package FactoMineR (Lê, Josse and Husson, 2008).

IV.2. Résultats & Discussions

a. Diversité génétique

Urville-Nacqueville

Pour rappel, une forte diversité mitochondriale a été mise en évidence à Urville-Nacqueville. Sur les 51 individus analysés, nous avons pu déterminer les haplogroupes de 43 individus et identifier une grande variabilité d'haplogroupes incluant H, H1, H2, H3, H5, H6/8, H11, U4, U5a, U5b, I, K1, T1, T2, V et W. Les séquences HVR-1 de 27 individus ont pu être déterminées. Au total, 16 haplogroupes et 27 haplotypes distincts ont pu être mis en évidence (Fischer *et al.,* 2019).

La diversité du chromosome Y est plus complexe à discuter car les SNPs utilisés pour caractériser les lignées paternelles ne permettent pas d'explorer la phylogénie du chromosome Y. Nous notons tout de même que les 17 hommes identifiés appartiennent à la lignée R* ou R1b (M343) (Fischer *et al.,* 2019).

Gurgy 'Les Noisats'

Pour rappel, sur les 40 individus analysés, 28 ont livré des résultats exploitables. Un total de 9 haplogroupes (incluant H, H1, H3, HV, J1, J2, K, U5a et T2) et de 13 haplotypes a pu être déterminé.

Comme pour le groupe d'UN, tous les hommes identifiés appartiennent aux lignées paternelles R* ou R1b (Fischer *et al.,* 2019).

Barbuise 'Les Grèves de Frécul'

Sur les 46 individus analysés, nous avons pu déterminer **34 haplogroupes** et **20 haplotypes**. Parmi les haplogroupes identifiés, nous observons : H, H1, I, N1a, U4, X. C'est, à notre connaissance, la première fois que l'haplogroupe N1a, typique des groupes Néolithiques issus du courant danubien, est observé dans des groupes postérieurs au Néolithique. Un total de 35 haplogroupes et 13 haplotypes distincts a pu être déterminé.

Parmi les haplotypes mitochondriaux identifiés, quatre sont partagés par au moins deux individus, indiquant un possible lien maternel entre ces individus. Cependant, certains haplotypes correspondent à des lignées maternelles fréquentes au sein des groupes européens anciens et leur

interprétation en terme de liens de parenté pourrait être erronée. Il s'agit des haplotypes H_CRS, K_16224-16311 et I_16129-16223-16391. L'haploytpe H_16342 est partagé par deux individus et correspond à un haplotype plus rare au sein des populations européennes anciennes. En effet, cet haplotype n'est observé que 3 fois dans notre base de données (soit une fréquence de 0,117 %), dont 2 fois à GDF. Par ailleurs, il est intéressant de noter que les deux individus qui partagent cet haplotype sont inhumés au sein du même enclos (fig. 50), ce qui pourrait renforcer l'idée d'un lien de parenté entre ces individus.

La lignée paternelle a pu être déterminée pour 10 des individus et, comme pour UN et GLN, tous les individus appartiennent aux lignées paternelles R* ou R1b.

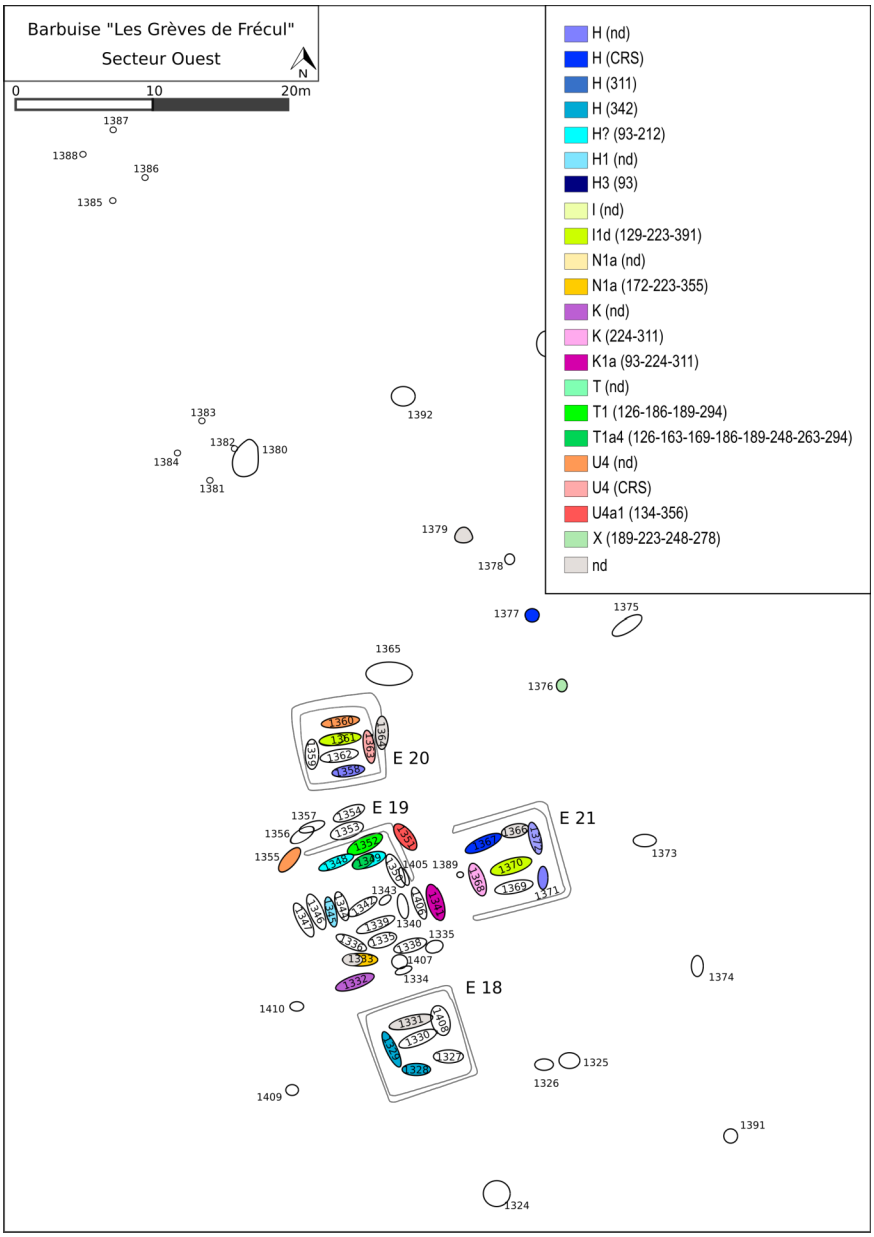


Figure 50: Figure 12 : Répartition des lignées maternelles au sein du secteur ouest de la nécropole de Barbuise

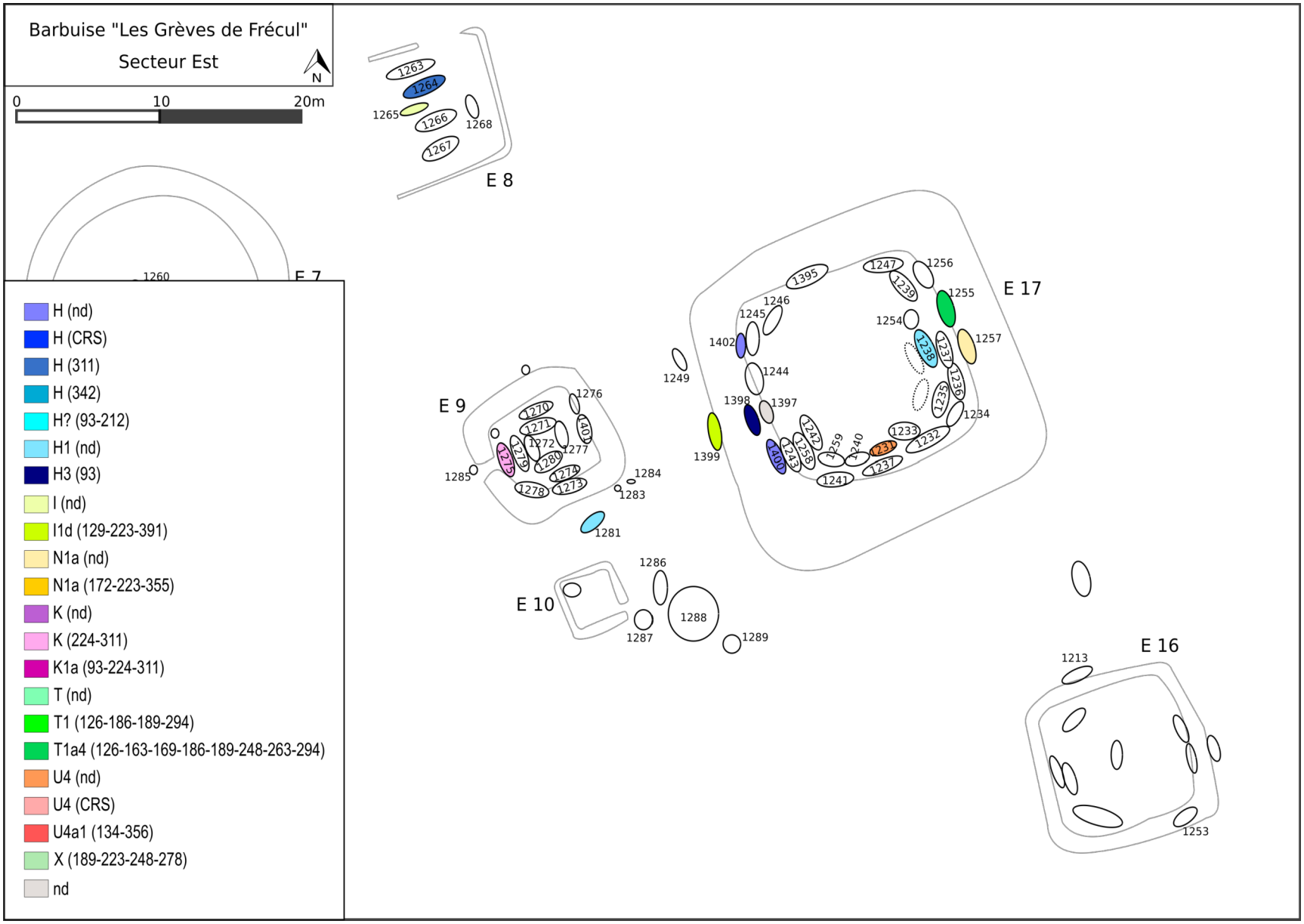


Figure 51: Répartition des lignées maternelles au sein du secteur est de la nécropole de Barbuise

b. Fonctionnement du groupe inhumé à Barbuise 'Les grèves de Frécul'

Le calcul de la diversité mitochondriale (h^2) met en avant une **communauté diversifiée**, avec un h^2 de 0,9221 ± 0,0381, soit une diversité intermédiaire entre ce qui est observé à Urville-Nacqueville (h^2 = 0,96) et à Gurgy 'Les Noisats' (h^2 = 0,87). Pour ces deux derniers sites, deux hypothèses ont été envisagées pour expliquer ces variations de diversité : *(i)* les règles de résidence des groupes et *(ii)* la constitution des populations inhumées (Fischer *et al.,* 2019).

Les données génétiques obtenues pour les sites de GLN et UN, ainsi que leurs confrontations avec les données archéologiques et littéraires issues de l'étude des textes classiques ont permis de proposer l'hypothèse de groupes patrilocaux (Fischer *et al.,* 2019), c'est-à-dire des groupes dans lesquels le « couple » réside dans le village, ou en tout cas dans le territoire de la famille du « mari ». Cette hypothèse semble aussi probable pour le groupe inhumé à Barbuise. En effet, le h^2 mitochondrial calculé est élevé pour un groupe composé d'individus issus d'un même site occupé pendant environ 200 ans, soit environ 7 générations.

Il est intéressant de noter que les autres groupes issus d'un seul site daté de l'âge du Fer ont aussi des valeurs élevées de h^2. C'est le cas, par exemple, du groupe inhumé au Glauberg, en Allemagne (h^2 = 0,9167 ± 0,0920 ; Knipper *et al.,* 2014) ou de celui inhumé à Novilara, en Italie (h^2 = 0,9778 ± 0,0540 ; Serventi *et al.,* 2018). C'est la récurrence de données similaires concernant la diversité génétique maternelle des groupes de l'âge du Fer en Europe qui permet de conforter l'hypothèse de groupes patrilocaux, hypothèse déjà émise par certains auteurs ayant étudié les textes classiques (Lewuillon, 1990).

Étonnamment, la diversité observée pour les groupes de l'âge du Fer du Sud-Ouest de l'Europe, notamment en Espagne, est plus faible. Il est intéressant de noter que pour le site de La Hoya, la diversité génétique est de h^2 = 0,8063 ± 0,0785 (Núñez *et al.,* 2016). Cette valeur ne peut malheureusement pas être corrélée au fonctionnement du groupe et/ou du regroupement au sein de l'espace funéraire car ce site correspond à la mort d'individus à la suite d'un évènement brutal (cf Partie 1 – Chap. 1 ; Núñez *et al.,* 2016). Cependant, si on considère la diversité génétique d'individus dispersés sur le territoire espagnol (h^2 = 0,8893 ± 0,0632 ; Olalde *et al.,* 2019), elle reste aussi relativement faible par rapport aux autres. Cela soulève alors une question : la diversité génétique (maternelle) est-elle moindre en Espagne que pour le reste de l'Europe à l'âge du Fer ?

Un autre aspect qui peut être évoqué concernant le mode de fonctionnement de ces groupes de l'âge du Fer est l'utilisation d'un système de filiation patrilinéaire, *i.e.* un système au sein duquel le

statut social, les biens… sont transmis selon les lignées paternelles. Cette patrilinéarité a déjà été discutée par certains auteurs, comme par exemple S. Lewuillon (Lewuillon, 1990). La patrilinéarité a par ailleurs été proposée pour les groupes d'Urville-Nacqueville et de Gurgy 'Les Noisats' à partir de l'étude de l'ADN mitochondrial (Fischer *et al.,* 2019). Pour ces deux sites, aucun regroupement de tombes ou de sépultures doubles (sauf le cas particulier des jumeaux d'UN ; Fischer *et al.,* en préparation) n'est lié au partage d'une même lignée maternelle (Fischer *et al.,* 2019). L'absence d'une structuration de l'espace funéraire en fonction des lignées maternelles ainsi que l'homogénéité des lignées paternelles sont deux arguments en faveur de l'hypothèse de patrilinéarité (Fischer *et al.,* 2019).

À Barbuise, ces deux arguments peuvent aussi être mis en avant pour discuter d'un système de filiation basé sur l'ascendance paternelle. En effet, la répartition des lignées maternelles au sein de la nécropole et des différents enclos ne semble pas, *a priori*, montrer de structuration de l'espace funéraire en lien avec les lignées maternelles et on observe, pour chaque enclos, une diversité des lignées maternelles. Par ailleurs, les données obtenues pour la sépulture double 1349 montrent que les deux individus inhumés ne partagent pas la même lignée maternelle (1349-A : H_16093-16212 et 1349-B : T1a4_16126-16163-16169-16186-16189-16248-16263-16294), bien qu'il s'agisse de deux femmes adultes (une adulte jeune et une adulte mature).

Cependant, nous constatons quelques cas particuliers, notamment au sein des enclos E 18, E 20 et E 21. Ces trois enclos sont situés dans le secteur Ouest de la nécropole et regroupent chacun un faible nombre d'individus.

Pour les enclos E 20 et E 21, nous remarquons quelques similarités. En effet, ces deux enclos sont composés de 6 individus (les individus situés en bordure de l'enclos ou recoupant le fossé de l'enclos ne pouvant clairement être attribués à l'enclos, nous préférons les exclure) et l'individu au centre de l'enclos est porteur de la lignée maternelle I1d_16129-16223-16391 même si cette position au centre de l'enclos est plus évidente dans le cas de l'enclos E 21 (fig. 50). Par ailleurs, il est intéressant de remarquer que l'individu situé « au centre » de cet enclos E 21 est un homme adulte qui a été inhumé avec un fourreau, une fibule et un objet indéterminé (non publié). Les autres individus présents dans cet enclos ne semblent pas être soumis à un recrutement particulier puisqu'on retrouve aussi bien des hommes (N=2), des femmes (N=1) ainsi que des individus adultes (N=5) et immatures (N=1 ; non publié). Cette organisation n'est pas sans rappeler celle que l'on peut observer dans d'autres nécropoles de la région, comme par exemple la nécropole de Saint-Benoît-sur-Seine « La Perrière » (Aube ; Millet, 2008) ou celle d'Acy-Romance « La Croisette »

(Ardenne ; Méniel and Lambot, 1997) au sein desquelles des individus de sexe masculin, associés à un mobilier particulier sont inhumés en position centrale de l'enclos. Dans ces deux cas, les enclos sont interprétés comme des regroupements familiaux organisés autour d'un ancêtre fondateur (Millet, 2008 ; Lambot and Méniel, 1997). Pour le cas de l'enclos E 21 de Barbuise, cette hypothèse ne peut pas être exclue. En effet, la diversité des lignées maternelles (au moins 3 lignées distinctes) pourrait être corrélée à un groupe fondé sur le principe de patrilinéarité. De plus, le recrutement observé au sein de cet enclos ne semble pas être particulier et pourrait correspondre à celui d'un petit groupe familial. Le même raisonnement peut être appliqué pour l'enclos E 20 bien que, comme mentionné précédemment, la position centrale de l'individu I1d (GDF 1361) soit moins explicite. En outre, aucune donnée biologique n'est disponible pour cet enclos, rendant toutes les comparaisons compliquées.

Le cas de l'enclos E 18, bien que différent, n'en demeure pas moins intéressant. Cet enclos est constitué d'au moins 6 individus. Parmi ces 6 individus, 4 sont identifiés comme des hommes adultes, 1 est un adulte de sexe indeterminé et 1 individu est immature (non publié). Dans 4 sépultures, du mobilier a été mis au jour. Il s'agit d'anneaux en fer, de fibules (ou fragments de fibules) et de fourreaux ainsi que de deux épées (non publié). De surcroît, les données génétiques obtenues montrent que deux des individus partagent la même lignée maternelle (H_16342). Or, cette lignée est plutôt rare dans les populations anciennes car, comme nous l'avons mentionné précédemment, nous ne retrouvons cette lignée que chez 3 individus (2 à Barbuise et 1 au Néolithique en Allemagne, à Quedlinburg, 3950-3400 cal. BC). Les deux individus porteurs de cet haplotype sont un homme adulte et un immature inhumés à proximité l'un de l'autre (fig. 50). Ces données nous permettent de proposer l'hypothèse d'un lien maternel existant entre ces deux individus, sans que l'on puisse préciser ce lien. Cela ne semble pas contradictoire avec l'hypothèse d'une société patrilocale et patrilinéaire. Cependant, le recrutement particulier ainsi que la présence d'épées au sein de cet enclos nous pousse à envisager un fonctionnement différent de celui proposé pour E 20 et E 21. La société Gauloise est présentée comme une société segmentaire et hiérarchisée (Verger, 2009 ; Fernandez-Götz, 2013 ; Lejars and Gruel, 2015) et les guerriers pourraient représenter une fraction de cette société. Dans ce cas, il n'est pas impossible d'imaginer que cet enclos E 18 soit réservé à une certaine partie de la société, par exemple à la classe des guerriers. La présence d'un immature au sein de cet enclos n'est pas antinomique avec cette hypothèse. La société Gauloise étant fondée sur la patrilinéarité, il est envisageable que le statut social soit transmis par le père et que l'âge au décès n'ait pas d'influence sur le statut social de l'individu.

Enfin, le fonctionnement de l'enclos E 19 est plus complexe puisqu'il est constitué d'un plus grand nombre d'individus (NMI = 27 ; non publié). Deux faits retiennent cependant notre attention. Le premier est, comme nous l'avons mentionné plus haut, l'absence de lien maternel au sein de la sépulture double 1349. Le second est le partage d'un haplotype rare (identifié jusqu'à présent uniquement pour le site de Barbuise) entre deux individus, à savoir les individus 1349-A et 1348, qui implique un lien maternel entre eux. Ces deux individus, un homme ainsi qu'une femme adultes, sont inhumés à proximité l'un de l'autre. Aucune donnée concernant le mobilier ou la position du corps ne permet de discuter d'autres liens potentiels entre ces deux individus. Concernant le recrutement au sein de cet enclos, il ne semble pas aussi spécifique que pour l'enclos E 18 puisque nous identifions des immatures, des adultes jeunes et matures ainsi que des hommes et des femmes. De ce fait, cet enclos pourrait plus facilement être rapproché des enclos E 20 et E 21 et correspondre à un enclos familial, à plus large échelle. Il pourrait aussi s'agir d'un enclos regroupant une communauté, comme ce que l'on observe à Gurgy 'Les Noisats' (Fischer *et al.,* 2019) et dans ce cas, le groupe inhumé pourrait être associé à plusieurs aedificia. Cependant, les comparaisons avec GLN sont compliquées puisque nous n'avons pas accès au même type de données. La diversité génétique calculée à GLN représente la diversité génétique au sein d'un même tumulus alors que celle calculée pour GDF correspond à la diversité générale de la nécropole, sans que l'on puisse discuter de la diversité à l'échelle d'un enclos. Nonobstant les biais et contraintes liées à la présente étude, au vu des différents éléments en notre possession (1 grand enclos cerné de 3 enclos plus petits au sein desquels une structuration est envisageable), nous pouvons émettre l'hypothèse suivante. **La partie Ouest de la nécropole pourrait accueillir une seule communauté, et la répartition en plusieurs enclos pourrait être liée au statut social des individus**. Une hypothèse similaire a déjà été proposée pour l'ensemble des nécropoles à enclos datées du IVe et du IIIe siècle BC en Champagne. En effet, pour P. Lambot, les enclos sont « de véritables marqueurs culturels, et même ethniques, dans le sens de 'peuple/tribu' » (Lambot, 2000, p. 155). La reprise des données biologiques et de l'étude du mobilier ainsi que l'obtention de données génomiques à l'échelle de chaque enclos pourraientt permettre de discuter de cette hypothèse.

En l'état actuel des données, le fonctionnement des enclos situés dans la partie Est de la nécropole ne peut pas être discuté (fig. 51). Notons tout de même que la structure des enclos ainsi que leur répartition les uns par rapport aux autres laisse supposer un fonctionnement différent de celui observé dans la partie Ouest.

Enfin, il est important d'aborder la question des individus en position assise. Comme nous l'avons précisé dans le chapitre « Matériel », ces individus sont exclus des enclos et sont, dans la littérature, parfois associés au divin (Delattre and Pecqueur, 2017). La comparaison de données génétiques entre deux ensembles distincts, à savoir d'une part les individus « inclus » dans la nécropole et d'autre part ceux qui semblent « exclus » était une opportunité de discuter du statut de ces individus « exclus » : sont-ils exclus car n'appartenant pas à la même communauté biologique ou sont-ils exclus de par leur statut social ? Sur les 3 individus « exclus » sélectionnés pour l'analyse, 2 ont livré des résultats. Les deux individus, 1376 et 1377 sont porteurs de deux lignées maternelles différentes. L'individu 1376 est X alors que l'individu 1377 est H (CRS), qui, comme nous l'avons évoqué, est une lignée peu informative car très présente dans les populations anciennes et actuelles. Il est intéressant de noter que seul l'individu 1376 est porteur d'une lignée maternelle X, mais l'haplogroupe X est retrouvé de façon régulière dans les populations anciennes européennes (la proportion varie de 2,3 % dans les populations Yamnaya à 11,53 % au Cardial). L'obtention de données génomiques sur ces individus et leur confrontation avec des données issues de sites comparables (par exemple à Acy-Romance) permettrait de mieux appréhender le statut de ces individus au sein des sociétés Gauloises. Ces deux échantillons (1376 et 1377) ont été ciblés pour nos analyses paléogénomiques mais les taux d'ADN endogène (respectivement 2,78 % et 0,23 %) ne nous ont pas permis d'obtenir des génomes à faible couverture.

Notre étude a permis d'obtenir des informations permettant de proposer des hypothèses à tester ultérieurement. Pour la suite des analyses, notamment les analyses phylogéographiques, nous considérons Barbuise comme un seul groupe.

c. Héritage maternel des groupes de l'âge du Fer en France

Pour l'ACP, nous avons compilé les fréquences d'haplogroupes observés au sein de nos 3 sites avec les fréquences observées pour les groupes anciens européens.

L'ACP construite avec les PC 1 (20,19 %) et PC 3 (11,20 %) permet de séparer les groupes de façon chronologique (fig. 53). La plupart des variations dans les fréquences des haplogroupes mitochondriaux se situe entre les anciens chasseurs-cueilleurs européens (HG ; en bleu) et les groupes du Néolithique (EN, MN, LN, Cardial, Epicardial ; en noir) et de l'âge du Bronze (en orange). Les groupes du Néolithique et de l'âge du Bronze se distinguent par la présence d'haplogroupes particuliers, notamment N1a (lignée spécifique du courant Danubien), U4, I et U5a qui eux sont des haplogroupes caractéristiques des populations de l'âge du Bronze et qui auraient été hérités des groupes Yamnaya issus des Steppes pontiques et caspiennes (Allentoft *et al.,* 2015 ;

Haak *et al.,* 2015). Les populations de l'âge du Fer (en rose pour les groupes Européens, en rouge pour les groupes français) forment un groupe et semblent proches des groupes de l'âge du Bronze, sauf le groupe d'Allemagne (N=11) et le groupe des Scythes (N=19). Ce dernier correspond à un groupe de populations nomades de l'Est de l'Europe et dont le mode de vie diffère de celui des autres groupes de l'âge du Fer européen.

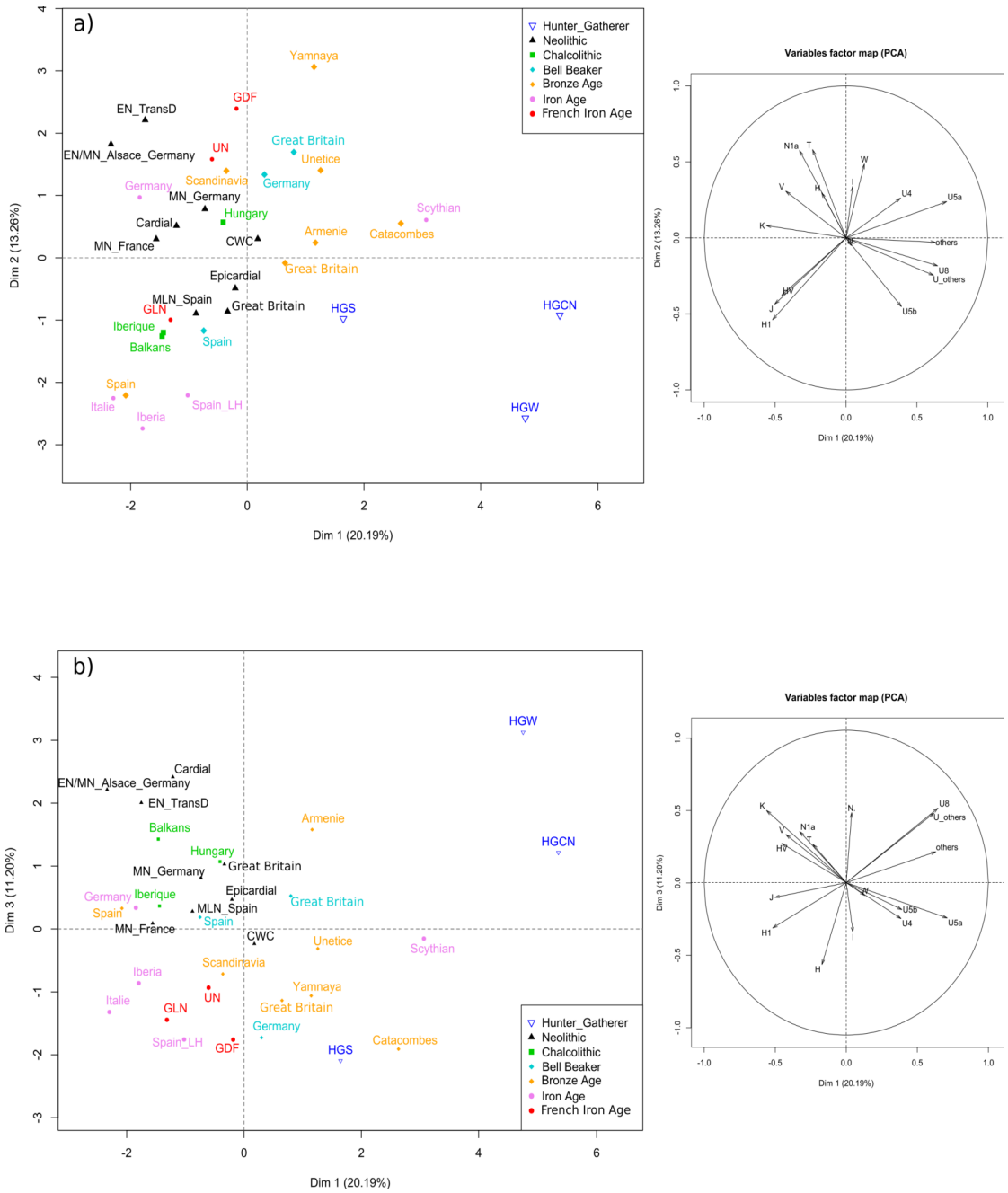


Figure 52: ACP construites à partir des fréquences des haplogroupes mitochondriaux. a)ACP construite avec PC 1 et PC2, et b) ACP construite avec PC1 et PC3

La position des groupes de l'âge du Fer est fortement influencée par les proportions de H, H1 et J1 (respectivement 39,53 %, 0 % et 6,97 % pour UN ; 32,14 %, 25 % et 10, 71 % pour GLN et 37,14 %, 5,71 % et 0 % pour GDF). La position d'UN et de GDF, plus proche des groupes de l'âge du Bronze, s'explique par les proportions d'haplogroupes U4 (4,65 % et 14,28 % respectivement) et I (4,65 % et 14,28 % respectivement) qui ne sont pas retrouvés à GLN. Par ailleurs, GDF présente une particularité par rapport à UN et GLN, puisqu'aucun individu n'est porteur de l'haplogroupe U5a.

L'ACP construite avec les PC 1 (20,19 %) et PC 2 (13,26 %) permet de séparer les groupes à la fois sur la chronologie mais aussi sur la géographie (fig. 53). On remarque que les groupes du Sud-Ouest de l'Europe (Espagne, Portugal ou péninsule Ibérique) ont tendance à se regrouper, quelque soit la période chronologique, confirmant une forte continuité maternelle dans cette région (Szécsényi-Nagy *et al.,* 2017). Le regroupement de ces groupes de la péninsule Ibérique s'explique par les fortes proportions d'haplogroupes H1, J et HV.

La position des groupes de l'âge du Fer sur cette ACP est intéressante. Le groupe inhumé à GLN se situe proche des groupes de la péninsule Ibérique, suggérant ainsi de potentiels liens avec cette région, liens qui ont déjà été mis en évidence pour le Néolithique (Rivollat *et al.,* 2015) et pour les périodes plus récentes (Fischer *et al.,* 2019). Le fait de distinguer les haplogroupes H et H1 permet de mieux visualiser cette proximité, le groupe de GLN ayant une forte proportion de H1 (25 %), caractéristique partagée avec les groupes espagnols.

Le groupe d'UN semble occuper une position intermédiaire entre les groupes du Néolithique d'Allemagne et les groupes du Campaniforme (notamment ceux d'Allemagne et de Grande-Bretagne) et de l'âge du Bronze, position influencée par la proportion de H (39,53 %) mais aussi de U4 (4,65 %) et de U5a (6,97 %).

Enfin, la position du groupe de GDF, elle aussi intermédiaire entre les groupes européens du Néolithique ancien et de l'âge du Bronze, s'explique par la présence de N1a (5,7 %), qui, comme nous l'avons dit, est spécifique des groupes du Néolithique, notamment des groupes LBK mais aussi par les proportions de U4 (14,28 %) et de I (14,28 %).

Nos trois groupes de l'âge du Fer français occupent ainsi des positions différentes au sein de l'ACP, mettant en évidence des compositions génétiques maternelles différentes et des affinités géographiques diverses.

Cette diversité des affinités se retrouve aussi dans les résultats des Fst. La mise à jour des données mitochondriales disponibles pour l'Europe (des chasseurs-cueilleurs à l'âge du Fer) ne semble pas avoir impacté les résultats publiés précédemment pour Urville-Nacqueville et Gurgy 'Les Noisats' (Fischer *et al.,* 2018 ; 2019).

Les plus faibles valeurs de Fst observées pour GDF sont celles calculées avec le groupe de l'âge du Bronze d'Arménie (0,00777), le néolithique moyen d'Allemagne (0, 01455), le groupe de la culture cordée (0, 01697), l'Epicardial (0,01808) et enfin avec le groupe d'Urville-Nacqueville (0,01041). Les valeurs calculées avec les groupes campaniformes et les groupes du début de l'âge du Bronze européen sont toutes autour de 0,02. Ces données sont cohérentes avec celles obtenues pour les haplotypes partagés. En effet, c'est avec le groupe de l'âge du Bronze de Grande-Bretagne que GDF partage le plus d'haplotypes (22,7 %) puis avec le groupe de l'âge du Bronze d'Arménie (9,09 %) et enfin avec deux groupes des Steppes, à savoir les Yamnaya (7,32 %) et les Catacombes (8,33 %). Il est aussi intéressant de noter que certains haplotypes informatifs, notamment le H (16342) ne sont partagés qu'entre GDF (deux individus) et un individu du Néolithique moyen en Allemagne. Ce résultat, couplé aux autres données (FST, ACP, présence de N1a) permet de mettre en évidence un héritage commun entre GDF et le Néolithique d'Allemagne. Diverses études, notamment sur la transition de l'âge du Bronze à l'âge du Fer ont montré qu'il existait des connexions culturelles entre les régions du Centre de la France et l'Allemagne (Milcent, 2006). Par ailleurs, ces régions sont au cœur du complexe Nord-Alpin et il est envisageable qu'elles aient entretenus des réseaux d'échanges privilégiés (commerciaux…).

De manière plus générale, les valeurs de FST calculées permettent de mettre en évidence :

- une continuité génétique mitochondriale plus importante à UN et à GLN qu'à GDF avec les groupes néolithiques du Bassin parisien en France ;
- une continuité génétique mitochondriale plus importante entre les groupes néolithiques du Sud-Ouest de l'Europe, notamment l'Espagne, et les groupes d'UN et de GLN par rapport à GDF ;
- une continuité mitochondriale plus importante entre les groupes néolithiques d'Europe Centrale, majoritairement représentée par l'Allemagne, et les groupes d'UN et de GLN par rapport à GDF, et ce malgré la présence de l'haplogroupe N1a à GDF ;

- un fort impact des groupes issus des Steppes à UN et à GLN et plutôt faible à GDF. Ces résultats semblent être contradictoires avec ceux de l'ACP où GLN semblait moins impacté par l'héritage des Steppes que GDF ;
- une proximité génétique maternelle entre UN et la Grande-Bretagne et ce dès les périodes anciennes, notamment le Néolithique, confirmant ainsi les liens existants de part et d'autre de la Manche sur le temps long (fig. 53) ;
- une forte proximité maternelle entre UN et l'Espagne qui semble se mettre en place dès le Néolithique et qui confirme les liens mis en évidence le long de la côte Atlantique (fig. 53) ;
- GDF semble partager moins d'affinités avec les autres groupes européens de l'âge du Fer que les groupes d'UN et de GLN.

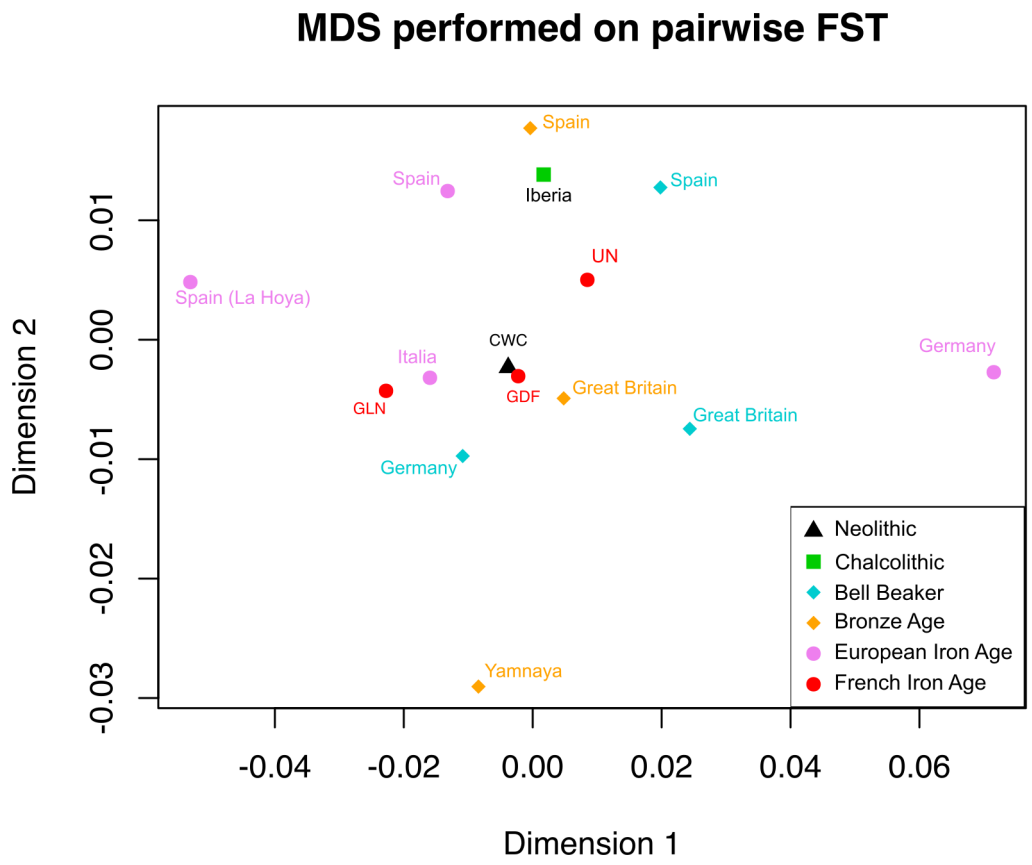


Figure 53: MDS construite à partir de la matrice de FST

Au niveau du territoire français, pour l'âge du Fer, il est intéressant de noter que la plus forte distance génétique observée est celle entre GLN et GDF qui sont pourtant deux groupes issus de la

même zone géographique (sud-est du Bassin parisien, haute vallée de la Seine). Ceci semble indiquer qu'il existe une forte diversité du pool mitochondrial à l'échelle intra-régionale, illustrant une fois de plus la nécessité de discuter des données à l'échelle du site, afin de comprendre la composition du groupe, l'origine de ses individus, les modes de recrutement… avant de confronter les résultats à une plus vaste échelle.

Étant donné ces résultats, nous n'avons pas souhaité réunir les groupes de GDF et de GLN dans un pool mitochondrial « Bassin parisien ». En effet, nous aurions alors perdu les signatures spécifiques à chaque groupe.

Les résultats présentés montrent que ces deux sites du Bassin parisien sont intégrés à des réseaux d'échanges différents. Le groupe de Barbuise ne semble pas entretenir d'échanges avec le Sud, contrairement à Gurgy 'Les Noisats' (Rivollat *et al.,* 2015 ; Fischer *et al.,* 2019).

Principaux résultats de l'étude

- Les analyses ont porté sur 46 individus de la nécropole de Barbuise 'Les Grèves de Frécul'. Nous avons pu déterminer 34 haplogroupes et 20 haplotypes mitochondriaux. La lignée paternelle a pu être identifiée pour 10 individus.
- Une importante diversité mitochondriale est observée, cohérente avec une communauté patrilocale et exogame pour les femmes.
- Les données obtenues permettent de discuter de l'organisation du secteur ouest de la nécropole. Ce secteur est organisé par 4 enclos, un plutôt central, les 3 autres étant autour de ce dernier. Ces 4 enclos pourraient accueillir une seule et même communauté et la répartition des individus au sein de ces enclos serait alors liée au statut social des individus.
- La comparaison des données obtenues avec celles de Gurgy 'Les Noisats' et d'Urville-Nacqueville met en évidence :
  - un pool maternel 'âge du Fer' européen en continuité avec les groupes de l'âge du Bronze ;
  - une affinité particulière entre les groupes néolithiques et Barbuise, qui s'explique par la présence de lignées maternelles N1a ;
  - des affinités géographiques spécifiques, en lien avec des réseaux d'échanges particuliers. GLN semble tourné vers le sud (Espagne), UN vers la façade Atlantique et la Manche et GDF vers l'est (Allemagne).

Main results

- Analyses were carried out on 46 individuals from the necropolis of Barbuise, « Les Grèves de Frécul ». We were able to characterize 34 mtDNA haplogroups and 20 mtDNA haplotypes. It was possible to identify the paternal lineage of 10 men.
- A significant mitochondrial diversity is observed, consistent with a patrilocal and exogamous community for women.
- The data obtained allow us to discuss the organization of the western sector of the necropolis. This sector groups 4 enclosures, one in central position. These 4 enclosures could host a single community and the distribution of individuals within these enclosures could be linked to their specific social status.
- The data obtained are compared with those from Gurgy « Les Noisats » and Urville-Nacqueville necropolises, highlighting :
  - an shared maternal pool for the Western European Iron Age populations, in continuity with the Bronze Agematernal gene pool ;
  - a particular affinity between neolithic and Barbuise groups, which is explained by the presence of maternal lineages N1a ;
  - specific geographical affinities, in accordance with specific exchange networks. GLN seems to be turned towards the south (Spain), UN towards the Atlantic coast and the English Channel and GDF towards the east (Germany).

CHAPITRE 3.

APPROCHE PALÉOGÉNOMIQUE

Le travail présenté ici a bénéficié de différentes collaborations. Une partie des données générées pour cette étude a été obtenue par M. PRUVOST, dans le cadre de l'ANR Ancestra (ANR15-CE27-0001) ainsi que par S. BRUNEL dans le cadre de sa thèse (Brunel *et al.,* soumis). Par conséquent, le corpus de site présenté ici diffère de celui de notre Matériel et méthodes (Partie 2 – Chapitre 1). Les résultats présentés ci-après sont préliminaires, et ont été obtenus dans le cadre de cette thèse. Ils seront développés dans le cadre du projet LabEx GENETIX (dir. M.-F. Deguilloux et M. Pruvost).

Toutes les annexes (résultats des *f*-statistiques) sont disponibles sur le fichier Excel joint au document.

I. Introduction

Les études paléoégénétiques réalisées lors de cette thèse ont permis de mettre en évidence des différences dans *(i)* la constitution des pools maternels et *(ii)* les affinités culturelles et génétiques en fonction de la répartition géographique de nos sites. L'obtention de données paléogénomiques pour ces mêmes sites nous permettra de recueillir de nouveaux arguments pouvant affiner notre compréhension de ces groupes et de leurs interactions biologiques et culturelles. Une collaboration avec M. Pruvost nous a semblé être l'occasion d'inclure de nouveaux échantillons afin d'augmenter le nombre d'individus disponibles pour la période mais, surtout, d'intégrer de nouvelles régions et, par conséquent, de nouveaux contextes. Leur intégration permettra d'affiner nos hypothèses concernant une possible corrélation entre diversité culturelle et diversité biologique. Cette collaboration, fructueuse, nous a ainsi permis d'étudier 3 nouvelles régions : l'Alsace, le Nord et l'Occitanie pour lesquelles M. Pruvost dispose de plusieurs sites et de plusieurs individus par site. Par ailleurs, cela nous a aussi permis d'élargir chronologiquement notre corpus, puisque certains sites, notamment en Alsace, sont datés du Premier âge du Fer (Jebsenboden, N=1) et/ou de la transition entre Premier et Second âge du Fer (Nordhouse, N=4). Notre corpus se compose maintenant de 16 sites répartis de la Normandie à l'Occitanie (fig. 58) et datés de 600 à 80 BC. De

plus, les données génomiques obtenues dans le cadre du projet Ancestra pour le Néolithique et l'âge du Bronze en France vont nous permettre d'étudier l'évolution diachronique de ces populations.

Les données paléogénomiques obtenues dans le cadre de ce travail vont donc nous permettre de discuter *(i)* de l'origine des groupes de l'âge du Fer, de *(ii)* tester une possible corrélation entre géographie physique et structuration génétique et de continuer à explorer *(iii)* la diversité biologique en lien avec une diversité culturelle.

II. Matériel & Méthodes

II.1. Présentation des sites

Pour la présentation des sites d'Urville-Nacqueville, Gurgy et Barbuise, nous renvoyons le lecteur à la Partie 2 – Chapitre 1. Les données concernant les sites du projet ANCESTRA sont disponibles dans l'article de S. Brunel (soumis) et feront l'objet de discussions plus précises dans le cadre du projet **GENETIX**, pendant lequel nous envisageons un workshop avec l'ensemble des archéologues responsables des sites ciblés.

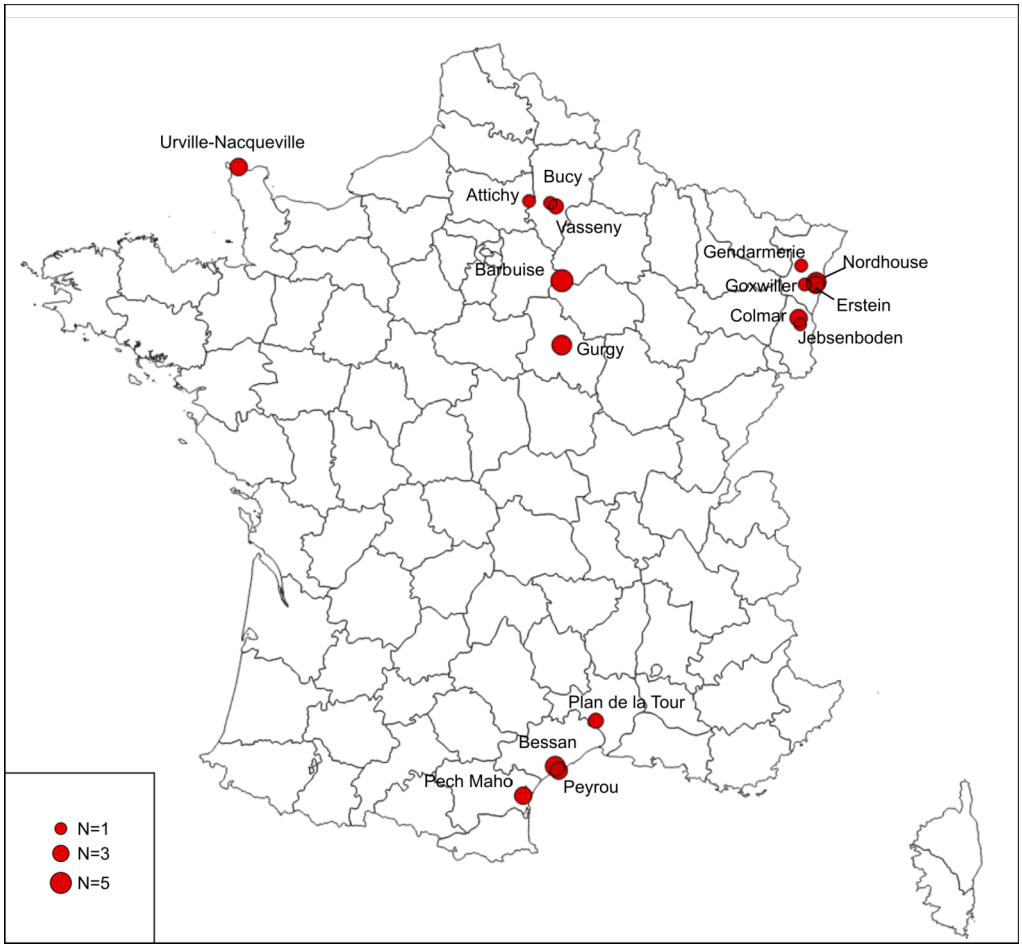


Figure 54: Localisation des sites sélectionnés

II.2. Choix des individus

Nous avons sélectionné 73 individus au sein des sites de Barbuise (N=28), Gurgy (N=18) et Urville-Nacqueville en respectant les critères suivants (N=27) :

- les individus présentant des profils SNPs complets ou partiels témoignant d'une bonne conservation de l'ADN mitochondrial et/ou nucléaire (chromosome Y) ;
- les individus ayant donné des résultats satisfaisants pour la PCR quantitative ciblant un court fragment de la région HVRI du génome mitochondrial (*i.e.* le fragment HVR-1 5b, 63 pb, est amplifié avant 30 cycles de PCR).

Nous avons, comme pour l'approche paléogénétique,, voulu cibler un corpus diversifié en sélectionnant un échantillon variable en terme d'âge, de sexe, de répartition au sein du site et des gestes funéraires.

Pour les 73 individus, des librairies d'ADN ont été construites puis séquencées (stratégie de séquençage « shotgun screening ») en visant 1 000 000 de reads par échantillon. L'analyse bioinformatique de ce premier séquençage a permis de déterminer le pourcentage d'ADN endogène et de sélectionner les individus les mieux préservés afin de réaliser un séquençage en profondeur permettant d'obtenir des génomes à faible couverture (0,1X).

III. Résultats

Parmi les 73 individus sélectionnés, seuls 12 présentaient suffisamment d'ADN endogène (*i.e.* ≥ 15 %) pour obtenir des génomes à faible couverture (à un coût raisonnable). Cependant, tous les individus que nous avons sélectionnés ont un taux d'ADN endogène supérieur à 0,1 %, taux qui est considéré comme suffisant pour envisager une approche par capture. Cette approche nous permettrait *(i)* d'avoir plus d'individus au total et *(ii)* surtout de développer une approche populationnelle afin d'aborder les mêmes questions que celles ciblées par notre approche paléogénétique. Outre le taux d'ADN endogène, un autre critère important est à considérer pour l'obtention de génomes à faible couverture : le « cluster factor ». Cet indice est une mesure (calculée grâce à PreSeq, Daley *et al.*, 2013) permettant de déterminer la complexité de l'échantillon. Idéalement, ce cluster factor doit être proche de 1, indiquant un nombre important de séquences uniques pour cet échantillon. Par exemple, certains de nos échantillons présentaient des taux d'ADN endogène proches de 15 %, mais un cluster factor élevé (> 5), nous indiquant ainsi un nombre important de séquences identiques (ou duplicats).

Les 12 individus finalement retenus pour notre étude présentaient, en outre, toutes les caractéristiques attendues pour de l'ADN ancien avec, notamment, des fragments courts (en moyenne 75 paires de bases) et des déaminations aux extrémités *(annexes : Partie 3 – Chapitre 3)*.

Ces 12 génomes partiels ont été couplés à ceux obtenus par M. Pruvost et S. Brunel qui couvrent le Néolithique, l'âge du Bronze et l'âge du Fer pour 3 grandes régions françaises, à savoir le Nord, l'Est et le Sud (Brunel *et al.,* soumis) ainsi qu'à ceux obtenus pour le Néolithique dans le Bassin parisien (Gurgy 'Les Noisats') et la Normandie (Fleury-sur-Rone) par M. Rivollat dans le cadre de son post-doctorat au sein du projet ANR-DFG *Interact* (Rivollat *et al.,* soumis). Au total, ce sont **41 génomes de l'âge du Fer** (avec une couverture allant de 0.07 à 1.3X) qui sont disponibles pour cinq régions de France (fig. 54, tableau 13). La répartition des individus par région est variable, avec un minimum d'individus pour le Nord et la Normandie (respectivement N=4 et N=3) et le maximum pour l'Alsace (N=13, dont 5 individus du Premier âge du Fer ou de la transition Premier-Second). L'Occitanie et le Bassin parisien sont plutôt bien représentés (respectivement N=12 et N=9). À ce jour, le pool constitué pour la France est le plus important pour cette période chronologique.

Tableau 13: Données obtenues pour les 41 individus sélectionnés pour l'étude

Individu	Site	Abréviation	Prélèvement	morphologiqueSexe	Sexe génétique (Skoglund 2013)	Âge	% ADN endogène	Couverture	Nb SNPs (1240k)	Nb SNPs (HO)	mtDNA (PhyMer)	Y chr (Y-leaf)
COL11	Colmar	COL	Pétreux		XX		45,29	0,117	148 428	83 388	H1e	
COL153A	Colmar		Pétreux		XX		58,01	0,141	159 282	89 519	U6c1	
COL153i	Colmar		Pétreux		XX		56,81	0,089	115 142	66 123	H1e	
ERS1164	Erstein	ERS	Pétreux		XX		62,95	0,176	210 185	116 539	H2a2a	
ERS86	Erstein		Pétreux		XX		50,75	0,172	197 346	111 291	HV	
ERS88	Erstein		Pétreux		XX		70,79	0,019	141 468	79 613	?	
Jeb8	Jebsenboden	JEB	Pétreux		XX		56,02	0,127	145 706	82 501	J1c8a	
NOR2B6	Nordhouse	NOR	Pétreux		XX		52,1	0,155	229 736	131 083	K1a2a	
NOR3-15	Nordhouse		Pétreux		XX		54,91	0,102	134 939	77 404	U6c	
NOR3-6	Nordhouse		Pétreux		XX		67,79	0,147	176 580	99 504	H7d	
NOR4	Nordhouse		Pétreux		XX		54,26	0,094	124 444	70 122	U5a1a1	
Gox 287	Goxwiller	GOX	Pétreux		XY		40,92	0,3	351 788	174 795	T1a	I1a2b3~
SCPG2	Gendarmerie	SCPG	Pétreux		XX		35,32	0,11	116 089	52 556	T	
GDF1231	Barbuise	GDF	Pétreux		XX	Adulte	57,88	0,581	589 211	323 009	HV0	
GDF1264	Barbuise		Dent		XY		65,33	0,582	504 985	289 866	H2b	R1b1a1b1a1a2
GDF1341	Barbuise		Pétreux	F ?	XX	Adulte	15,82	0,191	252 879	140 585	K1a1b1	
GDF1348	Barbuise		Dent	M	XY	Adulte	51,09	0,368	393 364	224 842	H	R1b1a1b1a1a2c1a3a2a1b1a1b
GDF1349-A	Barbuise		Dent	F	XX	Adulte	36,12	1,3	735 863	389 377	T1a4	
GLN126	Gurgy	GLN	Dent		XY	Adulte	31,16	0,1	124 507	66 504	H1e	R1b1a1b1a1
GLN141	Gurgy		Pétreux	M	XY	Adulte	19,18	0,114	158 880	86 610	K1a	R1b1a1b1a1a2b6~

Individu	Site	Abréviation	Prélèvement	morphologiqueSexe	Sexe génétique (Skoglund 2013)	Âge	% ADN endogène	Couverture	Nb SNPs (1240k)	Nb SNPs (HO)	mtDNA (PhyMer)	Y chr (Y-leaf)
GLN29-A	Gurgy		Dent		XX	7-13 ans	66,27	0,08	97 777	45 498	U8a1	
GLN32	Gurgy		Dent	M	XY	Adulte	28,08	0,07	75 251	39 134	H3	I2a1b2a2a1
ATT26	Attichy	ATT	Pétreux		XX		70,91	0,1	138 820	78 277	H1e	
VAS75	Vasseny	VAS	Pétreux		XX		41,69	0,2	185 211	82 012	H	
VAS79-2	Vasseny		Pétreux		XY		49,09	0,2	188 405	80 078	T2b	R1b1a1b
BFM265	Bucy	BFM	Pétreux		XX		50,84	0,18	224 769	124 381	U2e1b	
UN129	Urville		Dent		XY	Adulte	90,48	0,128	158 311	85 193		R1b1a1b
UN19	Urville	UN	Dent		XY	Adulte	29,95	0,2	269 958	145 090	W1c	R1b1a1b1a1a2c1a5a2a1a
UN85	Urville		Dent	M	XY	Adulte	17,48	0,164	183 736	91 263	H2a2a	R1b1a1b1a1a2a
BES1096B	Bessan		Pétreux		XY		23,57	0,08	112 756	60 216	X2	R1b1a1b1a1a2
BES1154	Bessan	BES	Pétreux		XX		35,81	0,1	102 653	44 650	V9	
BES1248	Bessan		Pétreux		XY		63,82	0,137	167 361	92 605	?	I1~
BES1249	Bessan		Pétreux		XY		42,58	0,067	81 962	41 814	?	G2a2b2a1a1b1a1a2b1a1
PECH5	Pech Maho		Pétreux		XY		72,94		64 187	36 848	H1e1b1a	R1b1a1b1a1
PECH8	Pech Maho	PECH	Pétreux		XY		69,78	0,141	170 430	96 806	J1c2 m	R1b1a1b1a1
PECH9	Pech Maho		Pétreux		XX				160 326	86 256	J1c	
PEY163	Le Peyrou		Pétreux		XY		51,79	0,114	141 418	77 631	W1 g	R1b1a1b
PEY53	Le Peyrou	PEY	Pétreux		XX		53,34	0,153	157 282	87 875	J1c11a	
PEY73	Le Peyrou		Pétreux		XX		44,49	0,17	127 676	55 854		
PT2	Plan Tour	PT	Pétreux		XX		51,68	0,109	142 003	79 820	J1c1b1	
PT7	Plan Tour		Pétreux		XX		33,11	0,18	173 666	77 634	J1c1	

III.1. Détermination du sexe

Nous avons calculé le ratio Ry pour tous nos individus, afin de déterminer leur sexe génétique (fig. 55 ; Skoglund *et al.,* 2013). Pour 6 individus, les données génétiques ont permis de confirmer les données ostéologiques (tableau 13). Pour 35 individus, les données de sexe sont inédites et ces données revêtent une importance toute particulière, notamment pour les immatures. Par ailleurs, la donnée concernant le sexe est un point clef pour étudier des sociétés dont nous supposons, grâce aux textes, qu'elles sont patrilocales et patrilinéaires. L'échantillon est ainsi constitué de 16 hommes et 25 femmes, avec, selon les régions, un fort déséquilibre (tableau 14). En effet, pour la Normandie, les 3 individus sont des hommes et pour l'Alsace, sur 13 individus, 12 sont des femmes.

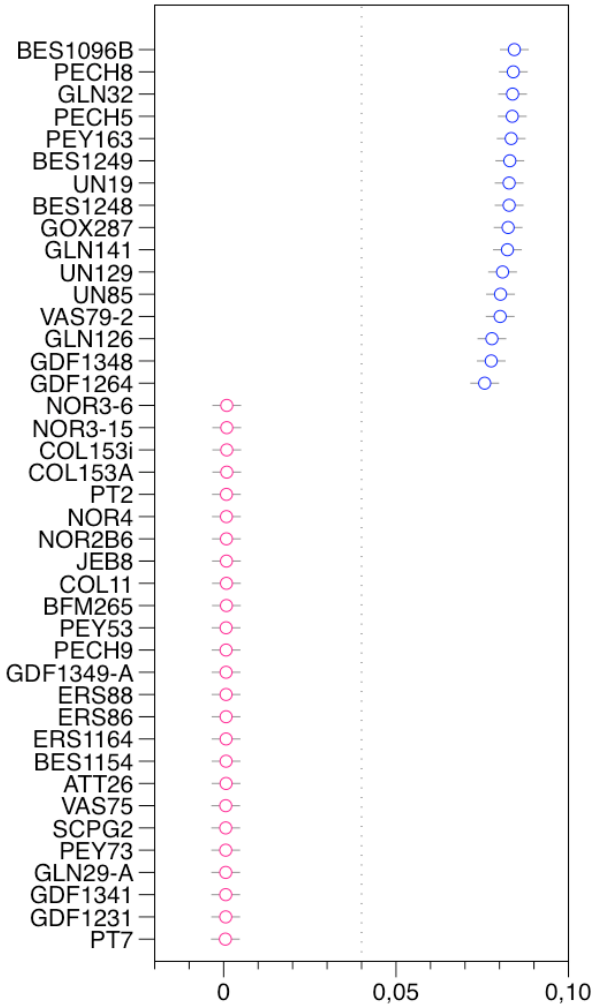


Figure 55: Représentation graphique du ratio Ry (Skoglund et al., 2013) permettant de déterminer le sexe génétique des individus

Tableau 14: Nombre d'individus masculins et féminins disponibles pour les régions ciblées

Région	Nb hommes	Nb femmes
Alsace	1	12
Bassin parisien	5	4
Nord	1	3
Normandie	3	0
Occitanie	6	6
	16	25

III.2. Détermination des haplogroupes mitochondriaux et du chromosome Y

Les données obtenues ont permis de caractériser 41 lignées mitochondriales et 15 lignées pour le chromosome Y (fig. 56). Les lignées mitochondriales ont été caractérisées *via* Phy-Mer (Navarro-Gomez *et al.,* 2015) et les haplotypes du chromosome Y ont été déterminés grâce au logiciel Yleaf (Ralf *et al.,* 2018).

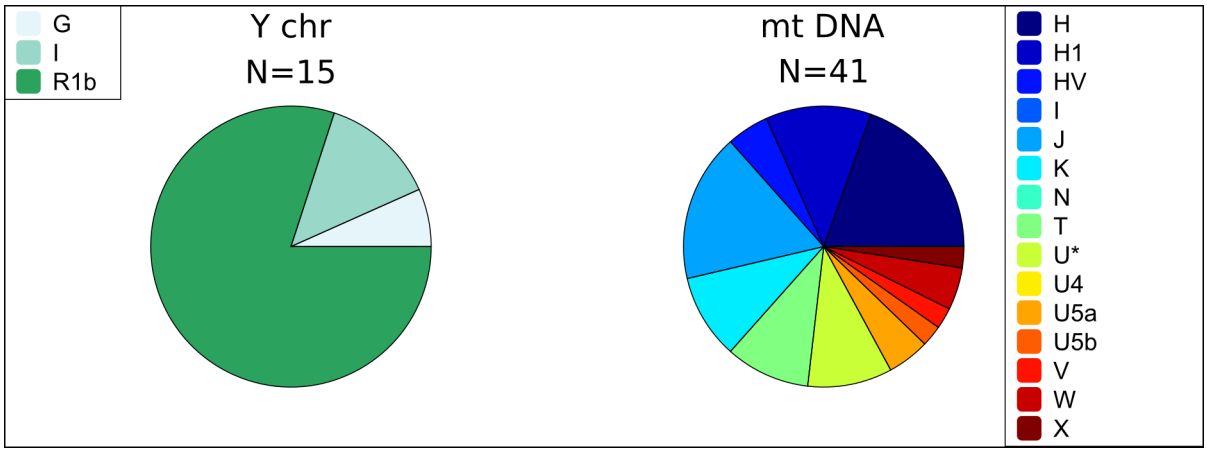


Figure 56: Lignées maternelles et paternelles observées pour les individus sélectionnés

Pour les individus des sites d'UN, GLN et GDF, les données génomiques ont permis de confirmer les lignées mitochondriales obtenues via le séquençage de la région HVR-1 et ont permis d'obtenir, pour 1 individu, des données inédites, mettant en évidence les différents types d'inhibitions auxquels les vestiges peuvent être soumis. En effet, l'individu GDF 1349-B montrait de forts indices d'inhibition *via* l'approche paléogénétique classique, avec un profil SNP vierge et l'impossibilité d'obtenir la séquence HVR-1, mais les valeurs obtenues par la PCR quantitative (< 30 cycles) nous ont permis d'envisager de tester l'approche paléogénomique. Cette approche s'est révélée fructueuse puisque nous avons pu obtenir un génome complet (avec une couverture de 1,3X). Cet exemple montre que certains échantillons qui contenaient trop d'inhibiteurs de la polymérase et ne donnaient donc aucun résultat peuvent désormais être étudiés par séquençage à haut-débit.

Concernant les lignées paternelles, cela nous a permis d'aller plus loin dans leur détermination, par rapport aux données obtenues sur les SNPs. En effet, les SNPs ciblés par notre multiplex ne permettent que de définir les haplogroupes majeurs identifiés dans les populations européennes anciennes et actuelles. Pour les sites de Barbuise, Gurgy et Urville-Nacqueville, nous n'avions pu identifier que des lignées R* et R1b. L'obtention de données paléogénomiques pour 12 de ces individus, dont 8 sont des hommes, nous a permis d'identifier au moins 2 lignées différentes : R1b et I2a, mettant ainsi en évidence une diversité que nous n'observions pas avant. Les profils SNPs obtenus pour ces individus montraient l'allèle dérivé pour l'haplogroupe I de façon systématique, que nous avions donc considéré comme artéfactuel et qui pourrait s'expliquer par un problème de design des amorces.

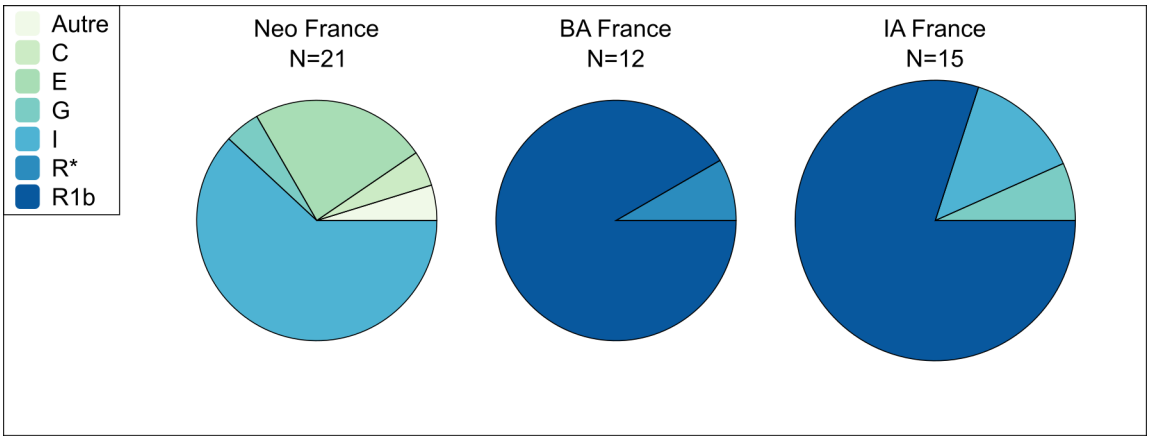


Figure 57: Diversité des lignées paternelles en France, du Néolithique à l'âge du Fer

Par ailleurs, les données obtenues pour les 15 individus masculins montrent une variabilité qui n'était pas observée à l'âge du Bronze – que ce soit en France (Brunel *et al.,* soumis, fig. 57) ou dans la péninsule Ibérique (Olalde *et al.,* 2019) – avec la présence de lignées R1b, IA1, I2a et G2a. Cette résurgence de lignées I et G est aussi observée pour la péninsule Ibérique (Olalde *et al.,* 2019).

Nous avons testé, pour chaque site, si des liens de parenté pouvaient être observés grâce au logiciel READ (Monroy Kuhn *et al.*, 2018). Nous n'avons pu mettre en évidence de liens de parenté (au 1er ou au 2nd degré) entre les individus et nous avons donc, pour la suite des analyses, conservé la totalité des individus.

III.3. Comparaison avec les populations européennes actuelles

L'ACP a été construite avec un set de populations modernes d'Europe et du Proche-Orient en utilisant les 600 000 SNPs disponibles dans la base de données « Human Origins » (cf. Partie 2 – Chapitre 2). Nous avons ensuite projeté les données obtenues pour nos 41 individus ainsi que les génomes disponibles pour l'âge du Fer en Europe (N=26 ; fig. 58). L'ACP obtenue confirme que le pool de l'âge du Fer européen entre dans la variabilité observée pour les populations modernes européennes, indiquant une certaine continuité entre les populations de l'âge du Fer et les populations actuelles, comme cela a déjà été discuté dans le cas de la nécropole d'Urville-Nacqueville (Fischer *et al.,* 2018) et pour d'autres régions, comme l'Angleterre (Schiffels *et al.,* 2016) et la péninsule Ibérique (Olalde *et al.,* 2019). En effet, la répartition des individus de l'âge du Fer semble corrélée à celle observée pour les populations modernes de la même région géographique (fig. 58). Nos 41 individus français se répartissent de la même façon que la population française actuelle. Cependant, il est important de noter que la variabilité de la population

française est assez mal connue et que les données sont, pour l'instant, peu nombreuses (N=61). Ainsi l'absence d'informations sur l'origine géographique des individus français, ne permettant pas de discuter d'une variabilité régionale, pourtant mieux connue grâce aux travaux sur les lignées maternelles (Dubut *et al.,* 2004 ; Richard *et al.,* 2007). Or, cette donnée semble indispensable lorsque l'on considère la taille de la France et sa situation géographique qui la place comme une zone carrefour entre le nord, l'est, et le sud. Cette situation géographique est d'ailleurs notable sur l'ACP, au travers de la large répartition des individus français (entre l'Angleterre et l'Espagne).

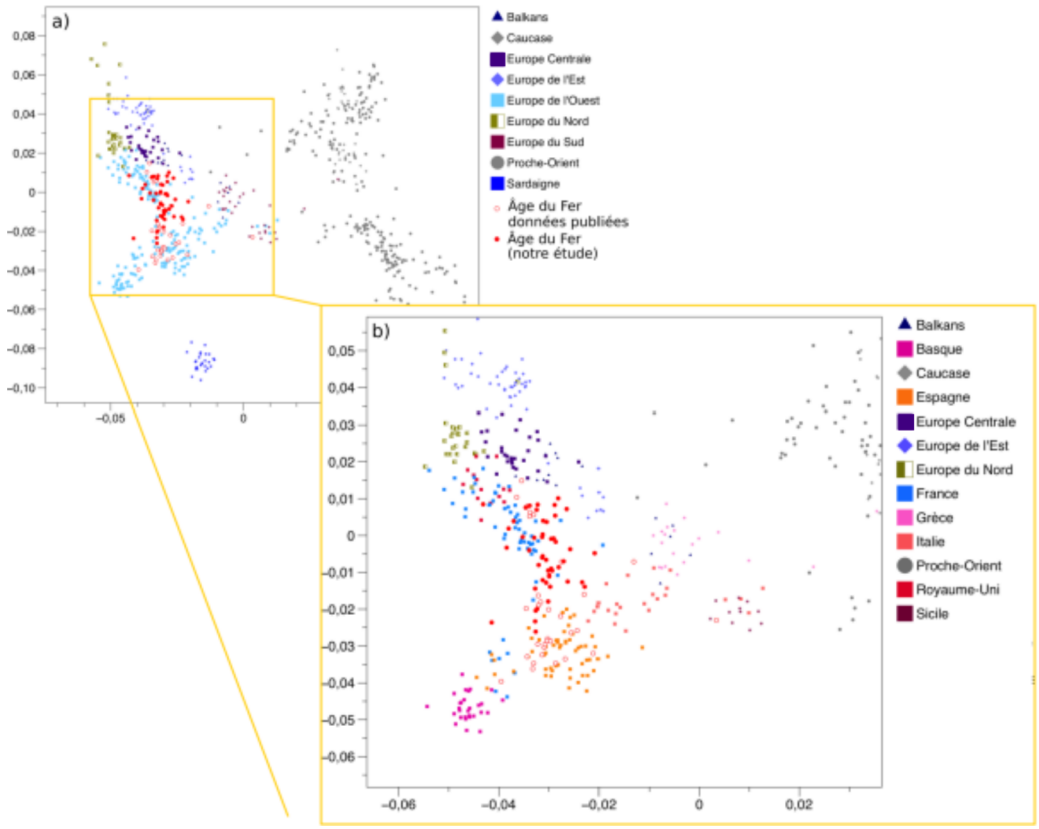


Figure 58: ACP construite avec les données génomiques (base de données HO+1240k, liste des 600 000 kSNPs). Les individus de l'âge du Fer sont projetés sur les populations modernes. a) ACP représentant la variabilité actuelle des populations d'Europe et du Proche-Orient et b) détail des populations modernes européennes utilisées

De surcroît, la géographie physique a un impact important sur la géographie culturelle, les espaces géographiques et culturels étant souvent fortement liés, notamment à l'âge du Fer (*cf.* Partie 1 – Chapitre 1). L'influence de la géographie physique et culturelle est d'ailleurs détectable pour nos individus de l'âge du Fer : les individus de Normandie étant plutôt proches des populations anglaises et ceux d'Occitanie ayant des affinités particulières avec les populations de la péninsule ibérique.

Les *f*3-statistiques confirment aussi ces résultats. En effet, ces statistiques, construites sous la forme *f*3(Mbuti ; IAFr, Population moderne test)[2], avec IAFr : âge du Fer français, témoignent d'une plus grande proximité entre notre population IAFr et les populations modernes d'Europe (fig. 59) qu'entre notre population IAFr et les populations modernes du Proche-Orient, d'Asie ou d'Afrique.

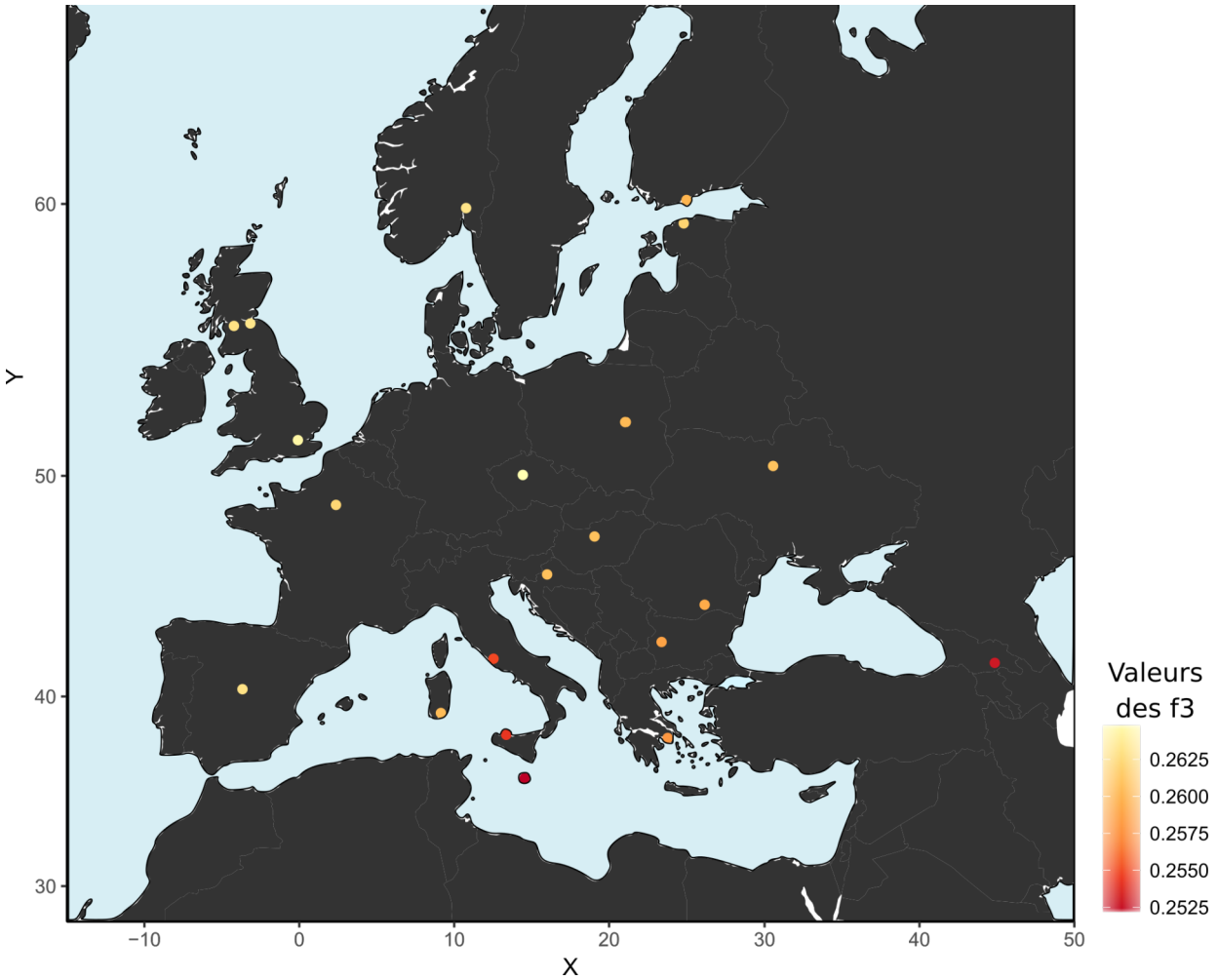


Figure 59: Carte de répartition des valeurs des f3, statistiques (Mbuti ; IAFr, Pop) avec Pop* : populations modernes européennes*

2 Pour rappel : plus la valeur de *f*3 est élevée, plus les groupes « IAFr » et « Population moderne test » sont proches, plus elle est faible, plus les groupes sont éloignés.

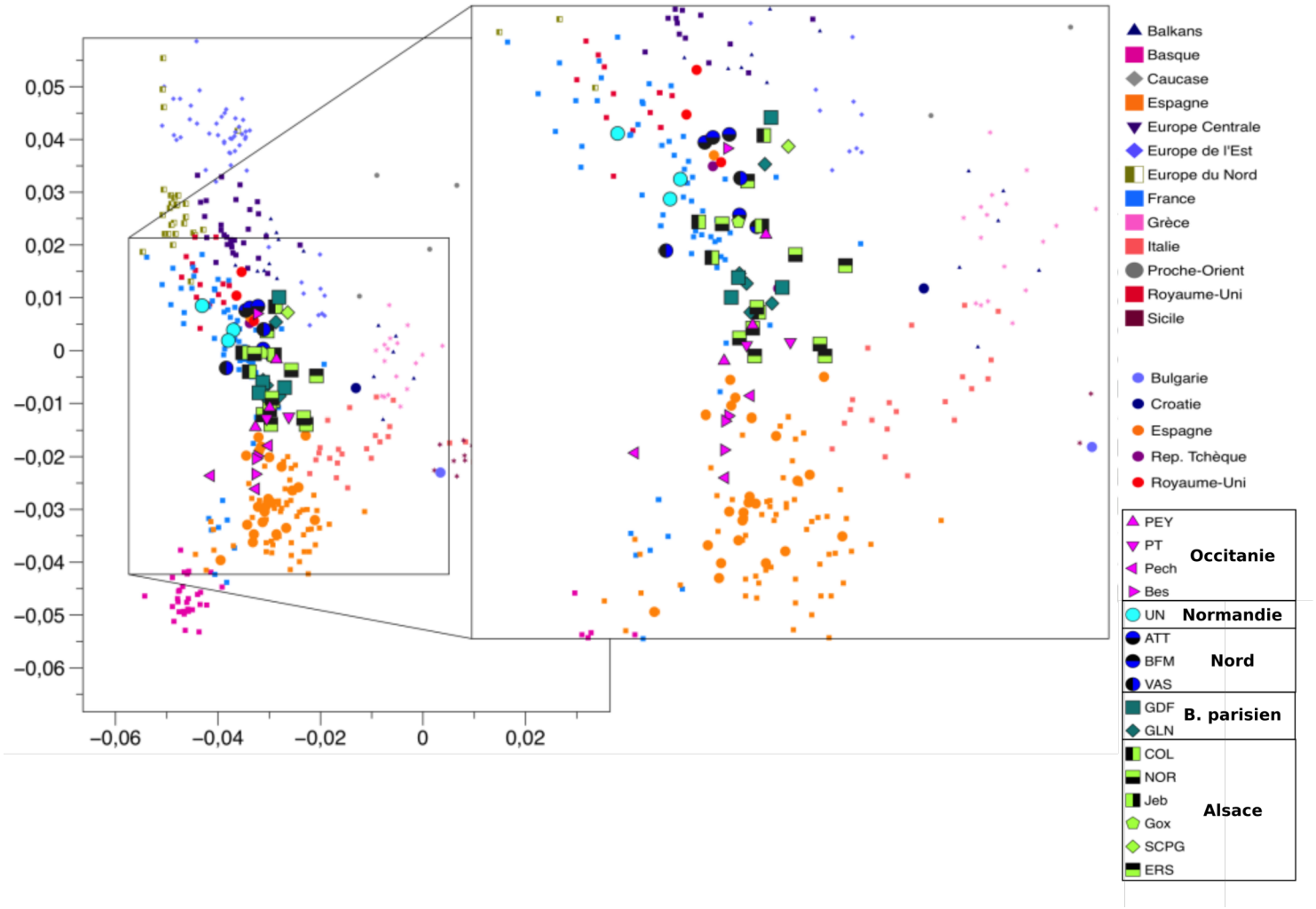


Figure 60: ACP mettant en évidence la continuité génétique entre les populations de l'âge du Fer d'Europe de l'Ouest et les populations modernes européeennes

III.4. Comparaison avec les populations anciennes européennes

Les *f*3 (Mbuti ; IAFr, Population ancienne française), représentées sous la forme d'une carte de chaleur (fig. 61) ont mis en évidence :

- une proximité des groupes néolithiques entre eux ;
- une rupture génétique entre les groupes du Néolithique et ceux de l'âge du Bronze et de l'âge du Fer ;
- une proximité entre les groupes de l'âge du Bronze et l'âge du Fer, indiquant une possible continuité génétique notable entre les populations de l'âge du Bronze (BA France) et celles de l'âge du Fer en France (IAFr), confirmant l'hypothèse proposée précédemment sur la base des lignées maternelles (Fischer *et al.,* 2018).

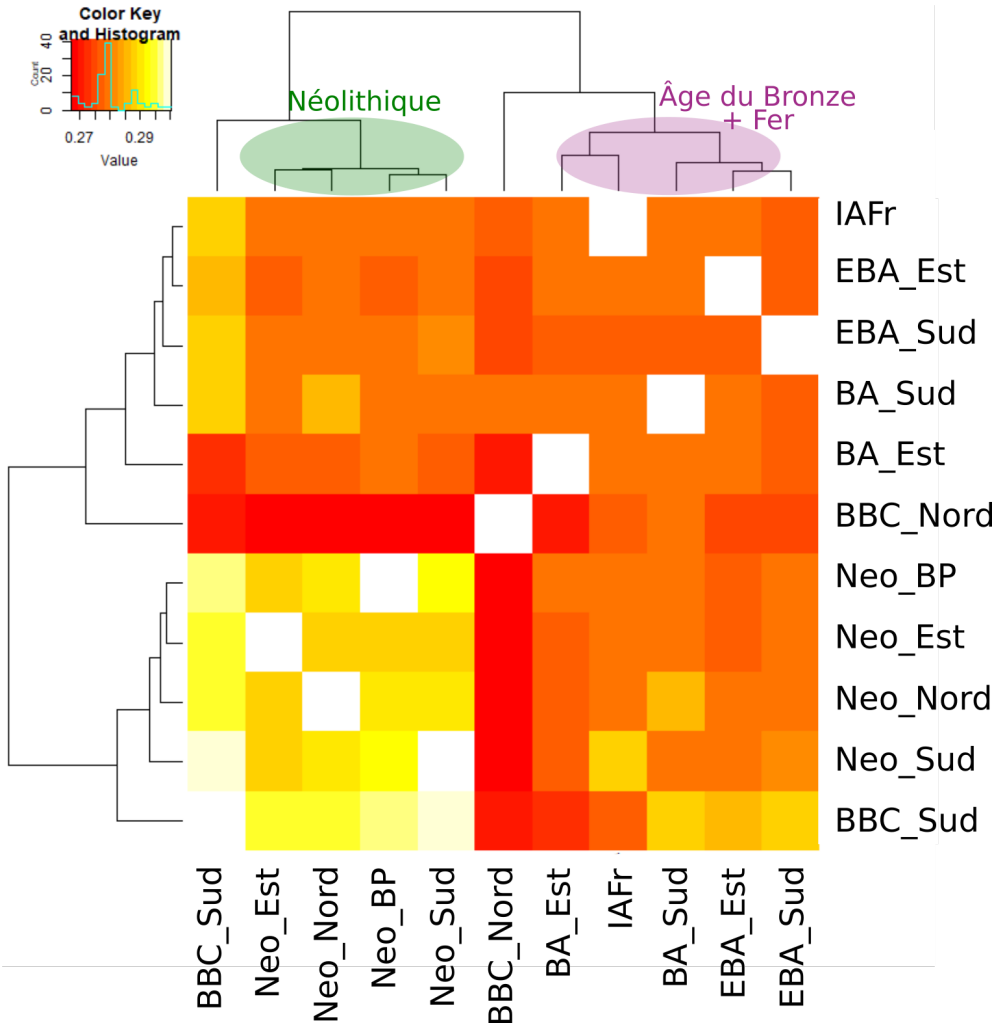


Figure 61: Carte de chaleur construite à partir des valeurs des f3 (Mbuti ; IAFr, Pop) avec Pop* : les populations anciennes françaises du néolithique et de l'âge du Bronze*

L'ACP (fig. 63) construite permet de distinguer les groupes suivants :

- le néolithique français (astérisques bleues) et les individus campaniformes de la péninsule Ibérique (n'ayant pas reçu l'influence des pasteurs des Steppes) ;
- les individus Yamnaya (étoiles roses) ;
- les individus campaniformes d'Angleterre, d'Europe de l'Est et d'Europe Centrale (losanges) et les individus de l'âge du Bronze français (étoiles bleues) ainsi que de l'âge du Fer. Les individus de l'âge du Fer du sud de la France (en mauve) sont proches des individus de l'âge du Bronze de la même région. Ces résultats, obtenus via les données paléogénétiques et paléogénomiques plaident en faveur d'une transition culturelle liée à des changements économiques locaux progressifs plutôt qu'à un afflux massif des groupes allochtones.

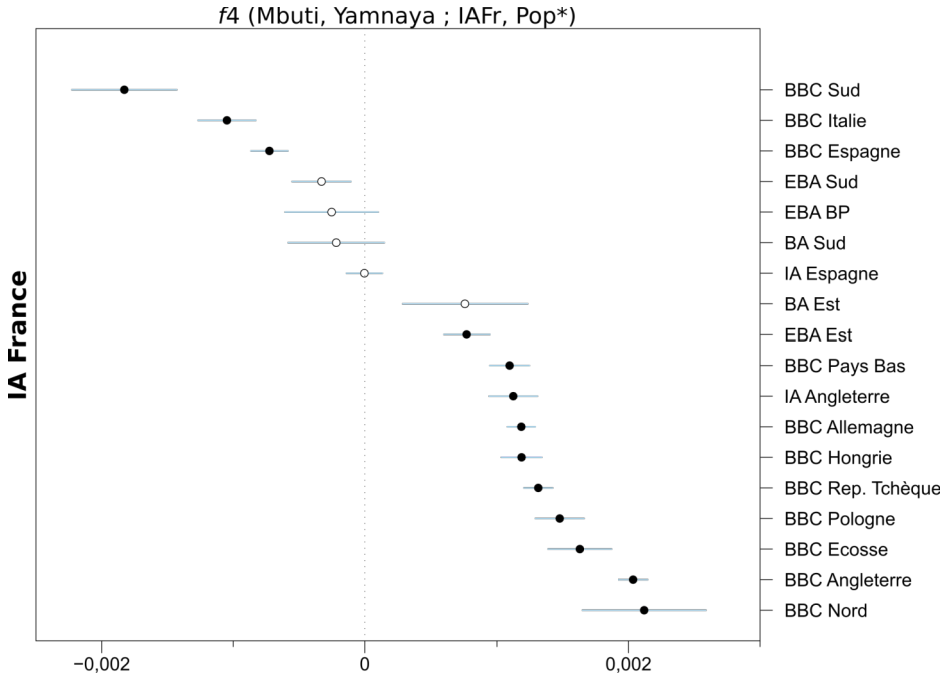


Figure 62: Résultats des f4(Mbuti, Yamnaya ; IAFr, Pop) avec rond plein : Z score significatif et cercle Z score non significatif*

En outre, cette ACP permet de visualiser le gradient Nord-Sud lié à la composante Yamnaya (Olalde *et al.,* 2018). Les résultats des statistiques *f*4(Mbuti, Yamnaya ; IAFr, Pop*) confirment ce qui est observé sur l'ACP et l'âge du Fer français occupe une place intermédiaire entre les groupes anciens d'Europe du Nord et de l'Est et ceux de l'Europe du Sud (fig. 62).

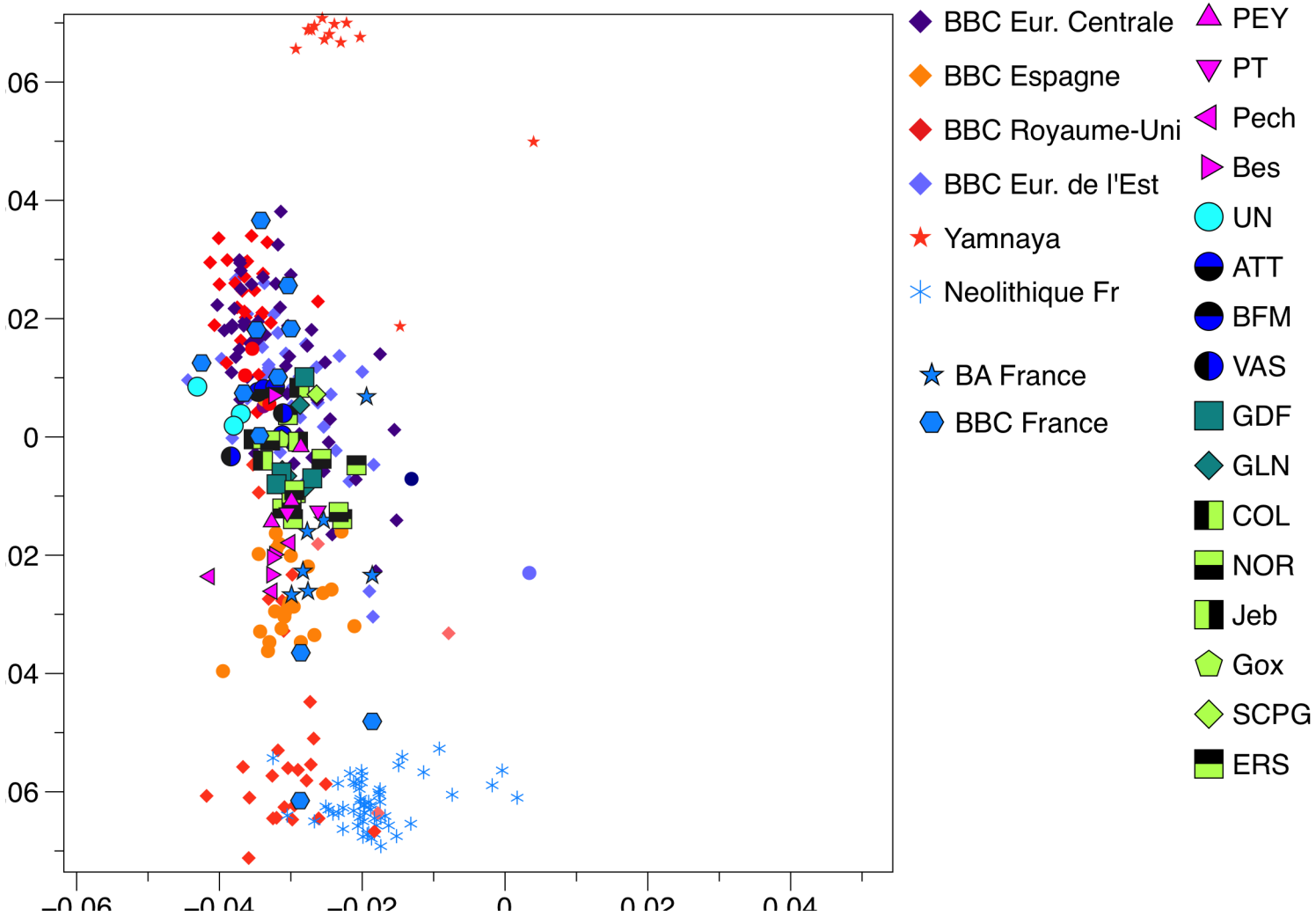


Figure 63: ACP représentant les populations anciennes d'Europe (Néolithique, BBC : Campaniforme, BA : âge du Bronze)

Par ailleurs, si ce gradient est connu pour les populations du Campaniforme et de la Culture Cordée (Juras *et al.,* 2018 ; Olalde *et al.,* 2018), c'est la première fois qu'il est mis en évidence pour les populations de l'âge du Fer. En effet, les individus de l'âge du Fer d'Angleterre et de Normandie sont plus proches des groupes campaniformes ayant une forte proportion d'ancestralité Yamnaya. Les individus de l'âge du Fer d'Occitanie sont eux plus proches de ceux de la péninsule Ibérique (fig. 63), région où l'impact des pasteurs des Steppes est moins important (Olalde *et al.,* 2018, 2019). Cette observation nous a conduit à tester si cette observation faite à partir de l'ACP pouvait se vérifier statistiquement.

III.5. Un ou des groupes de l'âge du Fer en France ?

Outre les observations faites sur l'ACP permettant de distinguer les individus de l'âge du Fer en fonction de leur région géographique, les données archéologiques mettent en évidence que les différentes régions françaises entretiennent des liens particuliers avec des régions voisines. Par exemple, les données archéologiques issues du site d'Urville-Nacqueville témoignent d'échanges transmanches (notamment la présence de bâtiments de plan circulaire, l'importation de lignite et la position *pseudo* Durotriges de certains défunts) alors que le site de Pech-Maho semble plutôt inclus dans le domaine Celtibère. Nous avons donc voulu tester si cette réalité archéologique pouvait avoir une influence sur la constitution génétique des individus. Nous avons voulu tester si cette structuration était aussi détectable pour les groupes de l'âge du Fer. Pour répondre à cette question, nous avons réalisé les tests suivants :

- *f*4 (Mbuti, WHG ; IA1, IA2), avec WHG = Loschbour, qui permet de tester si la composante *Western Hunter-Gatherers* est plus importante dans le groupe IA1 que le groupe IA2 ;
- *f*4 (Mbuti, Néolithique ; IA1, IA2), avec Néolithique = fermiers d'Anatolie ; qui permet de tester si la composante *Néolithique* est plus importante dans le groupe IA1 que le groupe IA2 ;
- *f*4 (Mbuti, Yamnaya ; IA1, IA2), avec Yamnaya = pasteurs des Steppes. qui permet de tester si la composante *Yamnaya* est plus importante dans le groupe IA1 que le groupe IA2 ;

Nous avons testé, de façon systématique, toutes les paires possibles pour l'âge du Fer en prenant en considération les groupes suivants pour IA1/IA2 : Alsace, Bassin parisien, Nord, Normandie, Occitanie ainsi que l'Angleterre et la péninsule Ibérique.

a. Composante 'chasseurs-cueilleurs de l'Ouest (WHG)'

Pour cette composante, les principaux résultats sont les suivants :

- il n'y a pas de différence significative entre les groupes IA d'Angleterre, de France et de la péninsule Ibérique. Seul le groupe du Bassin parisien peut être différencié du groupe de la péninsule Ibérique grâce à cette composante, avec une composante WHG plus importante pour le groupe d'Espagne.
- au niveau régional français, le groupe 'Normandie' a une composante WHG significativement plus importante que tous les autres groupes. Cette composante permet donc de différencier le groupe 'Normandie' des autres groupes français.

b. Composante 'Néolithique'

Pour la composante 'Néolithique', les résultats mettent en évidence :

- une part plus importante de cette composante pour les individus IA de la péninsule Ibérique ($f4 > 0$ et Z score > 3) ;
- que les différents 'groupes' IA de France ne sont pas différenciés par cette composante.

c. Composante 'Yamnaya'

Les résultats de ce test ont montré que la proportion d'ancestralité Yamnaya est plus importante pour les individus du nord-ouest. En effet, les groupes 'Angleterre' et Normandie ont une part significativement plus importante de composante Yamnaya par rapport aux autres groupes et cette composante permet de les distinguer systématiquement. Les autres groupes ne peuvent pas être différenciés par cette composante (fig. 64b). La structuration visible à l'âge du Bronze (structuration induite par l'apport de la composante Yamnaya selon un gradient Nord-Sud) perdure à l'âge du Fer.

Les résultats obtenus (ACP, $f3$) mettent en évidence une continuité entre les groupes de l'âge du Bronze français et celui de l'âge du Fer, confirmant l'hypothèse proposée précédemment sur la base des lignées maternelles (Fischer *et al.,* 2018).

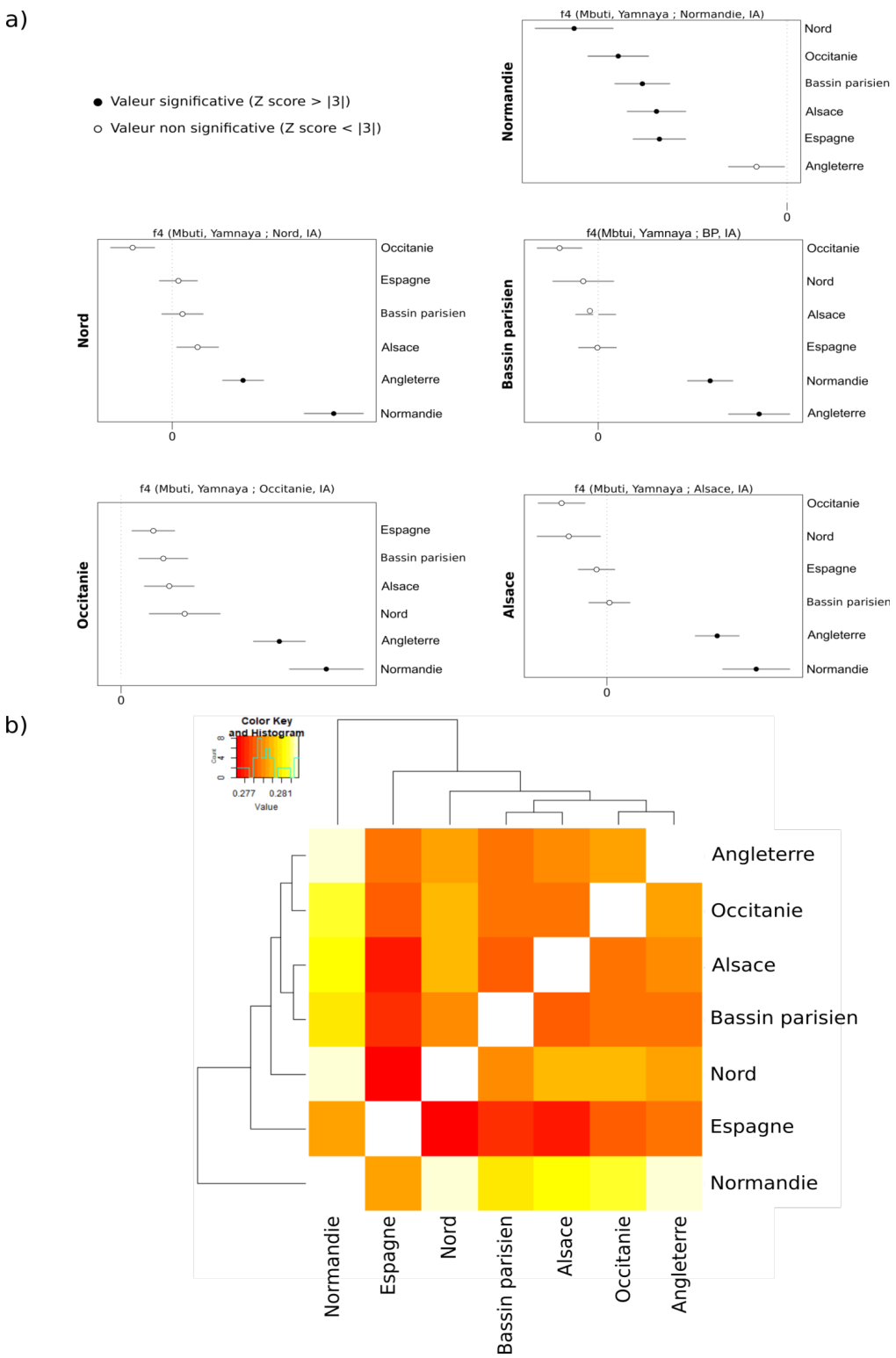


Figure 64: a) Résultats des f4(Mbuti, Yamnaya ; IA1, IA2) et b) heatmap réalisée à partir des valeurs de f3(Mbuti, IA1, IA2)

Les statistiques *f*3(Mbuti ; IA1, IA2) confirment les résultats des statistiques *f*4 en mettant en avant une forte proximité entre le groupe IA d'Angleterre et celui de Normandie, puis entre le groupe de Normandie et du Nord de la France (fig. 64b). Cette proximité entre les groupes de l'âge

du Fer d'Angleterre et de Normandie confirme l'idée que les échanges culturels documentés archéologiquement de part et d'autre de la Manche s'accompagnent d'un flux de gène important (Marcigny, 2011 ; Fischer *et al.,* 2018). Les résultats obtenus pour l'instant *via* les *f*4 ne permettent pas de différencier les groupes de l'âge du Fer en fonction de leur répartition géographique, hormis pour les groupes d'Angleterre et de Normandie qui se distinguent par leur forte proportion de composante Yamnaya. Au sein des différentes régions françaises, nous n'avons pas pu établir clairement de différences en fonction des trois composantes mais les analyses d'admixture (qpAdm, fig. 65) permettent tout de même de visualiser quelques point importants :

- La Normandie est la région pour laquelle les proportions des composantes *WHG* et *Yamnaya* sont les plus importantes, ce qui est cohérent avec les résultats des *f*4 ;
- Le Bassin parisien est la région qui a la composante *Néolithique* la plus importante, ce qui est concordant avec les données obtenues pour l'ADN mitochondrial avec, notamment à Barbuise, la présence de lignées N1a.

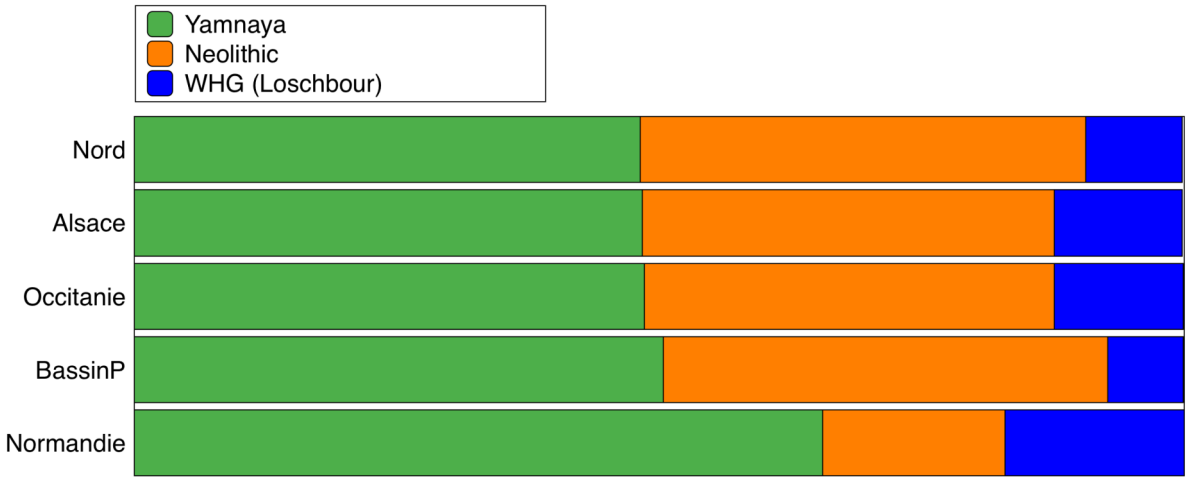


Figure 65: Proportion des composantes WHG, Néolithique et Yamnaya dans les 5 régions retenues pour l'âge du Fer en France

Cependant, ces résultats peuvent aussi s'expliquer par *(i)* le nombre d'individus disponibles par région et *(ii)* la représentativité des échantillons. Deux critères nous semblent essentiels pour discuter de cette représentativité à savoir :

- l'individu correspond-il à la « norme » ? Est-il inhumé dans une position particulière ou avec du mobilier qui le distingue des autres individus ?
- le sexe des individus.

Ces deux critères sont essentiels pour discuter des données phylogéographiques, comme cela a été démontré récemment (Veeramah, 2018 ; Fischer *et al.,* 2019). Les résultats obtenus pour les 3 individus d'Urville-Nacqueville illustrent parfaitement ce problème. En effet, ces 3 individus présentent des particularités qui les distinguent des autres : il s'agit de 3 hommes, qui plus est adultes et inhumés dans une position *pseudo* Durotriges. Or, nous savons qu'à UN, cette pratique semble concerner un nombre limité d'individus (sûrement en lien avec un statut social particulier) puisque les adultes sont habituellement incinérés. De plus, cette position très particulière du corps, qui atteste vraisemblablement d'échanges transmanches, pose la question de l'origine géographique de ces individus par rapport aux autres adultes du site. Ainsi, la proximité très forte observée avec l'Angleterre pourrait s'expliquer par les particularités de ces individus.

Deux autres exemples soulèvent aussi de nombreuses questions quant à l'origine et au statut de l'individu. Il s'agit, d'une part, de l'individu Bes1248 (site de Bessan 'La Monédière') et des individus du site de Pech-Maho. Dans le cas du site de Bessan, nous disposons de données génétiques pour 4 individus. Les individus 1096B, 1151 et 1249 semblent inclus dans la variabilité de l'âge du Fer du sud de la France alors que l'individu 1248 semble partager plus d'affinités avec les individus du Bassin parisien et d'Alsace (fig. 67). Quelles sont les raisons permettant d'expliquer cette différence ? Dans le cas du site de Pech-Maho, nous disposons de 3 génomes à faible couverture : Pech5, Pech8 et Pech9. Si les individus Pech8 et Pech9 se regroupent avec les autres individus du sud de la France, l'individu Pech5 occupe une place très particulière, proche des populations basques actuelles. Il sera donc crucial de confronter les données biologiques (âge, pathologies) et funéraires (traitement funéraire, position du corps, mobilier…) à nos données génomiques afin de pouvoir discuter de ces particularités. En effet, les 3 individus pour lesquels nous avons pu obtenir des données génomiques représentent des cas particuliers : il s'agit d'un immature, d'une tête coupée ainsi que d'un individu associé à un possible massacre de chevaux. Il est alors raisonnable de penser que chacun de ces individus occupait une place particulière dans la société, peut être en lien avec une origine particulière. Cette hypothèse est aussi concordante avec les résultats des qpAdm, qui mettent en exergue une forte varibilité inter-individuelle ainsi qu'une forte variabilité intra-site (fig. 67).

Enfin, nous l'avons mentionné, le sexe des individus nous semble être un élément essentiel à prendre en considération, surtout lorsque l'on travaille sur des sociétés que l'on suppose patrilocales, exogames (pour les femmes) et patrilinéaires. Par ailleurs, de nombreuses études ont

démontré que l'impact des Steppes a été majoritairement paternel (par exemple : Haak *et al.,* 2015 ; Goldberg *et al.,* 2017)

III.6. Différences hommes & femmes

Nous avons voulu tester si les composantes WHG, Néolithique et Yamnaya permettaient de différencier un groupe IA Hommes d'un groupe IA Femmes. Pour cela, nous avons mis en place le test suivant : *f*4 (Mbuti, Test ; IA Hommes, IA Femmes). Quelle que soit la composante prise en compte, nous ne pouvons pas, grâce à ce test, différencier ces deux groupes. D'autres tests sont envisagés pour discuter de différenciations hommes femmes, comme par exemple des approches comparant l'héritage lié au chromosome X par rapport aux autosomes dont l'application a permis de mettre en évidence l'implication des hommes dans les migrations originaires des Steppes (Goldberg *et al.,* 2017).

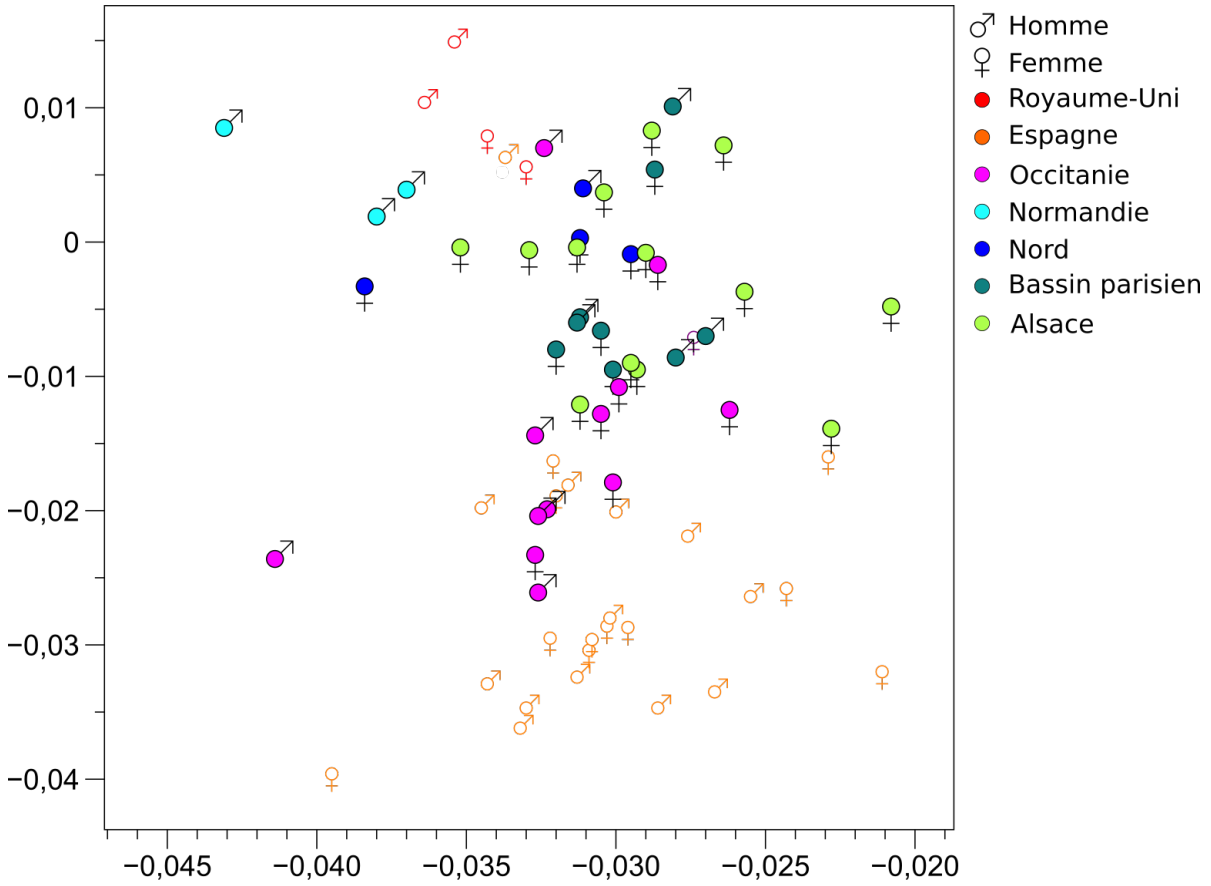


Figure 66: ACP représentant les individus de l'âge du Fer français en tenant compte du sexe

Nous avons aussi voulu tester de possibles différences entre les hommes et les femmes en fonction des régions (fig. 66). Le test *f*4(Mbuti, Test ; IAFr*, IAEurope*) avec Test = WHG ou

Néolithique ou Yamnaya et IAFr* = IAFr Hommes puis Femmes et IAEurope* = IAAngleterre/Espagne et Hommes puis Femmes. Les principaux résultats sont les suivants :

- La composante WHG ne permet pas de distinguer les hommes et les femmes IA France des hommes et des femmes IA Angleterre et Espagne ;
- La composante Néolithique est plus importante chez les individus hommes et femmes d'Espagne, que ce soit par rapport aux hommes ou aux femmes IA France. Par contre, cette composante ne permet pas de distinguer les individus de France et d'Angleterre, quelque soit le sexe. L'importance de cette composante Néolithique chez les individus du sud-ouest de l'Europe peut s'expliquer par le fait que cette région a moins été impactée par la composante Yamnaya, comme l'a récemment démontré I. Olalde et collaborateurs (2018, 2019).
- La composante Yamnaya est significativement plus importante chez les individus masculins d'Angleterre que les individus masculins de France alors que cette différence n'est pas significative entre les femmes d'Angleterre et les hommes de France. En outre, les individus d'Angleterre, quelque soit leur sexe, ont une composante Yamnaya systématiquement plus élevée que les femmes IA France.

Nous avons ensuite voulu tester si des différences pouvaient s'observer au niveau régional, entre les hommes et les femmes d'Occitanie, du Nord, d'Alsace ou du Bassin parisien.

a. Alsace

Les trois composantes prises en considération ne permettent pas de distinguer les hommes des femmes. Cependant, ce résultat peut s'expliquer par le faible nombre d'individus dont nous disposons pour cette région (1 homme et 3 femmes). Les résultats permettent cependant de mettre en évidence des différences hommes/femmes entre l'Alsace et les groupes d'Angleterre et d'Espagne. De façon générale, les individus (hommes et femmes) d'Espagne ont une composante Néolithique plus importante et les hommes d'Angleterre ont une composante Yamnaya plus élevée que les hommes et les femmes d'Alsace.

b. Bassin parisien

Les résultats sont semblables à ceux présentés pour l'Alsace : les hommes et les femmes ne sont pas différenciés. La composante Néolithique est plus importante chez les individus d'Espagne,

quelque soit le sexe, et la composante Yamnaya est plus importante chez les hommes d'Angleterre que chez les hommes et les femmes du Bassin parisien.

c. Nord

Les composantes prises en compte ne permettent pas de distinguer les hommes et les femmes du nord de la France. Notons une particularité pour cette région : la composante Yamnaya est plus importante chez les hommes d'Angleterre que chez les hommes du nord mais cela n'est pas valable pour les femmes. En effet, la composante Yamnaya n'est pas significativement différente entre les femmes du nord et les femmes d'Angleterre ni entre les femmes du nord et les hommes d'Angleterre.

d. Normandie

Nous n'avons, à ce jour, que des individus masculins au sein de ce groupe, ce qui ne nous permet pas de discuter d'une éventuelle différenciation homme / femme dans cette région. Les résultats obtenus par rapports aux autres groupes sont toutefois intéressants. La composante 'Anatolie' est significativement plus importante chez les individus d'Espagne, que ce soit des hommes ou des femmes (par rapport à la Normandie). La composante WHG permet de différencier les hommes de Normandie des hommes du Nord et du Bassin parisien (cette composante étant systématiquement plus élevée chez les normands) ainsi que les hommes normands des femmes d'Alsace et d'Occitanie (les femmes de ces régions ayant systématiquement une composante WHG plus faible). Enfin, la composante Yamnaya est plus importante chez les hommes normands que chez les hommes et les femmes d'Espagne. Cette composante ne permet pas de différencier les hommes normands des femmes et des hommes d'Angleterre.

e. Occitanie

Les résultats ne permettent pas de différencier les hommes et les femmes de cette région. Notons cependant que pour l'Occitanie, les hommes ne se différencient pas des femmes d'Espagne pour la composante Néolithique mais ils se distinguent, pour cette même composante, des femmes d'Angleterre.

Les résultats obtenus pour ces différentes régions, bien que préliminaires, semblent confirmer la structuration géographique observée entre le nord-ouest et le sud-ouest de l'Europe avec au nord-ouest une composante Yamnaya plus importante, quel que soit le sexe, et au sud-ouest une composante néolithique plus marquée, en lien avec le gradient nord-sud mis en évidence pour

l'impact des Steppes. Les hommes semblent toutefois être ceux qui portent le plus cette ascendance, surtout dans les régions du nord (Angleterre, Nord de la France, Normandie, fig. 63).

Enfin, un dernier point, que nous avons pu mettre en évidence par des analyses d'admixture (qpAdm) nous semble important : la variabilité inter-individuelle, intra-site et, *a fortiori*, intra-populationnelle. Nous avons testé, grâce aux qpAdm, les 3 composantes majeures présentées précédemment (WHG, Néolithique et Yamnaya) pour chaque individu (fig.67). Les résultats obtenus mettent en exergue une forte variabilité inter-individuelle qui explique, au moins en partie, la difficulté d'observer des patterns clairs en fonction d'une région ou d'un sexe. Par exemple, les individus Pech5 et Bes1248 sont différents du reste de leur groupe. La composante Yamnaya est, pour l'individu Pech5 proche de celle des individus d'Urville-Nacqueville (fig. 67) alors que pour l'individu Bes1248 elle est plus proche des individus du Bassin parisien (fig. 67), ce qui explique sa localisation particulière sur l'ACP (fig. 63 et 66).

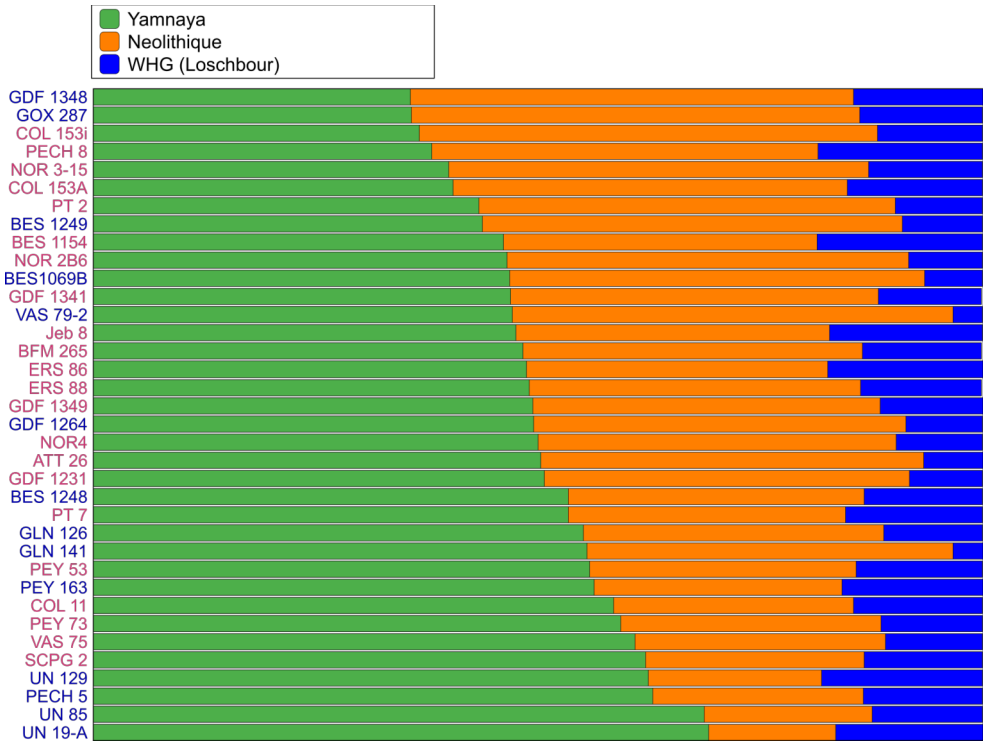


Figure 67: Proportion des 3 composantes (WHG, Néolithique et Yamnaya) pour chacun des individus de notre étude. En bleu, les hommes et en rose, les femmes.

Par ailleurs, cette diversité inter-individuelle conforte les approches que nous avons ciblées tout au long de ce travail :

- Cibler une approche populationnelle afin d'avoir accès à la population la plus représentative possible ;
- Confronter systématiquement les données biologique (âge, sexe), funéraires (position, mobilier…) et génétiques afin de caractériser au mieux l'individu.

Ces deux approches constituent une condition indispensable à l'étude des populations anciennes, que ce soit pour discuter de leur structuration sociale et/ou des dynamiques de population.

Principaux résultats de l'étude

- Nous avons pu obtenir, pour les nécropoles d'Urville-Nacqueville, de Barbuise et de Gurgy 12 génomes à faible couverture. La mise en place d'une collaboration avec M. Pruvost nous a permis de constituer le corpus le plus important pour l'âge du Fer en Europe, avec 41 faible couverture génomes disponibles.
- Les diverses analyses réalisées (ACP, f-statistiques, qpAdm) mettent en évidence :
  - une continuité génétique entre les populations françaises de l'âge du Fer et la population moderne française ;
  - une rupture génétique entre les groupes du Néolithique et ceux de l'âge du Bronze et de l'âge du Fer ainsi qu'une continuité notable entre les populations de l'âge du Bronze et de l'âge du Fer en France, confirmant l'hypothèse d'une transition liée à des changements économiques, politiques plutôt qu'à l'arrivée massive de groupes allochtones pour expliquer la transition vers l'âge du Fer en Europe de l'Ouest.
- Les 41 génomes faible couverture obtenus ont été répartis en 5 groupes régionaux : l'Alsace, le Bassin parisien, le Nord, la Normandie et l'Occitanie. Les différentes analyses réalisées mettent en lumière :
  - une proximité génétique forte entre l'Angleterre et la Normandie ainsi qu'entre l'Occitanie et la péninsule Ibérique ;
  - un gradient nord-sud pour la composante « *Yamnaya* » (Steppes) ;
  - une composante *Néolithique* importante pour le groupe du Bassin parisien, concordant avec les données obtenues sur l'ADNmt ;
- Les tests réalisés jusqu'à maintenant ne permettent pas d'établir une distinction génomique claire entre les hommes et les femmes de l'âge du Fer en France.

Main results of the study

- For the necropolises of Urville-Nacqueville, Barbuise and Gurgy, we were able to obtain 12 low-coverage genomes. The collaboration with M. Pruvost allowed us to constitute the largest corpus for the Iron Age in Europe, with 41 low-coverage genomes.
- The analyses performed (ACP, f-statistics, qpAdm) highlight :
  - a genetic continuity between the French Iron Age and the modern French population ;
  - a genetic shift between Neolithic and Bronze and Iron Age groups and a noticeable genomic continuity between Bronze and Iron Age populations in France, supporting the hypothesis of a Bronze-Iron age transition related to economic, political changes rather than a massive influx of allochthonous groups.
- The 41 low-coverage genomes obtained have been divided into 5 regional groups : Alsace, Paris Basin, North, Normandy and Occitania. The various analyses carried out highlight :
  - a strong genetic affinity between England and Normandy as well as between Occitania and the Iberian Peninsula ;
  - a north-south gradient for the « *Yamnaya* » (Steppes) component ;
  - an important Neolithic component for the Paris Basin group, consistent with the data obtained on mtDNA ;
- The tests conducted to date do not allow a clear genomic distinction to between men and women from Franch Iron Age.

Partie 4

Synthèse générale

& Discussions

I. Résumé des données obtenues

Les analyses réalisées dans le cadre de ce travail ont permis d'obtenir les premières données paléogénétiques pour l'âge du Fer en France. Au total, ce sont 104 haplogroupes et 87 haplotypes mitochondriaux qui ont pu être déterminés, ainsi que 46 haplogroupes du chromosome Y. Ce travail a aussi contribué à enrichir, de façon significative, les données paléogénomiques disponibles pour l'âge du Fer non seulement en France, mais aussi, plus généralement, en Europe de l'Ouest (fig. 1).

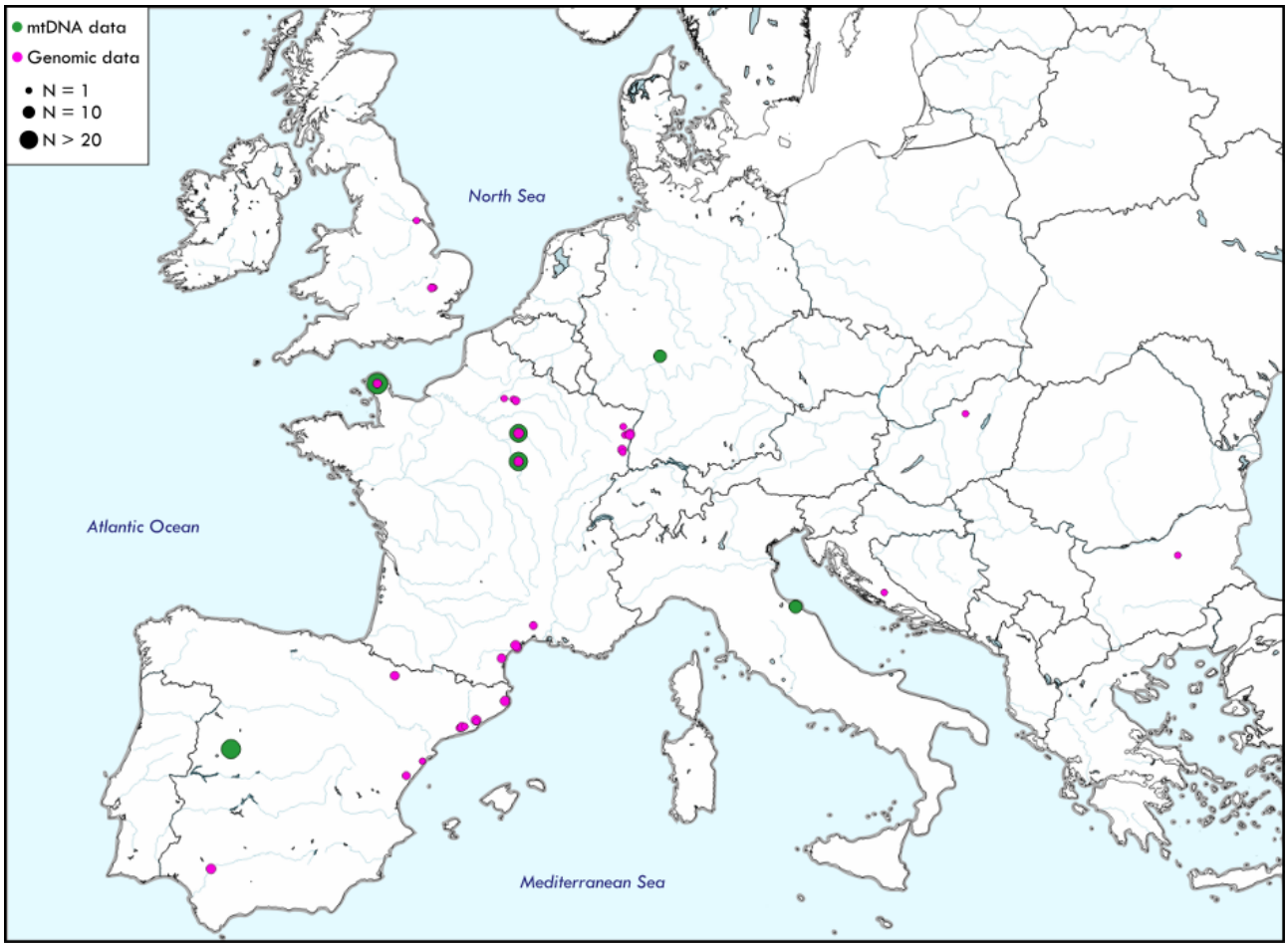


Figure 68: Données paléogénétiques et paléogénomiques disponibles pour l'âge du Fer (apport des projets ANCESTRA & IDENTI-FER)

I.1. L'approche paléogénétique

Sur les 140 individus sélectionnés, nous avons pu obtenir 104 données mitochondriales (SNPs), ce qui est révélateur de l'excellent taux de conservation de l'ADN au sein de ces vestiges. Cependant, ces résultats sont hétérogènes. La nécropole d'Urville-Nacqueville est celle qui a livré le taux de réussite le plus élevé (81 %). Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces résultats, comme, par exemple, le fait que les éléments osseux aient été prélevés dans des conditions aseptiques et

conservés au froid directement après prélèvement, limitant ainsi les dégradations post-fouilles. Deux autres éléments semblent impliqués dans l'excellent taux de conservation de ces vestiges : la localisation du site en zone d'estran et les gestes funéraires. La localisation particulière de ce site fait que les sépultures se trouvaient dans un niveau humide en permanence, en raison de la nappe phréatique du marais rétrolittoral, limitant ainsi la dessiccation des ossements. Les gestes funéraires, notamment la présence d'un paillage végétal, pourraient aussi avoir joué un rôle. En effet, ces fibres végétales ont formé une croûte sur l'os. Lors de l'étude post-fouille des vestiges d'UN, nous nous sommes rendu compte que sous la croûte, les ossements n'étaient pas secs, cette croûte ayant formé une barrière les isolant du sédiment. Cependant, il est aussi probable que la présence de ces fibres ait entraîné les problèmes d'inhibitions auxquels nous avons été confrontés pour les vestiges d'UN. Le changement de protocole au cours de la thèse nous a permis de nous défaire des problèmes d'inhibitions. En effet, que ce soit à Urville-Nacqueville ou à Gurgy, nous avons dû, suite à des profils SNPs vierges indiquant la présence d'inhibiteurs, ajouter une étape de purification. Cependant, lorsque nous avons mis en place et utilisé le protocole établi par Dabney et collaborateurs (2013), précédé d'une première lyse de 15 minutes (préconisée par le protocole de Damgaard et collègues (2015), nous nous sommes rendu compte que l'étape de purification n'était plus nécessaire, les profils SNPs ne présentant plus d'indices d'inhibition. Au cours de ce travail, nous avons aussi testé deux méthodes de décontamination et nous avons appliqué soit la première lyse de 15 minutes (Damgaard *et al*., 2015) soit un rinçage à l'eau de javel (Boessenkool *et al*., 2017). Nous n'avons pas observé de différences significatives entre les deux protocoles et nous avons donc choisi, pour la suite, d'utiliser le protocole établi par Damgaard et collaborateurs.

Les deux nécropoles situées dans la haute vallée de la Seine, Barbuise 'Les Grèves de Frécul', et de l'Yonne Gurgy 'Les Noisats' ont livré des taux de succès respectifs (*via* l'approche SNPs) de 67,5 % et 72,3 %.

Les premières analyses SNPs réalisées dans le cadre de cette étude, ont rarement permis d'avoir accès à l'ADN nucléaire (chromosome Y). Dans le meilleur des cas, les profils obtenus pour le chromosome Y étaient partiels. La présence de ces profils partiels nous a poussé à considérer que le problème n'était pas lié à la conservation de l'ADN nucléaire, mais à un biais méthodologique. Nous avons alors choisi de séparer nos analyses SNPs en deux, avec un plex pour l'ADN mitochondrial et un pour le chromosome Y afin de diminuer la compétition entre les amorces et favoriser l'accès à l'ADN nucléaire qui est minoritaire. Cette approche s'est révélée fructueuse,

puisque qu'elle nous a permis de caractériser un total de 46 lignées paternelles (N_{UN} = 17, N_{GLN} = 19 et N_{GDF} =10).

Au cours de nos analyses, nous n'avons été confrontés qu'une fois à un cas potentiel de contamination. Il s'agit de l'individu 200 (Urville-Nacqueville). Toutes les précautions ont été prises lors de la fouille ainsi que lors du prélèvement mais la séquence HVR-1 obtenue étant identique à celle du fouilleur, nous avons préféré l'exclure.

I.2. L'approche paléogénomique

Lors de ce travail, nous avons sélectionné 73 individus (parmi les 140 étudiés par l'approche paléogénétique) ayant livré des profils SNPs et/ou des séquences HVR-1 complètes et ayant des résultats satisfaisants pour la PCR quantitative. Les séquençages shotgun « screening » réalisés sur ces 73 individus ont révélé des taux très variables d'ADN endogène, allant de 0,2 % à 90 %. Cette variabilité des taux d'ADN endogène semble liée *(i)* au site ainsi (fig. 69) qu'à *(ii)* l'élément anatomique utilisé pour extraire l'ADN (fig. 70). Sur l'ensemble de notre corpus, 30 individus ont été extraits à partir de vestiges dentaires. Ces 30 individus ont livré des taux d'ADN allant de 0,4 % à 90 %. De façon assez évidente, les individus pour lesquels les extraits ont été obtenus à partir d'os (fibula, phalanges…) sont ceux ayant les taux d'ADN endogène les plus faibles (entre 0,4 et 3,22 %). Enfin, les individus dont les extraits ont été obtenus à partir de l'os pétreux, considéré comme l'élément anatomique le plus propice pour la récupération d'ADN (notamment nucléaire, Gamba *et al.*, 2014 ; Pinhasi *et al.*, 2015 ; Hansen *et al.*, 2017), ont eux aussi montré une conservation variable de l'ADN endogène, avec des taux variant de 0,2 à 60 % (fig. 71). Par ailleurs, nos résultats pour ces taux d'ADN endogène montrent des variations importantes au sein de notre corpus, les sites ayant livré les meilleurs résultats (en terme de pourcentage d'ADN endogène) ne sont pas ceux

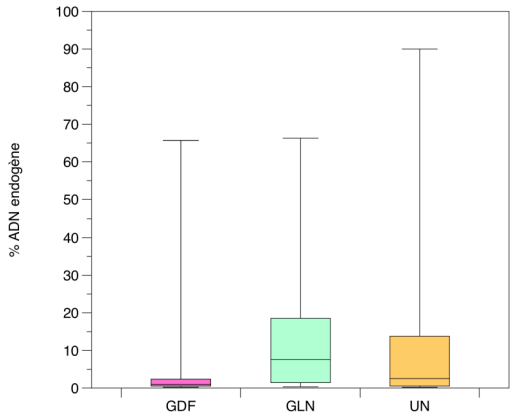


Figure 69: Pourcentage d'ADN endogène par site

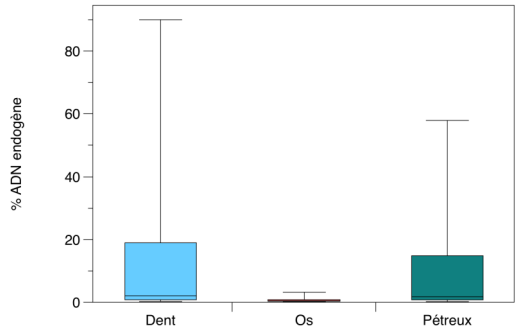


Figure 70: Pourcentage d'ADN endogène en fonction de l'élément anatomique utilisé pour extraire l'ADN

qui ont livré les meilleurs résultats pour l'ADN mitochondrial (fig. 69). Par ailleurs, nos résultats démontrent que l'os pétreux n'est pas forcément le choix idéal pour extraire l'ADN. Pour le site de Gurgy, ce sont les dents ont permis d'obtenir les meilleurs résultats (sur les 4 génomes à faible couverture, 3 ont été obtenus à partir d'extraits sur des dents, fig. 71) alors qu'à Barbuise, les extraits obtenus à partir de l'os pétreux ont livré, en moyenne, un pourcentage d'ADN endogène plus élevé (fig. 71). Et, à Urville-Nacqueville, il ne semble pas qu'il y ait de différences notables entre dent et pétreux (fig. 71).

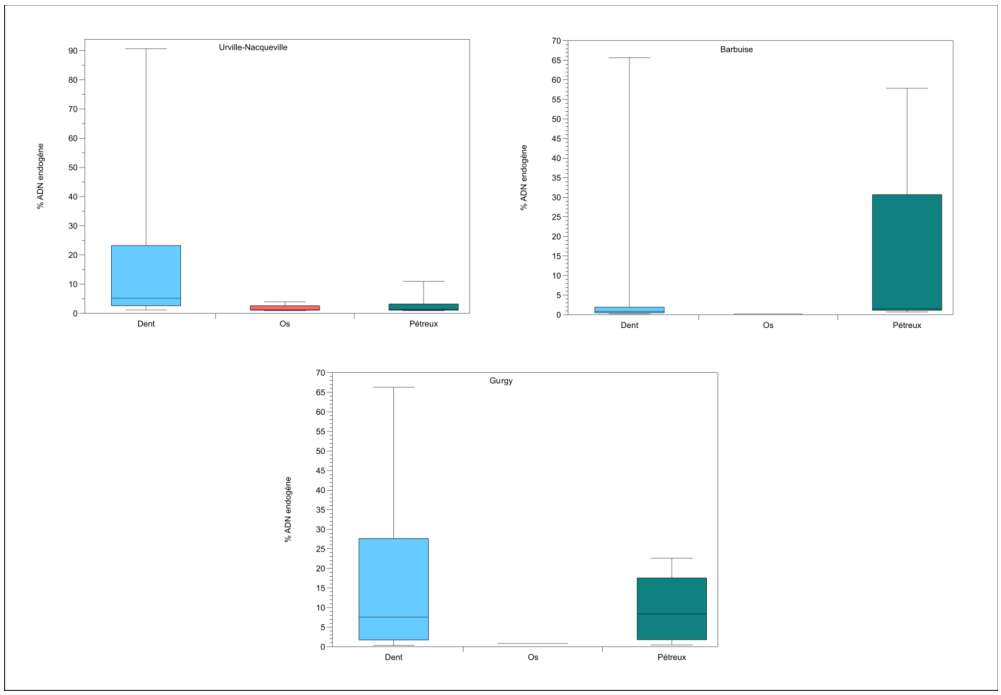


Figure 71: Pourcentage d'ADN endogène par site et par élément anatomique

Ces résultats sont en contradiction avec les données de la littérature qui définissent le pétreux comme étant l'élément anatomique le plus performant pour la récupération d'ADN endogène. Il serait intéressant, notamment pour les sites de Gurgy et de Barbuise, de tester la différence pétreux / dent pour un même individu. Un élément de discussion peut être apporté ici : les échantillons utilisés pour Barbuise et Gurgy ont été lavés. Pour Gurgy, on peut supposer que l'émail des dents a limité l'action de l'eau lors du lavage. Cette observation semble cohérente avec l'état de conservation des ossements de Barbuise, pour lesquelles les dents montraient une forte déminéralisation, et une importante porosité.

Le ratio ADN mitochondrial/ADN nucléaire calculé pour tous ces échantillons confirme les résultats présentés par A. Furtwängler et collègues (2018). En effet, ce ratio est, de manière générale, plus élevé pour les dents que pour les pétreux. Ceci explique, en partie en tout cas, les

différences de taux de réussite observés entre nos 3 sites pour les lignées mitochondriales. En effet, c'est à Urville-Nacqueville que nous avons le plus d'échantillons dentaires et osseux (non pétreux), et des tests réalisés (tests de Fisher) ont permis de mettre en évidence une meilleure conservation de l'ADN mitochondrial au sein de ces échantillons, notamment au sein des échantillons dentaires (Furtwängler *et al.*, 2018 ; Fischer *et al.*, 2019).

Les résultats obtenus sont donc, en partie, cohérents avec ce qui est attendu :

- les dents présentent un ratio ADN mitochondrial/ADN nucléaire plus élevé que les pétreux, expliquant ainsi que pour les sites avec beaucoup de dents la récupération des séquences HVR-1 soit plus efficace ;
- l'individu présentant le taux d'ADN endogène le plus élevé (90 %) a été prélevé dans des conditions aseptiques, stocké au frais tout de suite après prélèvement et l'extraction a eu lieu seulement quelques semaines après prélèvement, limitant ainsi le temps de stockage. Ce résultat semble corroborer ceux obtenus par M. Pruvost en 2007 qui mettaient en évidence la diminution progressive d'ADN à partir du moment où l'échantillon était sorti de son contexte d'enfouissement. Nous conseillons donc vivement, quand cela est possible et prévu (notamment dans le cadre d'opération programmée), d'extraire l'ADN le plus tôt possible après prélèvement des échantillons.

Cependant, contrairement à ce qui est attendu, l'individu ayant le taux d'ADN endogène le plus élevé (90 %) a été extrait à partir d'une dent.

Si l'approche paléogénomique permet d'avoir accès à des données plus précises, et portant sur un plus grand panel de marqueurs, appliquer cette approche *via* des génomes à faible couverture, à une échelle populationnelle semble compliqué. En effet, cela aurait un coût important, et ne garantirait en rien la possibilité de comparer des SNPs communs entre plusieurs individus. Or, comparer des données identiques, ou du moins des marqueurs identiques, se révèle être une étape indispensable pour comprendre le groupe auquel nous avons accès. Cela permet, entre autres, de discuter de liens de parenté et donc de la structuration (sociale, biologique, funéraire) de cette communauté, que l'on sait être un point clef pour explorer les dynamiques de populations (Veeramah, 2018). L'obtention de données paléogénomiques grâce à une capture permettrait d'approcher, à un coût plus raisonnable, la variabilité de ces groupes du Second âge du Fer en intégrant un plus grand nombre d'individus, le pourcentage d'ADN endogène n'étant plus un facteur limitant.

Nonobstant ces contraintes, l'obtention de 12 génomes à faible couverture, couplés à ceux obtenus par S. Brunel et M. Pruvost (Brunel *et al.*, soumis) ainsi qu'aux données obtenues par Olalde *et al*. (2019), Schiffels *et al*. (2016) et Martiniano *et al.* (2016) a permis de discuter de la structuration génétique des groupes du Second âge du Fer, de confirmer et d'affiner les résultats proposés par l'analyse des données paléogénétiques.

Par ailleurs, nos résultats démontrent qu'en l'absence d'une méthode de capture disponible pour la communauté scientifique, l'approche populationnelle basée sur l'analyse de marqueurs uniparentaux (et plus particulièrement de l'ADN mitochondrial,) a encore une raison d'être puisqu'elle a permis, dans le cadre de notre travail, de *(i)* discuter de la structuration génétique des groupes, *(ii)* d'obtenir des pools mitochondriaux importants et inédits permettant de comparer diversité biologique et culturelle et *(iii)* de discuter des hypothèses de mise en place et d'origine de ces populations gauloises.

II. L'approche populationnelle : un nouveau regard sur les sociétés gauloises

L'approche populationnelle nous a permis d'apporter des arguments convaincants mettant en évidence la diversité des sites auxquels nous avons été confrontés. Nous l'avons vu, les sites choisis pour cette étude présentaient, de façon incontestable, des différences, que ce soit dans la **structuration de l'espace funéraire** (un ou plusieurs enclos, tumulus) ou dans le recrutement (nombre d'individus, ratio adultes/immatures…). Cependant, il est particulièrement intéressant de noter que des points communs émergent malgré tout. Un point commun à nos trois sites est l'existence d'un espace délimité, que ce soit la présence d'un **tumulus** et d'un (ou plusieurs) **enclos** permettant d'organiser l'espace funéraire. **Outre la délimitation de l'espace, ces monuments semblent avoir un rôle clef dans la délimitation des sphères sociales**. À Gurgy, ce tumulus apparaît comme réservé à une communauté plutôt familiale. À Urville-Nacqueville, le grand nombre d'individus sélectionnés de part et d'autre de l'enclos met en évidence une restriction d'accès à cet enclos, peut-être réservé à un groupe dominant et/ou fondateur. À Barbuise, les données sont encore parcellaires, mais l'organisation des enclos entre eux ainsi que le partage de certains traits (lignée maternelle, mobilier spécifique…) laissent supposer que chaque enclos pouvait accueillir une partie de la communauté, en lien avec le statut social des défunts. L'hypothèse d'enclos dédié à une partie de la communauté inhumée a déjà été proposée par de nombreux auteurs, par exemple S. Verger (2009) ou B. Lambot (2000) mais c'est la première fois que des données génétiques viennent corroborer cette proposition. Dans le cas de la nécropole d'Urville-Nacqueville, la confrontation d'un grand nombre de données (archéologiques,

biologiques) au travers d'une analyse spatiale renforce les hypothèses et résultats proposés. Cette approche spatiale mériterait d'être appliquée à de plus nombreux contextes et serait particulièrement informative pour l'étude de Barbuise. Lorsque c'est possible, ce SIG devrait être appliqué en amont de l'étude paléogénétique. En effet, l'identification de regroupements ou de concentrations permettrait de cibler les individus les plus pertinents, notamment lorsque l'on souhaite traiter des questions de filiation. Par exemple, les individus qui sont regroupés partagent-ils des liens familiaux privilégiés (père et fils, frères…) ? Pour les trois sites de notre corpus, nous avons souhaité aborder cette **question de la filiation**. Deux cas particuliers peuvent être mis en lumière : la tombe 105 (Urville-Nacqueville) et l'enclos E 18 (Barbuise). Ces deux cas représentent les seuls regroupements liés à une lignée maternelle partagée. La sépulture double 105 est interprétée comme une sépulture de jumeaux et l'enclos E 18 contient les restes d'au moins deux individus partageant une lignée maternelle rare, permettant de proposer l'hypothèse de frères. Tous les autres cas de sépultures doubles et de regroupements de tombes, que ce soit à Urville-Nacqueville, Gurgy ou Barbuise, mettent en évidence une absence d'association en lien avec les lignées maternelles. Pour le dire autrement, aucun des individus inhumés au sein d'une même sépulture ou à proximité les uns des autres ne partagent de lignée maternelle commune, permettant d'exclure un lien maternel (frère, sœur, mère et enfant, cousins maternels…) entre ces individus. Ces résultats, mis en regard des données archéologiques et textuelles dont nous disposons pour ces sociétés, nous permettent de proposer une hypothèse de **patrilinéarité** pour ces groupes. Il est évident que des données supplémentaires (lignées paternelles, étude des liens de parenté) seront indispensables pour valider, ou non, cette hypothèse. L'étude paléogénétique et le traitement SIG de la nécropole néolithique de Gurgy 'Les Noisats' ont permis de proposer une hypothèse de patrilinéarité pour ce groupe, en pointant des arguments similaires aux nôtres, comme, par exemple, l'absence de liens maternels entre les individus rassemblés (Rivollat, 2016). La poursuite de ces travaux, avec une approche paléogénomique (capture ciblant plus d'un million de SNPs) a permis de confirmer cette hypothèse (Rivollat, com. pers). Enfin, un dernier point commun que nous souhaitons aborder, est celui des modes matrimoniaux. Les analyses menées sur les sites montrent une forte diversité mitochondriale, opposée à l'apparente faible diversité observée pour les lignées paternelles. Ces résultats, en regard des données archéologiques et textuelles, nous permettent de proposer une hypothèse de **groupes patrilocaux** et une **exogamie pour les femmes**. Les données génomiques obtenues pour les individus de l'âge du Fer en Europe de l'Ouest confortent cette hypothèse. En effet, les statistiques *f*4, bien que méritant d'être peaufinées, mettent en exergue des différences entre les hommes et les femmes, les hommes paraissant plus « spécifiques » à une région et les femmes montrant moins de

différences, ce que l'on peut raisonnablement imaginer comme étant lié à une forte mobilité. Il est évidemment primordial d'augmenter le corpus et d'essayer d'inclure, pour chaque groupe, autant d'hommes que de femmes afin de pouvoir réellement tester les différences hommes/femmes. De nombreuses études ont mis en évidence que les hommes et les femmes n'ont pas joué le même rôle dans la diffusion des cultures du Néolithique et de l'âge du Bronze. En effet, ces analyses, basées sur les différences entre le chromosome X et les autosomes, ont démontré que la diffusion de ces cultures avait été largement dominée par les hommes et que ces groupes étaient caractérisés par une exogamie des femmes (Lacan *et al.* 2011 ; Knipper *et al.* 2017 ; Goldberg *et al.* 2017 ; Batini *et al.* 2017 ; Mittnik *et al.* 2019). Pour le Néolithique ainsi que pour l'âge du Fer de Grande Bretagne, une étude plus ancienne, portant sur les micro-satellites, a pu démontrer que l'arrivée de ces populations avait été largement dominée par les hommes mais, de façon intéressante, les données obtenues sur le chromosome X révèlent qu'au moins une de ces migrations a eu un impact majeur sur la composition du pool génétique maternel (Wilson *et al.* 2001). Les auteurs proposent que les femmes, *via* une forte mobilité, aient homogénéisé les pools génétiques. Il serait intéressant de continuer à explorer ces hypothèses à partir des nouvelles données paléogénomiques et d'ajouter, comme dans les travaux de C. Knipper (2017) ou de W. Haak (2008), des données isotopiques. L'étude combinée des données isotopiques et paléogénomiques a, par ailleurs, récemment apporté de nouvelles informations concernant l'organisation sociale de groupes de l'âge du Bronze dans le sud de l'Allemagne en démontrant que les habitats étaient composés à la fois d'individus de haut-rang, apparentés, et d'individus non apparentés ayant probablement un statut social inférieur. Cette étude a aussi mis en avant que ces sociétés étaient patrilocales et exogames pour les femmes, ce qui se traduit par des femmes allochtones en bonne santé et de haut rang (Mittnik *et al*., 2019). Cet aspect méritera donc d'être aussi exploré pour les groupes de l'âge du Fer.

Les analyses menées sur ces sites nous ont aussi permis de nous confronter à la, ou plutôt aux pratiques culturelles en lien avec les crânes. Si ces pratiques peuvent, de prime abord, sembler être un point commun aux sites d'Urville-Nacqueville et de Gurgy, les résultats de notre étude démontrent qu'il ne s'agit pas des mêmes pratiques. À Urville-Nacqueville, comme dans d'autres sites (par exemple en Champagne), les gestes funéraires de reprise intentionnelle du crâne semblent spécifiques aux femmes alors qu'à Gurgy, ces gestes (que ce soit la reprise du crâne et/ou le dépôt de crânes surnuméraires dans une sépulture) ne concernent que les hommes. Cette donnée, inédite, obtenue grâce à une approche paléogénétique, illustre, une fois de plus, la pluralité et la complexité des gestes funéraires opérés par les Gaulois. Le développement des méthodes de capture sera un atout évident dans le renouvellement des discussions portant sur ces pratiques, en permettant, par

exemple, de tester les liens de parenté entre un individu inhumé et le crâne surnuméraire déposé dans sa tombe. La systématisation de ces tests au sein de différents contextes (funéraires, cultuels…) permettra, nous l'espérons, de mieux appréhender les traditions et les cultes de ces populations.

Comme nous venons de l'exposer, malgré l'apparente diversité de ces sites, notamment lié au fonctionnement des communautés ciblées, des points communs ont pu être mis en évidence. Cependant, nos résultats ont montré que **la diversité culturelle de ces sites pouvait être reliée à une diversité biologique** liée *(i)* au « rôle » joué par ce site dans le paysage (par exemple un port pour Urville-Nacqueville et un tumulus probablement lié à une ferme pour Gurgy) et *(ii)* à leur intégration au sein de différents complexes culturels et réseaux d'échanges. Le site d'Urville-Nacqueville, nous l'avons vu, est un site portuaire tourné vers la Manche et vers l'Atlantique, ce qui se reflète au niveau génétique par des affinités plus marquées avec les groupes de ces régions et qui, au niveau génomique, se traduit par une forte proximité de ces individus avec les individus contemporains d'Angleterre. Cependant, rappelons que ce résultat mérite d'être nuancé, étant donné que nos données génomiques pour Urville-Nacqueville ont été obtenues uniquement sur des hommes adultes inhumés dans une position *pseudo* Durotriges. Nous souhaitons d'ailleurs insister sur un point qui nous semble essentiel pour discuter du site d'Urville-Nacqueville. Le grand nombre d'individus analysés nous a permis d'attester que ce groupe, en lien avec un site portuaire, correspond à une population cosmopolite. Cependant, malgré l'important nombre d'individus, et le fait qu'on puisse raisonnablement considérer que les immatures reflètent la population globale, une partie de la population est, pour l'instant, inaccessible. En effet, les adultes ont été, sur ce site, majoritairement incinérés, et, à ce jour, les analyses ne permettent pas de travailler sur l'ADN à partir d'ossements brûlés. Le projet CRUMBEL[1], actuellement en cours, a pour objectif de renouveler les études et la documentation sur les crémations en Belgique (datations, analyses isotopiques) afin de discuter des modes de vie, de l'évolution de ces pratiques mais aussi de dynamiques de peuplement. Nous espérons que les résultats de leurs travaux permettront d'avoir accès à de nouvelles informations cruciales concernant les individus brûlés.

Les sites de la haute vallée de la Seine ont montré, grâce aux données populationnelles obtenues sur l'ADN mitochondrial, des affinités différentes. Gurgy, situé sur l'Yonne, semble tourné vers les échanges avec le sud (notamment la péninsule Ibérique, comme cela a déjà été démontré pour le Néolithique, Rivollat *et al.*, 2015) alors que Barbuise (Seine), entretient des

1The CRUMBEL Project, Excellence of Science No. 30999782. Coordinateur : Dr Christophe Snoeck

affinités plus marquées avec l'est (Allemagne). Cependant, les données paléogénomiques ne permettent pas, pour ces groupes du Bassin parisien, de réellement voir de différences.

L'obtention d'un grand nombre de données génomiques réparties sur une grande partie de la France (de la pointe du Cotentin jusqu'au Languedoc) a permis de démontrer qu'**une structuration génétique, en lien avec la structuration géographique et donc, par conséquence, avec la géographie culturelle existe**. Nos résultats mettent en évidence qu'il est possible de relier les individus à leur contexte géographique et culturel. En effet, nous l'avons dit, les individus d'Urville-Nacqueville sont résolument tournés vers la Manche alors que les individus du Nord (Oise, Aisne) puis ceux du Bassin parisien voient leurs affinités avec l'Angleterre diminuer selon un gradient allant de la basse vers la haute vallée de la Seine. Ce constat corrobore l'hypothèse de départ d'une structuration génétique liée à la géographie culturelle (Chapitre 1). Cela se reflète aussi au niveau du sud-ouest de l'Europe, les individus des sites de Bessan la Monédière, Pech-Maho, le Peyrou ou de l'oppidum du Plan de la Tour partageant des liens étroits avec les groupes de la zone Ibérique. Il est particulièrement intéressant de noter la concordance entre les données archéologiques et nos résultats génétiques. Par ailleurs, les individus de Pech-Maho sont ceux qui présentent les plus importantes affinités avec les individus de l'âge du Fer d'Espagne. Or, au niveau archéologique, c'est ce site qui a livré le plus de données permettant de l'inclure dans l'espace culturel des Ibères avec, notamment, la présence d'inscriptions en caractères ibériques. Cependant, nous souhaitons mettre en exergue quelques cas particuliers qui *(i)* attestent de la nécessité de cibler une approche populationnelle afin d'avoir la population la plus représentative possible, *(ii)* de questionner le statut (ou en tout cas l'identité) des défunts. En effet, quelques individus présentent des particularités en terme d'origine géographique, notamment deux individus du sud-ouest de l'Europe : l'individu de Bessan 1248 ainsi qu'un individu du site d'Ullastret (Puig de San Andreu) en Espagne (Olalde *et al.*, 2019). Ces deux individus, bien que retrouvés dans les régions méditerranéennes, semblent partager des affinités plus importantes avec les individus de l'âge du Fer du nord de la France voir même du sud de l'Angleterre. Dans le cas du site d'Ullastret, nous sommes en présence d'individus représentés uniquement par des restes céphaliques et ceux étudiés par I. Olalde et collaborateurs ont été retrouvés dans la rue principale du village. Nous l'avons vu (Partie 3 – Chapitre 1), chez les gaulois, la pratique d'exposition de crâne est attestée pour de nombreux sites et fait souvent écho, surtout dans le sud de la Gaule, à des crânes d'ennemis représentant, potentiellement, des trophées. La pratique observée à Ullastret est-elle comparable à celle(s) observée(s) sur des sites comme, par exemple, celui du Cailar (Gard) ? Les vestiges archéologiques semblent aller dans le sens de cette hypothèse puisque de l'armement a aussi été mis

en évidence (Bertaud, 2017). Cependant, ce site semble avoir un statut particulier, peut être lié à une perte de fonction puisque le dispositif d'exposition (épée défonctionnalisée, crânes cloués) a été relégué dans un silo (silo 146 ; Bertaud, 2017). Parmi les objets identifiés, une épée de style laténien (mais de production locale) a été retrouvée, illustrant ainsi les contacts possibles entre les Ibères et les gaulois du monde laténien. La présence d'un individu présentant des origines plus « laténiennes » pourrait être l'illustration des échanges biologiques ayant lieu au sein des mondes celtiques, que ce soit des contacts guerriers ou non. Le cas de Bessan apparaît différent, puisqu'il ne s'agit pas d'une tête coupée mais bien d'un individu inhumé. Nous n'avons pas pu avoir accès à la totalité des données (âge, pathologies, mobilier…) mais les quelques informations dont nous disposons ne semblent pas permettre de le différencier des autres individus inhumés. Il serait particulièrement intéressant d'intégrer des cas « inverses », comme, par exemple, des individus du site de Bobigny (Seine-Saint-Denis, IIIe siècle BC). Ce site a révélé un nombre important d'individus et des preuves d'échanges à longue distance entre le bassin Parisien et le sud des Pyrénées. Nous citerons, à titre d'exemple, le *soliferreum* associé à une sépulture d'une potentielle élite (parure, arme…). La présence de cet individu associé à une arme typique du sud et à une parure ostentatoire pose la question du statut de ce défunt. Est-il inhumé avec ce mobilier en signe de son statut social ? La présence de cette arme est-elle due à des échanges de biens ? L'individu est-il originaire des Pyrénées et a été inhumé selon les traditions de son groupe d'origine, ou en tout cas avec une arme permettant de déterminer son origine géographique ? Cela va, sans conteste, dans le sens de nos hypothèses pour le site d'Urville-Nacqueville pour lequel nous supposions que les adultes inhumés dans des positions *pseudo* Durotriges venaient peut-être de l'autre côté de la Manche et avaient été enterrés selon leurs propres coutumes, ce qui semble être validé par les données génomiques.

Cependant, bien que nous ayons pu mettre en évidence des particularités (liées à la géographie physique et culturelle ainsi que des cas particuliers liés à l'origine des individus), nos résultats sont cohérents avec un **pool génétique 'Gaulois'** mettant en avant un gradient nord-sud pour la composante Yamnaya (qui a tendance à diminuer en allant vers le sud), donc des flux de personnes à l'échelle locale, et un isolement par la distance. Nos résultats, paléogénétiques et paléogénomiques, apportent aussi de nouveaux éléments permettant de discuter de l'origine des cultures de l'âge du Fer. Nos travaux vont clairement dans le sens d'une **évolution locale et graduelle des populations de l'âge du Bronze, probablement en lien avec des changements économiques, sociaux et politiques**. Il nous manque encore évidemment des données pour le Premier âge du Fer pour renforcer nos propositions, mais ce que l'on observe en Alsace (*i.e.* aucune

différence entre les individus du Premier et du Second âge du Fer) tend à corroborer notre hypothèse. Par ailleurs, les comparaisons avec les quelques données disponibles en Europe de l'est (Hongrie) tendent à montrer une absence d'affinités génétiques, contradictoire avec l'hypothèse d'une origine unique puis d'une dispersion de ces cultures uniquement par diffusion en lien avec des migrations.

L'ensemble des données démontre aussi, que ce soit en Angleterre, en France ou en Espagne, **une certaine continuité génétique entre les groupes de l'âge du Fer et les populations actuelles**. Le mythe de « Nos Ancêtres les Gaulois » serait-il, finalement, une réalité ? Nous ne pouvons en aucun cas nier la continuité génétique entre ces populations et la population française moderne, mais il nous semble essentiel de rappeler que l'ensemble de nos travaux ont montré que ces groupes gaulois sont eux-mêmes issus du métissage entre les groupes chasseurs-cueilleurs, les fermiers du Néolithique et les pasteurs des Steppes et qu'il nous manque de nombreuses données permettant de discuter des quelque 2000 années qui nous séparent des gaulois. Il serait donc plus judicieux de considérer ces gaulois comme faisant partie intégrante de notre patrimoine, au sens génétique et archéologique, mais non comme les « fondateurs » du peuple français, comme le rappelait déjà M. Dietler (1994).

Enfin, bien que puisse sembler être une lapalissade, nous souhaitons aborder la question des biais en archéologie. Les individus inhumés au sein d'une nécropole ne représentent qu'une partie de la population ou de la communauté. Pour la Normandie, le site d'Urville-Nacqueville est loin d'être représentatif puisqu'il est, à tout point de vue, hors norme. Nous savons pertinemment que nous sommes face à une partie d'une communauté (ici probablement une élite), faisant elle-même partie d'une population. Ajoutons à cela les biais inhérents aux études en ADN ancien (le plus évident étant la conservation, aléatoire, de l'ADN) et nous nous retrouvons face à une infime portion de la réalité. Mais cela est aussi valable pour les données archéologiques : nous n'avons, face à nous, que ce qui « reste », tout le reste ne pouvant être comblé que par nos recherches et un peu, notre imagination. Mais il est un biais qui est tout autre : celui du point de vue adopté par les chercheurs. Au fil de nos travaux, nous nous sommes rendu compte que les études, pourtant nombreuses, sur les populations gauloises, étaient souvent liées à l'étude d'une partie de la population : **les élites**. Souvent, ce sont les **objets les plus prestigieux** (parure, épée, vase ou chaudron…) qui sont étudiés et qui permettent de documenter, entre autres, les évolutions stylistiques ou les échanges économiques. Ce sont des études portant sur les épées qui ont permis, par exemple, de discuter de la transition entre l'âge du Bronze et l'âge du Fer et d'apporter les

premiers éléments d'une possible continuité entre ces groupes. **Mais ce qui est observé pour les élites est-il réellement le reflet de ce qui est consacré à la population dans son ensemble ?** Les travaux récents d'A. Mittnik (2019) ont montré que les inégalités sociales, à l'âge du Bronze, pouvaient être corrélées à l'origine des individus, les femmes « riches » venant d'ailleurs et les individus les plus « pauvres » étant locaux. Qu'en est-il pour nos groupes de l'âge du Fer ? Les sources l'attestent : ce sont des sociétés hiérarchisées. Il paraît donc indispensable d'avoir accès à chaque strate de la population afin de discuter d'une possible interdépendance entre origine des individus et statut social. Nous l'avons vu, les objets de parure ou les épées sont vraisemblablement le reflet du statut social de l'individu. Nous avons aussi vu que ces objets pouvaient venir de plus ou moins loin (par exemple le *soliferreum* de Bobigny). Ces objets « d'élites » seraient-ils la preuve matérielle d'échanges économiques entre populations ou, pourquoi pas, une trace matérielle de la mobilité de ces élites, les individus ayant une composante 'locale' plus importante étant une population plus 'pauvre' ? L'étude génomique de la nécropole de Nordhouse (Bas-Rhin), qui se compose à la fois d'individus considérés comme des élites et d'individus plus pauvres, met en évidence des différences entre ces individus (Pruvost, en préparation). Cela illustre, à notre avis, la nécessité de travailler *(i)* à l'échelle populationnelle et *(ii)* d'inclure des sites variés, pouvant accueillir différentes sphères sociales d'une même population. Pour la Normandie, il serait particulièrement intéressant d'intégrer les individus du site de Jort (Calvados) qui, *a priori*, pourrait représenter une partie plus pauvre de la population, comme l'indique l'état sanitaire de ces individus (Delrue *et al*., 2018). Pour le Bassin parisien, il serait éminemment intéressant d'inclure l'étude de tombes « princières », comme par exemple, celle de Gurgy 'La Picardie' (Delor, 1976), située à seulement quelques km du lieu-dit 'Les Noisats'.

Conclusions & Perspectives

L'objectif principal de notre travail était d'apporter les **premières données paléogénétiques et paléogénomiques à l'échelle populationnelle** pour des groupes du Second âge du Fer en France afin de *(i)* documenter le fonctionnement des groupes inhumés, *(ii)* tester une corrélation entre diversité génétique et diversité culturelle et *(iii)* d'apporter de nouveaux arguments pour discuter de la transition entre âge du Bronze et âge du Fer. Cet objectif est pleinement rempli, avec l'obtention de 104 haplogroupes mitochondriaux et 82 séquences HVR-1, 46 lignées paternelles (partielles ou complètes) ainsi que 12 génomes à faible couverture pour trois sites de la moitié nord de la France (Urville-Nacqueville, Gurgy 'Les Noisats' et Barbuise 'Les Grèves de Frécul').

Nous avons ainsi pu documenter, pour chaque site, le fonctionnement de la communauté correspondant au groupe inhumé. Nos données, croisées à celles issues de l'archéologie et de l'étude des textes Classiques, ont permis de mettre en évidence une certaine unité au sein de ces groupes Gaulois, comme le lien entre structuration de l'espace funéraire et organisation sociale, les enclos semblant réservés à une part spécifique du groupe, probablement en lien avec un statut social particulier (groupe fondateur, guerriers…). Ainsi, l'organisation sociale des communautés semble se refléter au niveau funéraire et génétique. Par ailleurs, nos données sont concordantes avec les hypothèses de groupes patrilocaux et patrilinéaires déjà avancées pour les groupes concernés.

L'obtention de données à l'échelle populationnelle nous a permis de discuter du fonctionnement de chaque site et de mettre en évidence des particularités, notamment au niveau du recrutement des individus. Ainsi, à Gurgy, le recrutement semble plutôt correspondre à une petite communauté locale. À Urville-Nacqueville, les données confirment qu'il s'agit d'un pôle portuaire important, impliqué dans les échanges le long de la côte Atlantique et de la Manche. À Barbuise, les données sont encore partielles, mais il semblerait que les deux secteurs identifiés présentent des fonctionnements différents et accueillent vraisemblablement deux groupes distincts.

L'ensemble des données obtenues, que ce soit par l'approche paléogénétique ou paléogénomique, révèle une diversité génétique que l'on peut, sans conteste, rapprocher de la structuration géographique de la France. La structuration géographique des complexes culturels en découle, le nord-ouest de la France faisant partie des complexes Atlantiques et Manche-Mer du

Nord, le Languedoc oriental se rapprochant des Ibères et le Bassin parisien faisant office de carrefour pour ces différents complexes. Ainsi, nous avons démontré qu'il existe une structuration génétique des communautés du Second âge du Fer en France, en lien avec la géographie physique et culturelle.

Enfin, de façon générale, nos données, apportent, pour la première fois, des arguments génétiques permettant de confirmer l'hypothèse d'une évolution locale et graduelle des populations entre l'âge du Bronze et l'âge du Fer liée à des changements politiques, sociaux, culturels plutôt qu'un afflux important de populations allochtones. En outre, nos résultats mettent en exergue une continuité génétique entre les Gaulois et la population française actuelle. Cependant, ces Gaulois sont eux-mêmes le fruit de nombreux métissages entre les groupes chasseurs-cueilleurs, les fermiers du néolithique et les pasteurs des Steppes. Ainsi, nous devrions parler de « Nos Ancêtres les Gaulois, descendants des pasteurs des Steppes, des fermiers d'Anatolie et des chasseurs-cueilleurs du Mésolithique ».

Si les données obtenues lors de ce travail sont notoires, elles méritent d'être approfondies afin d'affiner, encore, notre compréhension de ces peuples Gaulois. Différents prolongements de ce travail sont envisagés.

En premier lieu, la poursuite de l'analyse spatiale du site d'Urville-Nacqueville, en collaboration avec Mélie LE ROY et Ana ARZELIER permettra d'affiner encore notre compréhension du fonctionnement du site. Les résultats de cette collaboration feront l'objet d'une publication.

Des données complémentaires (construction de nouvelles librairies) sont en cours d'acquisition pour la sépulture double 105 d'Urville-Nacqueville. Nous espérons que ces nouvelles librairies permettront d'obtenir des données paléogénomiques permettant de tester de façon approfondie les liens de parenté entre ces deux individus et de consolider l'hypothèse de jumeaux. Quoiqu'il en soit, les données obtenues pour ces individus seront publiées et viendront accroître les cas de jumeaux en archéologie et, raviver le débat sur la place des jumeaux dans les populations Celtiques de l'âge du Fer.

Le projet GENETIX (Labex LaScArBx ; Coord. MF. DEGUILLOUX et M. PRUVOST), qui démarrera en janvier 2020, sera l'occasion de poursuivre les analyses sur les données paléogénomiques. Au cours de ce projet, nous avons pour ambition d'augmenter le nombre d'individus (de nouvelles données sont disponibles pour le nord de la France) et d'intégrer de

nouvelles régions. En effet, la mise en place d'une collaboration avec J.-L. GISCLON (Inrap) nous a permis d'acquérir une nouvelle série, dans le sud-est de la France. Cette série, composée de 16 individus issus du site de Marcilleux (Chemin des Grandes Vignes, Ain) datés de la transition entre le Premier et le Second âge du Fer nous permettra de combler une lacune documentaire dans cette région. Par ailleurs, l'obtention de données sur ce site funéraire, permettra d'accroître la diversité des contextes et de continuer à explorer le lien entre géographie physique, culturelle et structuration génétique. Nous envisageons, en outre, de relancer nos analyses en excluant les individus d'Urville-Nacqueville du pool français puisqu'ils semblent s'en différencier clairement. Le projet GENETIX sera aussi l'occasion d'approfondir les questions concernant les différences génomiques entre hommes et femmes de l'âge du Fer, en testant notamment les différences entre le chromosome X et les autosomes. Nous espérons aussi pouvoir obtenir de nouvelles données pour la Normandie et pour l'Alsace, afin d'avoir des sexe ratio plus équilibrés pour ces deux régions. Enfin, au cours de ce projet, une journée d'étude est prévue, avec l'ensemble des archéologues travaillant sur les sites ciblés et experts des contextes archéologiques. Nous espérons vivement que ce sera l'opportunité de confronter l'ensemble des données disponibles et d'éclaircir les zones d'ombres qui entourent, par exemple, les individus des sites de Pech Maho et de Bessan. Les résultats et interprétations résultant de cette collaboration interdisciplinaire fera l'objet d'une publication.

Nous avons souligné, tout au long de ce travail, l'importance de l'approche populationnelle. La commercialisation d'une méthode de capture (MyBaits), ciblant plus d'un million de SNPs, permettra d'accéder à des données paléogénomiques pour un maximum d'individus pour chaque site. L'obtention de ces données serait l'opportunité de tester, par exemple, les liens de parenté afin de vérifier les hypothèses de patrilinéarité et de patrilocalité proposées tout au long de ce travail. À l'échelle régionale, l'augmentation du nombre de contextes et d'individus permettra d'affiner notre connaissance des réseaux d'échanges à l'âge du Fer et de retracer, potentiellement, des migrations individuelles : nous pensons notamment aux individus inhumés avec des caractéristiques différentes de celles en vigueur dans la région. Nous souhaiterions vivement intégrer des sites dits « princiers » afin de comparer les affinités génétiques de ces individus considérés comme les élites *vs.* le reste de la population. Cela nous permettrait, peut-être, de discerner des mouvements de populations différents en lien avec le statut social des individus ainsi qu'une corrélation entre statut social et structuration génétique. Enfin, pour les questions liées au(x) culte(s) des crânes, cette approche sera particulièrement intéressante, notamment à Gurgy 'Les Noisats' afin de tenter de comprendre le(s) lien(s) existant(s) entre un individu inhumé et le(s) crâne(s) surnuméraire(s). Nous espérons ainsi

que toutes les hypothèses proposées lors de ce travail pourront être discutées au regard de données génomiques inédites.

Pour conclure, nous souhaitons citer S. Verger : « L'étude anthropologique de la société gauloise et celtique de l'âge du Fer […], a sans doute encore de beaux et longs jours devant elle » (Verger, 2009 p. 74). Nous espérons que le développement d'études interdisciplinaires, mêlant archéologie, archéologie funéraire et archéogénétique permettront de contribuer à l'étude de ces sociétés.

BIBLIOGRAPHIE

ADALIAN P., PIERCECCHI-MARTI M.-D., BOURLIÈRE-NAJEAN B., PANUEL M., LÉONETTI G., DUTOUR O. (2002) – Nouvelle formule de détermination de l'âge d'un foetus.

ALLENTOFT M.E., SIKORA M., SJÖGREN K.G., RASMUSSEN S., RASMUSSEN M., STENDERUP J., DAMGAARD P.B., SCHROEDER H., AHLSTRÖM T., *ET AL.* (2015) – Population genomics of Bronze Age Eurasia, *Nature*, 522, 7555, p. 167-172.

ANDERSON S., BARRELL BG, DE BRUIJN MH, COULSON AR, DROUIN J, EPERON IC, NIERLICH DP, ROE BA, SANGER F, SCHREIER PH, SMITH AJ, STADEN R, YOUNG IG. B.A.T., BANKIER A.T., BARRELL B.G., DE BRUIJN M.H.L., COULSON A.R., DROUIN J., EPERON I.C., NIERLICH D.P., *ET AL.* (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.

ARCELIN P., BRUNAUX J.-L. (2003) – Un état des questions sur les sanctuaires et les pratiques cultuelles de la gaule celtique, *Gallia*, 60, 1, p. 5-8.

BAILLOUD G., DEMOULE J.-P., GUILAINE J. (1986) – *Le Néolithique de la France : hommage à Gérard Bailloud*, Picard, 463 p.

BARAY L. (2003) – *Pratiques funéraires et sociétés de l'âge du Fer dans le Bassin parisien (dernier quart du VIIe s. — troisième quart du IIe s. av. J.-C.).*, Edition CN, Paris, 454 p.

BARAY L. (2016) – *Les cimetières celtiques du Bassin parisien (VIIè-IIe siècle av. J.-C.). Systèmes typologique et chronologique.*, CNRS, Paris, Gallia, Hors série

BATINI C., HALLAST P., VÅGENE Å.J., ZADIK D., ERIKSEN H.A., PAMJAV H., SAJANTILA A., WETTON J.H., JOBLING M.A. (2017) – Population resequencing of European mitochondrial genomes highlights sex-bias in Bronze Age demographic expansions, *Scientific Reports*, 7, 1, p. 12086.

BEAU A., RIVOLLAT M., RÉVEILLAS H., PEMONGE M.H., MENDISCO F., THOMAS Y., LEFRANC P., DEGUILLOUX M.F. (2017) – Multi-scale ancient DNA analyses confirm the western origin of Michelsberg farmers and document probable practices of human sacrifice, *PLoS ONE*, 12, 7, p. 1-16.

BERTAUD A. (2017) – *Des guerriers au contact : transferts de technologie et évolutions tactiques en Europe occidentale du IIIème au Ier s. a.C.*, Université Bordeaux Montaine.

BOESSENKOOL S., HANGHØJ K., NISTELBERGER H.M., DER SARKISSIAN C., GONDEK A., ORLANDO L., BARRETT J.H., STAR B. (2017) – Combining bleach and mild pre-digestion improves ancient DNA recovery from bones, *Molecular Ecology Resources*, 17, 4, p. 742-751.

BOLLONGINO R., TRESSET A., VIGNE J.D. (2008) – Environment and excavation: Pre-lab impacts on ancient DNA analyses, *Comptes Rendus - Palevol*, 7, 2-3, p. 91-98.

BOUWMAN A.S., CHILVERS E.R., BROWN K.A., BROWN T.A. (2006) – Brief communication: Identification of the authentic ancient DNA sequence in a human bone contaminated with modern DNA, *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 3, p. 428-431.

BRACE S., DIEKMANN Y., BOOTH T.J., VAN DORP L., FALTYSKOVA Z., ROHLAND N., MALLICK S., OLALDE I., FERRY M., *ET AL.* (2019) – Ancient genomes indicate population replacement in Early Neolithic Britain, *Nature Ecology & Evolution*, p. 1.

BRAGA J., SAMIR C., RISSER L., DUMONCEL J., DESCOUENS D., THACKERAY J.F., BALARESQUE P., OETTLÉ A., LOUBES J.-M., *ET AL.* (2019) – Cochlear shape reveals that the human organ of hearing is sex-typed from birth, *Scientific Reports*, 9, 1, p. 10889.

BRAMANTI B., THOMAS M.G., HAAK W., UNTERLAENDER M., JORES P., TAMBETS K., ANTANAITIS-JACOBS I., HAIDLE M.N., JANKAUSKAS R., *ET AL.* (2009) – Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers., *Science (New York, N.Y.)*, 326, 5949, p. 137-40.

BRANDT G., HAAK W., ADLER C.J., ROTH C., SZECSENYI-NAGY A., KARIMNIA S., MOLLER-RIEKER S., MELLER H., GANSLMEIER R., *ET AL.* (2013) – Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity, *Science*, 342, 6155, p. 257-261.

BRANDT G., 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.

BRUN P. (2017) – La formation de l'entité celtique : migration ou acculturation, *Archéologie des migrations*, p. 137.

BRUN P., CHAUME B., DHENNEQUIN L., QUILLIEC B. (2009) – Le passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer... au fil de l'Epée, *in* M.-J. Lambert-Roulière, J. Vital, M. Talon, P.-Y. Milcent, et A. Daubigney (dir.), *De l'âge du Bronze à l'âge du Fer en France et en Europe occidentale (Xè-VIIe s. av JC). La moyenne vallée du Rhône aux âges du Fer. Actes du XXXè colloque international de l'A.F.E.A.F., co-organisé par l'A.P.R.A.B. (Saint-Romain-en-Gal, 26-28 mai 2006)*, Saint-Romain-en-Gal, Revue Archéologique de l'Est, .

BRUNAUX J.-L. (2012) – Du prix et des usages de la tête. Les données historiques sur la prise du crâne en Gaule, *in* B. Boulestin et D. Henry-Gambier (dir.), *Crânes trophées, crânes d'ancêtres et autres pratiques autour de la tête : problème d'interprétation en archéologie. Actes de la table ronde pluridisciplinaire*, Les Eyzies-de-Tayac, BAR, p. 107-116.

BURBANO H.A., HODGES E., GREEN R.E., BRIGGS A.W., KRAUSE J., MEYER M., GOOD J.M., MARICIC T., JOHNSON P.L.F., *ET AL.* (2010) – Targeted Investigation of the Neandertal Genome by Array-Based Sequence Capture, *Science*, 328, 5979, p. 723-725.

CALLAWAY E. (2018) – The Battle for Common Ground, *Nature*, 555, p. 573-576.

CARPENTER M.L., BUENROSTRO J.D., VALDIOSERA C., SCHROEDER H., ALLENTOFT M.E., SIKORA M., RASMUSSEN M., GRAVEL S., GUILL??N S., *ET AL.* (2013) – Pulling out the 1%: Whole-Genome capture for the targeted enrichment of ancient dna sequencing libraries, *American Journal of Human Genetics*, 93, 5, p. 852-864.

CHANSON K., DELALANDE A., JAHIER I., LE GOFF I. (COORD. ., LEON G., TEXIER M., ROPARS A., VAUTERIN C.-C. (2010) – Les pratiques funéraires à l'âge du Fer en Basse-Normandie : premiers éléments de réflexion, *in* P. Barral, B. Dedet, F. Delrieu, P. Giraud, I. Le Goff, S. Marion, et A. Villard-Le Tiec (dir.), *Gestes funéraires en Gaule au Second Age du Fer. Actes du XXXIII colloque international de l'AFEAF ; Caen, 20-24 mai 2009.*, Besançon, Presses Universitaires de Franche-Comté, p. 51-83.

CHILDE V.G. (1925) – *The Dawn of European Civilization*, Keagan Pau, London, 328 p.

CRESPO L., SUBIRÀ M.E., RUIZ J. (2011) – Twins in prehistory: The case from Olèrdola (Barcelona, Spain; s. IV II BC), *International Journal of Osteoarchaeology*, 21, 6, p. 751-756.

CUNNINGHAM C., SCHEUER L., BLACK (2016) – *Developmental Juvenile Osteology (2nde edition)*, London, Elsevier Academic Press, 632 p.

DABNEY J., KNAPP M., GLOCKE I., GANSAUGE M.-T., WEIHMANN A., NICKEL B., VALDIOSERA C., GARCÍA N., PÄÄBO S., *ET AL.* (2013) – Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 39, p. 15758-63.

DALEY T., SMITH A.D. (2013) – Predicting the molecular complexity of sequencing libraries., *Nature methods*, 10, 4, p. 325-7.

DAMGAARD P. DE B., MARCHI N., RASMUSSEN S., PEYROT M., RENAUD G., KORNELIUSSEN T., MORENO-MAYAR J.V., PEDERSEN M.W., GOLDBERG A., *ET AL.* (2018) – 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes, *Nature*, 557, 7705, p. 369-374.

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, p. 11184.

DECHELETTE J. (1914) – Manuel d'archéologie préhistorique, celtique et gallo-romaine. Tome 2 : Archéologie celtique ou protohistorique ; troisième partie second Âge du Fer ou époque de La Tène, , p. 911-1689.

DELATTRE V., PECQUEUR L. (2017) – « Entrer dans l'immobilité » : les défunts en position assise du second âge du Fer, *Gallia*, 74, 2, p. 1-17.

CHARLOTTE D., BOUGAULT D., CARPENTIER V., SERÉVILLE-NIEL C.C. DE, LEFEBVRE R. (2018) – La nécropole de Jort (Calvados) : bilan préliminaire des pathologies d'une population laténienne,

DIETLER M. (1994) – « Our Ancestors the Gauls »: Archaeology, Ethnic Nationalism, and the Manipulation of Celtic Identity in Modern Europe, *American Anthropologist*, 96, 3, p. 584-605.

DUBUIS B. (2018) – Autour de la tombe princière de Lavau : la représentation des élites au Vè siècle avant notre ère, *in* N. Dorhmann et V. Riquier (dir.), *Archéologie dans l'Aube. Des premiers paysans au Prince de Lavau*, p. 235-243.

DUBUIS B., JOSSET D., MILLET É., VILLENAVE C. (2015) – La tombe princière du Vè siècle avant notre ère de Lavau « ZAC du Moutot » (Aube), *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 112, 2, p. 371-374.

DUBUT V., CHOLLET L., MURAIL P., CARTAULT F., BÉRAUD-COLOMB E., SERRE M., MOGENTALE-PROFIZI N. (2004) – mtDNA polymorphisms in five French groups: importance of regional sampling., *European journal of human genetics : EJHG*, 12, 4, p. 293-300.

DUDAY H., COURTAUD P., CRUBEZY É., SELLIER P., TILLIER A.-M. (1990) – L'Anthropologie « de terrain » : reconnaissance et interprétation des gestes funéraires, *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 2, 3, p. 29-49.

DUVAL P.-M. (1989) – Les Gaulois et la mort, *Publications de l'École Française de Rome*, 116, 1, p. 391-399.

ENK J.M., DEVAULT A.M., KUCH M., MURGHA Y.E., ROUILLARD J.-M., POINAR H.N. (2014) – Ancient Whole Genome Enrichment Using Baits Built from Modern DNA, *Molecular Biology and Evolution*, 31, 5, p. 1292-1294.

EXCOFFIER L., LISCHER H.E.L. (2010) – Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows, *Molecular Ecology Resources*, 10, 3, p. 564-567.

FERNANDEZ-GÖTZ M. (2013) – Ethnicité, Politique et Echelles d'intégration : réflexion sur les « pagi » gaulois avant la conquête, *Etudes Celtiques*, XXXIX.

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., LEFORT A., PEMONGE M.-H., COUTURE-VESCHAMBRE C., ROTTIER S., DEGUILLOUX M.-F. (2018) – The multiple maternal legacy of the Late Iron Age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France F. Calafell (dir.), *PLOS ONE*, 13, 12, p. e0207459.

FISCHER C.-E., PEMONGE M.-H., SANTOS F., HOUZELOT H., COUTURE-VESCHAMBRE C., LEFORT A., ROTTIER S., DEGUILLOUX M.-F. (2019) – Multi-scale archaeogenetic study of two French Iron Age communities: From internal social- to broad-scale population dynamics, *Journal of Archaeological Science: Reports*, 27, p. 101942.

FITZPATRICK A.P. (2010) – Les pratiques funéraires de l'âge du Fer tardif dans le Sud de l'Angleterre, *in* P. Barral, B. Dedet, F. Delrieu, P. Giraud, I. Le Goff, et S. Marion (dir.), *Gestes funéraires en Gaule au Second Age du Fer. Actes du XXXIII colloque international de l'AFEAF ; Caen, 20-24 mai 2009.*, Besançon, Presses Universitaires de Franche-Comté, p. 15-30.

FLOHR S. (2014) – Twin burials in prehistory: A possible case from the iron age of Germany, *International Journal of Osteoarchaeology*, 24, 1, p. 116-122.

FU Q., MEYER M., GAO X., STENZEL U., BURBANO H.A., KELSO J., PAABO S. (2013) – DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 6, p. 2223-2227.

FU Q., LI H., MOORJANI P., JAY F., SLEPCHENKO S.M., BONDAREV A.A., JOHNSON P.L.F., AXIMU-PETRI A., PRÜFER K., *ET AL.* (2014) – Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia., *Nature*, 514, 7523, p. 445-9.

FU Q., HAJDINJAK M., MOLDOVAN O.T., CONSTANTIN S., MALLICK S., SKOGLUND P., PATTERSON N., ROHLAND N., LAZARIDIS I., *ET AL.* (2015) – An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor., *Nature*, 524, 7564, p. 216-9.

FU Q., POSTH C., HAJDINJAK M., PETR M., MALLICK S., FERNANDES D., FURTWÄNGLER A., HAAK W., MEYER M., *ET AL.* (2016) – The genetic history of Ice Age Europe, *Nature*.

FURTWÄNGLER A., REITER E., NEUMANN G.U., SIEBKE I., STEURI N., HAFNER A., LÖSCH S., ANTHES N., SCHUENEMANN V.J., *ET AL.* (2018) – Ratio of mitochondrial to nuclear DNA affects contamination estimates in ancient DNA analysis, *Scientific Reports*, 8, 1, p. 14075.

GAMBA C., JONES E.R., TEASDALE M.D., MCLAUGHLIN R.L., GONZALEZ-FORTES G., MATTIANGELI V., DOMBORÓCZKI L., KŐVÁRI I., PAP I., *ET AL.* (2014) – Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory., *Nature communications*, 5, p. 5257.

GARCIA D. (2018) – Lavau et les résidences celtiques vus de la Méditerranée, *in* N. Dorhmann et V. Riquier (dir.), *Archéologie dans l'Aube. Des premiers paysans au Prince de Lavau*, p. 294-298.

GODARD C. (2013) – *L'implantation des habitations circulaires en Bretagne et en Normandie à l'âge du Fer : un échange d'hommes et de savoirs*, vol. 30, 165-186 p.

GOLDBERG A., GÜNTHER T., ROSENBERG N.A., JAKOBSSON M. (2017) – Ancient X chromosomes reveal contrasting sex bias in Neolithic and Bronze Age Eurasian migrations, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, p. 201616392.

GRIMOUD A.-M., BOULBET MAUGER M., LODTER J.-P. (2004) – Critères de sélection d'échantillons dentaires pour l'étude de l'ADN ancien, *Anthropo*, 6, p. 43-51.

GUILAINE J. (1998) – *Atlas du Néolithique européen*, Liège, Université de Liège, ERAUL 46, 1070 p.

GUILAINE J. (2001) – *Communautés villageoises du 8e au 3e millénaire, du Proche Orient à l'Atlantique*, Errance, Paris, 280 p.

GUILAINE J. (2018) – Siret's smile, *Antiquity*, 92, 365, p. 1247-1259.

HAAK W., BRANDT G., JONG H.N. D, MEYER C., GANSLMEIER R., HEYD V., HAWKESWORTH C., PIKE A.W.G., MELLER H., *ET AL.* (2008) – Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 47, p. 18226-18231.

HAAK W., BALANOVSKY O., SANCHEZ J.J., KOSHEL S., ZAPOROZHCHENKO V., ADLER C.J., DER SARKISSIAN C.S.I., BRANDT G., SCHWARZ C., *ET AL.* (2010) – Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities, *PLoS Biology*, 8, 11.

HAAK W., LAZARIDIS I., PATTERSON N., ROHLAND N., MALLICK S., LLAMAS B., BRANDT G., NORDENFELT S., HARNEY E., *ET AL.* (2015) – Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe, *Nature*, 522, 7555, p. 207-211.

HANSEN H.B., DAMGAARD P.B., MARGARYAN A., STENDERUP J., LYNNERUP N., WILLERSLEV E., ALLENTOFT M.E. (2017) – Comparing Ancient DNA Preservation in Petrous Bone and Tooth Cementum D. Caramelli (dir.), *PLOS ONE*, 12, 1, p. e0170940.

HARRIS A., DEGIORGIO M. (2016) – Admixture and ancestry inference from ancient and modern samples through measures of population genetic drift, *Human Biology Open Access Pre-Prints*, 89, 1.

HARRIS E.E. (2017) – Demic and cultural diffusion in prehistoric Europe in the age of ancient genomes, *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 26, 5, p. 228-241.

HENRY-GAMBIER D., MAUREILLE B., WHITE R. (2004) – Vestiges humains des niveaux de l'Aurignacien ancien du site de Brassempouy (Landes), *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, p. 49-87.

HERVELLA M., IZAGIRRE N., ALONSO S., FREGEL R., ALONSO A., CABRERA V.M., DE LA RÚA C. (2012) – Ancient DNA from Hunter-Gatherer and Farmer Groups from Northern Spain Supports a Random Dispersion Model for the Neolithic Expansion into Europe M. Hofreiter (dir.), *PLoS ONE*, 7, 4, p. e34417.

HEYD V. (2017) – Kossinna's smile, *Antiquity*, 91, 356, p. 348-359.

HILDEBRANDT H. (1874) – Sur les commencements de l'âge du Fer en Europe, *in Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie préhistorique*, Stockholm, p. 592.

HOFREITER M., JAENICKE V., SERRE D., HAESELER A. VON, PÄÄBO S. (2001) – DNA sequences from multiple amplifications reveal artifacts induced by cytosine deamination in ancient DNA, *Nucleic Acids Research*, 29, 23, p. 4793-4799.

HOLLARD D., GRICOURT D. (2017) – *Les Jumeaux divins dans le Festiaire celtique.*

JOFFROY R. (1953) – Note préliminaire sur la découverte d'une tombe à char de l'époque hallstalienne à Vix (Côle-d'Or), *Gallia*, 11, 1, p. 19-24.

JONES E.R., GONZALEZ-FORTES G., CONNELL S., SISKA V., ERIKSSON A., MARTINIANO R., MCLAUGHLIN R.L., GALLEGO LLORENTE M., CASSIDY L.M., *ET AL.* (2015) – Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians., *Nature communications*, 6, p. 8912.

JURAS A., KRZEWIŃSKA M., NIKITIN A.G., EHLER E., CHYLEŃSKI M., ŁUKASIK S., KRENZ-NIEDBAŁA M., SINIKA V., PIONTEK J., *ET AL.* (2017) – Diverse origin of mitochondrial lineages in Iron Age Black Sea Scythians, *Scientific Reports*, 7, October 2016, p. 1-10.

JURAS A., CHYLEŃSKI M., EHLER E., MALMSTRÖM H., ŻURKIEWICZ D., WŁODARCZAK P., WILK S., PEŠKA J., FOJTÍK P., *ET AL.* (2018) – Mitochondrial genomes reveal an east to west cline of steppe ancestry in Corded Ware populations, *Scientific Reports*, 8, 1, p. 11603.

KEYSER C., PETKOVSKI E. (2006) – Utilisation des SNP pour l'identification humaine, *Spectra Analyse*, p. 24-29.

KNIPPER C., MEYER C., JACOBI F., ROTH C., FECHER M., STEPHAN E., SCHATZ K., HANSEN L., POSLUSCHNY A., *ET AL.* (2014) – Social differentiation and land use at an Early Iron Age « princely

seat »: Bioarchaeological investigations at the Glauberg (Germany), *Journal of Archaeological Science*, 41, p. 818-835.

KNIPPER C., MITTNIK A., MASSY K., KOCIUMAKA C., KUCUKKALIPCI I., MAUS M., WITTENBORN F., METZ S.E., STASKIEWICZ A., *ET AL.* (2017) – Female exogamy and gene pool diversification at the transition from the Final Neolithic to the Early Bronze Age in central Europe, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 38, p. 10083-10088.

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., *ET AL.* (2017) – Re-theorising mobility and the formation of culture and language among the Corded Ware Culture in Europe, *Antiquity*, 91, 356, p. 334-347.

KRUTA V. (2000) – *Les Celtes : Histoire et dictionnaire. Des origines à la romanisation et au christianisme*, Paris, Robert Laffont

LACAN M., KEYSER C., RICAUT F.-X., BRUCATO N., DURANTHON F., GUILAINE J., CRUBEZY E., LUDES B. (2011) – Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 24, p. 9788-9791.

LAMBOT B. (2000) – Les enclos funéraires en Champagne : indicateurs chronologiques, sociaux, culturels ?, *Revue archéologique de Picardie*, 1, 1, p. 147-159.

LAN T., LINDQVIST C. (2018) – Technical Advances and Challenges in Genome-Scale Analysis of Ancient DNA, *in* p. 3-29.

LAZARIDIS I., PATTERSON N., MITTNIK A., RENAUD G., MALLICK S., KIRSANOW K., SUDMANT P.H., SCHRAIBER J.G., CASTELLANO S., *ET AL.* (2014) – Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans, *Nature*, 513, 7518, p. 409-413.

LÊ S., JOSSE J., HUSSON F. (2008) – FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis, *Journal of Statistical Software*, 25, 1, p. 1-18.

LEFORT A. (2011a) – Circulation des biens , des personnes et des idées sur les côtes bas- normandes à la fin de l ' âge du Fer . Etat de la question sur les relations transmanche , Les Anglais en Normandie , Actes du 45 ème congrès des Sociétés archéolo, *in* p. 69-74.

LEFORT A. (2011b) – Opération de fouilles archéologiques sur l ' estran d ' Urville -Nacqueville La nécropole de La Tène finale et les études Rapport d ' opération,

LEFORT A. (2015) – Contribution bas-normande à une archéologie des relations transmanches à la fin de l'âge du Fer. Echanges matériels et culturels.,

LEFORT A., MARCIGNY C. (2009) – Urville: La possible agglomération portuaire d'Urville-Nacqueville (Manche)., *L'Archéologue, Archéologie nouvelle*, 102, p. 23-25.

LEFORT A., ROTTIER S. (2012) – Découverte et étude d'une nécropole de La Tène finale sur l ' agglomération littorale d ' Urville -Nacqueville (Manche). Campagne 2011-2012, *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude de l'Age du Fer N°31*, p. 3-5.

LEFORT A., ROTTIER S. (2013) – *Opération de fouilles archéologiques sur l'estran d'Urville-Nacqueville. Rapport d'opération 2013 : La nécropole de La Tène finale.*

LEFORT A., GONNET A., GUILLAUMET J., GHESQUIÈRE E., HERPOËL C. (2010) – Opération de fouilles archéologiques sur l ' estran d ' Urville -Nacqueville Rapport final d ' opération,

LEFORT A., BLONDEL F., MÉNIEL P. (2011) – Vivre , produire et échanger dans une communauté littorale de la Manche ., *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude de l'Age du Fer N°29*, p. 1923-1924.

LEFORT A., BARON A., BLONDEL F., MÉNIEL P., ROTTIER S. (2015) – Artisanat, commerce et nécropole. Un port de La Tène D1 à Urville-Nacqueville, *in* F. Olmer et R. Roure (dir.), *Les Gaulois au fil de l'eau, Actes du 37è colloque international de l'Association Française pour l'Etude de l'âge du Fer (Montpellier, 2013)*, Bordeaux, Ausonius, p. 481-514.

LEJARS T. (2003) – Les fourreaux d'épée laténiens. Supports et ornementations, *in* D. Vitali (dir.), *L'immagine Tra Mondo Celtico E Mondo Etrusco-Italico*,

LEJARS T. (2013) – L'idée d'un âge du Fer préromain. Le tournant des années 1860, *in* S. Krausz, A. Colin, K. Gruel, I. Ralston, T. Dechezleprêtre, L. Bourgeau, S. Verger, et A. Schnapp (dir.), *L'âge du Fer en Europe. Mélanges offerts à Olivier Buchsenschutz*, Bordeaux, Ausonius Éditions, p. 27-36.

LEJARS T. (2015) – Un monde aux dimensions de l'Europe, *in* O. Buchsenschutz (dir.), *L'Europe Celtique à l'âge du Fer (VIIIè - Ier siècles)*, Paris, Presses universitaires de France, p. 186-215.

LEJARS T., GRUEL K. (2015) – Peuple, civitates, pagi, *in* O. Buchsenschutz (dir.), *L'Europe Celtique à l'âge du Fer (VIIIè - Ier siècles)*, Presses universitaires de France, p. 349-357.

LEMERCIER O. (2005) – Le Campaniforme et l ' Europe à la fin du Néolithique,

LEWUILLON S. (1990) – Affinités, parentés et territoires en Gaule indépendante : fragments d'anthropologie, *Dialogues d'histoire ancienne*, 16, 1, p. 283-358.

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, p. 13.

MALMSTRÖM H., STORÅ J., DALÉN L., HOLMLUND G., GÖTHERSTRÖM A. (2005) – Extensive Human DNA Contamination in Extracts from Ancient Dog Bones and Teeth, *Molecular Biology and Evolution*, 22, 10, p. 2040-2047.

MARCIGNY C. (2011) – Les relations transmanche durant l'âge du Bronze entre 2300 et 800 avant notre ère, *in Les Anglais en Normandie*, p. 47-54.

MARCIGNY C., TALON M. (2009) – Sur les rives de la Manche. Qu'en est-il du passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer à partir des découvertes récentes ?, *in* M.-J. Roulière-Lambert, A. Daubigney, P.-Y. Milcent, M. Talon, et J. Vital (dir.), *De l'âge du Bronze à l'âge du Fer en France et en Europe occidentale (Xè-VIIe s. av JC). La moyenne vallée du Rhône aux âges du Fer. Actes du XXXè*

colloque international de l'A.F.E.A.F., co-organisé par l'A.P.R.A.B. (Saint-Romain-en-Gal, 26-28 mai 2006), Revue Archéologique de l'Est, p. 385-403.

MARCINIAK S., PERRY G.H. (2017) – Harnessing ancient genomes to study the history of human adaptation, , 18, 11, p. 659-674.

MARTINIANO R., CAFFELL A., HOLST M., HUNTER-MANN K., MONTGOMERY J., MÜLDNER G., MCLAUGHLIN R.L., TEASDALE M.D., VAN RHEENEN W., *ET AL.* (2016) – Genomic signals of migration and continuity in Britain before the Anglo-Saxons, *Nature Communications*, 7, 1, p. 10326.

MATHIESON I., LAZARIDIS I., ROHLAND N., MALLICK S., PATTERSON N., ROODENBERG S.A., HARNEY E., STEWARDSON K., FERNANDES D., *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- A., ROHLAND N., MALLICK S., OLADE I., CHERONET O., FERNANDES D., *ET AL.* (2017) – The Genomic H istory of Southeaste rn Europe, , , 1.

MATHIESON I., ALPASLAN-ROODENBERG S., POSTH C., SZÉCSÉNYI-NAGY A., ROHLAND N., MALLICK S., OLALDE I., BROOMANDKHOSHBACHT N., CANDILIO F., *ET AL.* (2018) – The genomic history of southeastern Europe, *Nature*.

MENDISCO F., KEYSER C., HOLLARD C., SELDES V., NIELSEN A.E., CRUBÉZY E., LUDES B. (2011) – Application of the iPLEXTM Gold SNP genotyping method for the analysis of Amerindian ancient DNA samples: Benefits for ancient population studies, *Electrophoresis*, 32, 3-4, p. 386-393.

MÉNIEL P., LAMBOT B. (1997) – Le centre communautaire et cultuel du village gaulois d'Acy-Romance dans son contexte régional,

MEYER M., FU Q., AXIMU-PETRI A., GLOCKE I., NICKEL B., ARSUAGA J.-L., MARTÍNEZ I., GRACIA A., DE CASTRO J.M.B., *ET AL.* (2014) – A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos, *Nature*, 505, 7483, p. 403-406.

MILCENT P.-Y. (2006) – Premier âge du Fer médio-atlantique et genèse multipolaire des cultures matérielles laténiennes, *in* D. Vitali (dir.), *Celtes et Gaulois, l'Archéologie face à l'Histoire 2 : la Préhistoire des Celtes. Actes de la table ronde de Bologne-Monterenzio, 28-29 mai 2005.*, Glux-en-Glenne, Bibracte, Centre archéologique européen, p. 81-105.

MILCENT P. (2009) – Le Passage de l'âge du Bronze à l'âge du Fer en Gaule au miroir des élites sociales: une crise au VIIIe siecle av. J.-C.?, *in* M.-J. Roulière-Lambert, A. Daubigney, P.-Y. Milcent, M. Talon, et J. Vital (dir.), *De l'âge du Bronze à l'âge du Fer en France et en Europe occidentale (Xè-VIIe s. av JC). La moyenne vallée du Rhône aux âges du Fer. Actes du XXXè colloque international de l'A.F.E.A.F., co-organisé par l'A.P.R.A.B. (Saint-Romain-en-Gal, 26-28 mai 2006)*, Revue Archéologique de l'Est, p. 453-476.

MILLET E. (2008) – La nécropole du second âge du Fer de Saint-Benoît-sur-Seine, « La Perrière » (Aube) : étude synthétique, *Revue Archéologique de l'Est*, , 57, p. 75-184.

MITTNIK A., MASSY K., KNIPPER C., WITTENBORN F., PFRENGLE S., CARLICHI-WITJES N., DEEG H., FURTWÄNGLER A., HARBECK M., *ET AL.* (2019) – Kinship-based social inequality in Bronze Age Europe., *Science (New York, N.Y.)*, p. eaax6219.

MOHEN J.-P., TABORIN Y. (2009) – Les sociétés humaines à l'âge du Fer, *in Les sociétés de la préhistoire*, Hachette supérieur, p. 276-299.

MONROY KUHN J.M., JAKOBSSON M., GÜNTHER T. (2018) – Estimating genetic kin relationships in prehistoric populations F. Calafell (dir.), *PLOS ONE*, 13, 4, p. e0195491.

MOORJANI P., SANKARARAMAN S., FU Q., PRZEWORSKI M., PATTERSON N., REICH D. (2016) – A genetic method for dating ancient genomes provides a direct estimate of human generation interval in the last 45,000 years., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 20, p. 5652-7.

MORDANT C., ROTTIER S. (2004) – *Gurgy « Les Noisats » (Yonne)*, Dijon

MORDANT C., AUGEREAU A., MILLET É. (2018) – La Seine, une artère majeure du Bassin Parisien, *in* N. Dohrmann et V. Riquier (dir.), *Archéologie dans l'Aube. Des premiers paysans au Prince de Lavau*, p. 22-29.

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., *ET AL.* (2015) – Phy-Mer: a novel alignment-free and reference-independent mitochondrial haplogroup classifier, *Bioinformatics*, 31, 8, p. 1310-1312.

NOONAN J.P., HOFREITER M., SMITH D., PRIEST J.R., ROHLAND N., RABEDER G., KRAUSE J., DETTER J.C., PÄÄBO S., *ET AL.* (2005) – Genomic Sequencing of Pleistocene Cave Bears, *Science*, 309, 5734, p. 597-599.

NÚÑEZ C., BAETA M., CARDOSO S., PALENCIA-MADRID L., GARCÍA-ROMERO N., LLANOS A., M DE PANCORBO M. (2016) – Mitochondrial DNA Reveals the Trace of the Ancient Settlers of a Violently Devastated Late Bronze and Iron Ages Village. F. Calafell (dir.), *PloS one*, 11, 5, p. e0155342.

OLALDE I., BRACE S., ALLENTOFT M.E., ARMIT I., KRISTIANSEN K., BOOTH T., ROHLAND N., MALLICK S., SZÉCSÉNYI-NAGY A., *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., *ET AL.* (2019) – The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years, *Science*, 363, 6432, p. 1230-1234.

OLIVIER L. (2006) – Il faut défendre la Gaule., *in* Rieckhoff (dir.), *Celtes et gaulois, l'Archéologie face à l'Histoire, I : Celtes et Gaulois dans l'Histoire, l'historiographie et l'idéologie moderne, Actes de la table-ronde de Liepzig 16-17 juin 2005*, Bibracte, Centre archéologique européen, p. 153-169.

ORLANDO L., GINOLHAC A., ZHANG G., FROESE D., ALBRECHTSEN A., STILLER M., SCHUBERT M., CAPPELLINI E., PETERSEN B., *ET AL.* (2013) – Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse, *Nature*, 499, 7456, p. 74-78.

VAN OVEN M., KAYSER M. (2009) – Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation., *Human mutation*, 30, 2, p. 386-394.

PÄÄBO S. (1985) – Molecular cloning of Ancient Egyptian mummy DNA, *Nature*, 314, 6012, p. 644-645.

PARTIOT C. (2018) – *Diversité biologique des enfants décédés en période périnatale et traitements funéraires au Kerma classique - Les exemples de la nécropole 8B-51 (Kerma classique, Nord Soudan) et des cimetières de Blandy-les Tours (Xe-XIIe siècle, France) et de Provins*, Université de Bordeaux, 738 p.

PATTERSON N., PRICE A.L., REICH D. (2006) – Population structure and eigenanalysis, *PLoS Genetics*, 2, 12, p. 2074-2093.

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.

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., *ET AL.* (2015) – Optimal ancient DNA yields from the inner ear part of the human petrous bone, *PLoS ONE*, 10, 6, p. 1-13.

POSTH C., RENAUD G., MITTNIK A., DRUCKER D.G., ROUGIER H., CUPILLARD C., VALENTIN F., THEVENET C., FURTW??NGLER A., *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.

POTTER B.A., IRISH J.D., REUTHER J.D., MCKINNEY H.J. (2014) – New insights into Eastern Beringian mortuary behavior: a terminal Pleistocene double infant burial at Upward Sun River., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 48, p. 17060-5.

PRICE A.L., PATTERSON N.J., PLENGE R.M., WEINBLATT M.E., SHADICK N.A., REICH D. (2006) – Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies., *Nature genetics*, 38, 8, p. 904-9.

PRUVOST M., SCHWARZ R., CORREIA V.B., CHAMPLOT S., BRAGUIER S., MOREL N., FERNANDEZ-JALVO Y., GRANGE T., GEIGL E.-M. (2007) – Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3, p. 739-44.

RAFTERY B. (2006) – *L'Irlande celtique avant l'ère chrétienne*, Errance

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.

RASMUSSEN M., LI Y., LINDGREEN S., PEDERSEN J.S., ALBRECHTSEN A., MOLTKE I., METSPALU M., METSPALU E., KIVISILD T., *ET AL.* (2010) – Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo, *Nature*, 463, 7282, p. 757-762.

REICH D., THANGARAJ K., PATTERSON N., PRICE A.L., SINGH L. (2009) – Reconstructing Indian population history, *Nature*, 461, 7263, p. 489-U50.

RICHARD C., PENNARUN E., KIVISILD T., TAMBETS K., TOLK H.-V., METSPALU E., REIDLA M., CHEVALIER S., GIRAUDET S., *ET AL.* (2007) – An mtDNA perspective of French genetic variation., *Annals of human biology*, 34, February, p. 68-79.

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*, Université de Bordeaux

RIVOLLAT M., MENDISCO F., PEMONGE M.-H.H., SAFI A., SAINT-MARC D., BRÉMOND A., COUTURE-VESCHAMBRE C., ROTTIER S., DEGUILLOUX M.-F.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.

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.

ROOSTALU U., KUTUEV I., LOOGVÄLI E.-L., METSPALU E., TAMBETS K., REIDLA M., KHUSNUTDINOVA E., USANGA E., KIVISILD T., *ET AL.* (2007) – Origin and Expansion of Haplogroup H, the Dominant Human Mitochondrial DNA Lineage in West Eurasia: The Near Eastern and Caucasian Perspective, *Molecular Biology and Evolution*, 24, 2, p. 436-448.

ROTTIER S. (2003) – *Pratiques funéraires de l'étape initiale du Bronze final dans les bassins de l'Yonne et de la Haute-Seine, l'exemple des sites funéraires de Barbuise-Courtavant - La Saulsotte et Barbey aux XIV, XIIIe et XIIe siècles avant J.-C.*, Dijon

ROTTIER S., PIETTE J. (2001) – *Barbuise « Les Grèves de Frécul » (Aube)*, Nogent-sur-Seine

ROUSSEAU E. (2012) – Questionnements sur le traitement du corps humain à l'âge du Fer en Gaule, *in* B. Boulestin et D. Henry-Gambier (dir.), *Crânes trophées, crânes d'ancêtres et autres pratiques autour de la tête : problème d'interprétation en archéologie. Actes de la table ronde pluridisciplinaire*, Les Eyzies-de-Tayac, BAR, p. 163-192.

LE ROY M., RIVOLLAT M., MENDISCO F., PEMONGE M.-H., COUTELIER C., COUTURE C., TILLIER A., ROTTIER S., DEGUILLOUX M.-F. (2016) – Distinct ancestries for similar funerary practices? A GIS analysis comparing funerary, osteological and aDNA data from the Middle Neolithic necropolis Gurgy "Les Noisats" (Yonne, France), *Journal of Archaeological Science*, 73, p. 45-54.

RUSHTON M.A. (1933) – On the fine contour lines of the enamel of milk teeth, *Dental Record*, 53, p. 170-171.

RUSSELL Z., QUINTERO R.A., KONTOPOULOS E. V (2007) – Intrauterine growth restriction in monochorionic twins., *Seminars in fetal & neonatal medicine*, 12, 6, p. 439-49.

SAMPIETRO M.L., GILBERT M.T.P., LAO O., CARAMELLI D., LARI M., BERTRANPETIT J., LALUEZA-FOX C. (2006) – Tracking down Human Contamination in Ancient Human Teeth, *Molecular Biology and Evolution*, 23, 9, p. 1801-1807.

SÁNCHEZ-QUINTO F., MALMSTRÖM H., FRASER M., GIRDLAND-FLINK L., SVENSSON E.M., SIMÕES L.G., GEORGE R., HOLLFELDER N., BURENHULT G., *ET AL.* (2019) – Megalithic tombs in western

and northern Neolithic Europe were linked to a kindred society, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, p. 201818037.

SANTANA D.S., SILVEIRA C., COSTA M.L., SOUZA R.T., SURITA F.G., SOUZA J.P., MAZHAR S.B., JAYARATNE K., QURESHI Z., *ET AL.* (2018) – Perinatal outcomes in twin pregnancies complicated by maternal morbidity: evidence from the WHO Multicountry Survey on Maternal and Newborn Health, *BMC pregnancy and childbirth*, 18, 1, p. 449.

SCHIFFELS S., HAAK W., PAAJANEN P., LLAMAS B., POPESCU E., LOE L., CLARKE R., LYONS A., MORTIMER R., *ET AL.* (2016) – Iron Age and Anglo-Saxon genomes from East England reveal British migration history., *Nature communications*, 7, p. 10408.

SEGUIN G. (à paraître.) – Les nécropoles de la Croix-Blandin (Marne) : pillages à l'époque contemporaine et manipulation d'ossements durant La Tène ancienne, *in Ritualiser, gérer, piller : Rencontre autour des réouvertures de tombes et des manipulations d'ossements*, Poitier, 2017.

SERVENTI P., PANICUCCI C., BODEGA R., DE FANTI S., SARNO S., FONDEVILA ALVAREZ M., BRISIGHELLI F., TROMBETTA B., ANAGNOSTOU P., *ET AL.* (2018) – Iron Age Italic population genetics: the Piceni from Novilara (8th–7th century BC), *Annals of Human Biology*, 45, 1, p. 34-43.

SHENDURE J., BALASUBRAMANIAN S., CHURCH G.M., GILBERT W., ROGERS J., SCHLOSS J.A., WATERSTON R.H. (2017) – DNA sequencing at 40: past, present and future, *Nature*, 550, 7676, p. 345-353.

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., *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. 1-15.

VALSKY D. V., EIXARCH E., MARTINEZ J.M., GRATACÓS E. (2010) – Selective intrauterine growth restriction in monochorionic diamniotic twin pregnancies, *Prenatal Diagnosis*, 30, 8, p. 719-726.

VEERAMAH K.R. (2018) – The importance of fine-scale studies for integrating paleogenomics and archaeology, *Current Opinion in Genetics & Development*, 53, p. 83-89.

VERGER S. (1995) – De Vix à Weiskirchen. La transformation des rites funéraires aristocratiques en Gaule du Nord et de l'Est au Ve siècle avant J.-C., *Mélanges de l'École française de Rome. Antiquité*, 107, 1, p. 335-458.

VERGER S. (2009) – Société, politique et religion en Gaule avant la Conquête. Eléments pour une étude anthropologique, *Pallas*, 80, p. 61-82.

VERGER S. (2015) – Les trois phases de la civilisation celtique, *in* O. Buchsenschutz (dir.), *L'Europe Celtique à l'âge du Fer (VIIIè - Ier siècles)*, Presses universitaires de France, .

VERGER S. (2018) – La place de l'Aube dans les réseaux d'échanges entre l'Europe tempérée et la Méditerranée (VIIè-Vè siècle av. N.E.), *in* N. Dorhmann et V. Riquier (dir.), *Archéologie dans l'Aube. Des premiers paysans au Prince de Lavau*, p. 284-293.

VERGER S., BUCHSENSCHUTZ O. (2015) – L'âge du Fer ancien : l'Europe moyenne avant les Celtes historiques (800-400), *in* O. Buchsenschutz (dir.), *L'Europe Celtique à l'âge du Fer (VIIIè - Ier siècles)*, Presses universitaires de France, p. 75-177.

VIGNE J.-D., BRIOIS F., ZAZZO A., WILLCOX G., CUCCHI T., THIÉBAULT S., CARRÈRE I., FRANEL Y., TOUQUET R., *ET AL.* (2012) – First wave of cultivators spread to Cyprus at least 10,600 y ago., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 22, p. 8445-9.

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., *ET AL.* (2019) – Survival of Late Pleistocene Hunter-Gatherer Ancestry in the Iberian Peninsula, *Current Biology*, 29, 7, p. 1169-1177.e7.

VITALI D. (2006) – Introduction générale, *in* D. Vitali (dir.), *Celtes et Gaulois, l'Archéologie face à l'Histoire 2 : la Préhistoire des Celtes. Actes de la table ronde de Bologne-Monterenzio*, Glux-en-Glenne : Bibracte, .

WALLACE D.C., BROWN M.D., LOTT M.T. (1999) – Mitochondrial DNA variation in human evolution and disease, *Gene*, 238, 1, p. 211-230.

WILD E.M., TESCHLER-NICOLA M., KUTSCHERA W., STEIER P., TRINKAUS E., WANEK W. (2005) – Direct dating of Early Upper Palaeolithic human remains from Mladeč, *Nature*, 435, 7040, p. 332-335.

WILSON J.F., WEISS D. A, RICHARDS M., THOMAS M.G., BRADMAN N., GOLDSTEIN D.B. (2001) – Genetic evidence for different male and female roles during cultural transitions in the British Isles, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 9, p. 5078-5083.

ZVELEBIL M. (2001) – The agricultural transition and the origins of Neolithic society in Europe, *Documenta Praehistorica*, 28, p. 1-26.

TABLE DES FIGURES

Figure 1: Chronologie de l'âge du Fer en Europe tempérée et répartition géographique des différents complexes identifiés au Premier et au Second âge du Fer (d'après Fischer *et al.,* 2018). Ici la répartition de l'entité celtique a été définie par https://www.universalis.fr/encyclopedie/celtes/. .22

Figure 2: Exemples de figures de dragons affrontés (modifié d'après Lejars, 2003).....27

Figure 3: Localisation des sites étudiés par rapport à la vallée de la Seine.....30

Figure 4: Cultures archéologiques identifiées en haute et en basse vallées de la Seine à l'âge du Bronze final et au Premier âge du Fer (modifié d'après Mordant *et al.,* 2018).....31

Figure 5: Carte des migrations humaines à l'échelle mondiale (P. Combemorel et E.-M. Geigl https://planet-vie.ens.fr/video/2520/dernieres-etapes-evolution-humaine-peuplement-eurasie-vues-paleogenomique).....35

Figure 6: Proportion des 3 composantes génétiques majeures constituant les génomes des populations européennes actuelles (Haak *et al.,* 2015).....36

Figure 7: Répartition des haplogroupes mitochondriaux en Europe au cours du Paléolithique supérieur. A : L'Europe avant le Dernier Maximum Glaciaire (45-25 ka BP), B : L'Europe après le Dernier Maximum Glaciaire (19,5-14,5 ka BP), C : l'Europe au cours du Dryas (14,5-11,5 ka BP) et D : L'Europe à l'Holocène (11,5-7,5 ka BP) (Posth *et al.,* 2016).....37

Figure 8: Fluctuation climatique et démographie des populations de chasseurs-cueilleurs en Europe au cours du Paléolithique supérieur et de l'Holocène (Posth *et al.,* 2016).....38

Figure 9: Proportion des deux composantes génétiques Goyet Q2 et Villabruna en Europe (Villalba-Mouco *et al.,* 2019).....40

Figure 10: Diffusion du Néolithique en Europe (Source : F. Giligny, in J.-P. Demoule (dir.), La révolution Néolithique en France, La Découverte, 2007).....42

Figure 11: (a) Réparition des complexes chrono-culturels en Europe à la fin du Néolithique et au début de l'âge du Bronze (Fischer *et al.,* 2018) et (b) : Les composantes mitochondriales en Europe, du Mésolithique à aujourd'hui (modifié d'après Brandt *et al.,* 2013).....44

Figure 12: ACP réalisée avec des données génomiques et représentant l'évolution des groupes culturels en Europe, du Mésolithique jusqu'à l'âge du Bronze (modifié d'après Haak *et al.,* 2015) 47

Figure 13: Fréquence des haplogroupes Y en Allemagne au Néolithique et à l'âge du Bronze (d'après la base de données publiée par D. Reich ; https://reich.hms.harvard.edu/datasets).....48

Figure 14: Proportion de « steppe-related ancestry » (en noir) dans les groupes associés à la culture Campaniforme en Europe (Olalde *et al.,* 2018).....48

Figure 15: Répartition géographique des données paléogénétiques et paléogénomiques disponibles pour des individus ou des groupes de l'âge du Fer en Europe.....50

Figure 16: ACP réalisée avec des données génomiques et représentant l'évolution des populations en Hongrie, entre 5710 et 900 BC(Gamba *et al.,* 2014).....54

Figure 17: ACP réalisée avec des données génomiques et comparant les données obtenues pour les individus anciens d'Angleterre et les populations européennes actuelles (Schiffels *et al.,* 2016).....56

Figure 18: Chronologie relative des site au sein du Second âge du Fer et localisation géographique 68

Figure 19: Plan du site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul', secteur ouest, et localisation des individus sélectionnés pour les analyses en ADN ancien.....70

Figure 20: Plan du site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul' secteur est, et localisation des individus sélectionnés pour les analyses en ADN ancien.....71

Figure 21: Sépulture en fosse circulaire 1376.....72

Figure 22: Plan du tumulus de Gurgy 'Les Noisats'.....75

Figure 23: Plan de la nécropole d'Urville-Nacqueville.....81

Figure 24: Schéma de comparaison des chromosomes sexuels X et Y (https://slideplayer.com/slide/5736260/).....88

Figure 25: Schéma du génome mitochondrial (modifié d'après : https://fr.wikipedia.org/).....89

Figure 26: Dommages affectants une molécule d'ADN fossile (Hofreiter *et al.,* 2001).....90

Figure 27: Carte de répartition des génomes anciens obtenus (Marciniak et Perry, 2017).....91

Figure 28: SNPs de notre plex, permettant la caractérisation des principaux haplogroupes mitochondriaux en Europe.....95

Figure 29: SNPs de notre plex, permettant la caractérisation des principaux haplogroupes du chromosome Y en Europe.....95

Figure 30: Détail de l'amplification de la séquence HVR-1 grâce à quatre fragments chevauchants (Houzelot, 2018).....96

Figure 31: Génomes humains obtenus entre 2006 et 2017 (Marcianik et Perry, 2017).....99

Figure 32: Schéma de la construction des librairies d'ADN (Rohland *et al.,* 2015).....100

Figure 33: Analyses réalisables en fonction du type de données (génome complet Vs capture) et de la couverture (Günther et Jakobsson, 2019).....101

Figure 34: Dommages caractéristiques de l'ADN ancien. (a) distribution de la longueur des fragments et (b) profils de déaminations aux extrémités (Günther et Jakobsson, 2019).....102

Figure 35: Principe de la capture MYbaits (modifié d'après : https://arborbiosci.com/products/whole-genome-enrichment/).....103

Figure 36: Les différentes étapes permettant d'obtenir les génomes à faible couverture.....105

Figure 37: f3 Outgroup (https://gaworkshop.readthedocs.io/en/latest/).....107

Figure 38: Récapitulatif des protocoles mis en œuvre pour notre étude (hg : haplogroupe).....110

Figure 39: Répartition et sélection des individus ayant fait l'objet d'analyses biologiques, archéothanatologiques et/ou en ADN ancien.....137

Figure 40: Répartition des lignées mitochondriales (ADN mitochondrial) au sein de la nécropole 138

Figure 41: Distribution et regroupement significatifs des crémations et des inhumations du site d'Urville-Nacqueville (figure M. Le Roy).....139

Figure 42: Sépultures 39 et 40 : correspondance entre le maxillaire et la mandibule 40-1 sur la base de l'usure dentaire occlusale, données ADN mitochondrial et sexe génétique (Photo : C.-E. Fischer, DAO : A. Lefort).....144

Figure 43: Sépulture 87 : 87-A : jeune femme et 87-B : immature (Photos : S. Rottier, DAO : C.-E. Fischer).....146

Figure 44: Sépulture 16 de la Croix-Blandin (Photos et DAO : G. Seguin).....148

Figure 45: Map of Urville-Nacqueville necropolis and localisation of burial 105 (in red).....153

Figure 46: The double burial 105 (Photos and DAO : S. Rottier).....155

Figure 47: Répartition des sépultures particulières au sein du tumulus de Gurgy 'Les Noisats'.....164

Figure 48: Sépulture 32 du site de Gurgy 'Les Noisats'.....165

Figure 49: Sépulture double 125 (Photo : S. Rottier).....166

Figure 50: Figure 12 : Répartition des lignées maternelles au sein du secteur ouest de la nécropole de Barbuise.....181

Figure 51: Répartition des lignées maternelles au sein du secteur est de la nécropole de Barbuise 182

Figure 52: ACP construites à partir des fréquences des haplogroupes mitochondriaux. a)ACP construite avec PC 1 et PC2, et b) ACP construite avec PC1 et PC3.....188

Figure 53: MDS construite à partir de la matrice de FST.....191

Figure 54: Localisation des sites sélectionnés.....195

Figure 55: Représentation graphique du ratio Ry (Skoglund *et al.,* 2013) permettant de déterminer le sexe génétique des individus.....200

Figure 56: Lignées maternelles et paternelles observées pour les individus sélectionnés.....201

Figure 57: Diversité des lignées paternelles en France, du Néolithique à l'âge du Fer.....202

Figure 58: ACP construite avec les données génomiques (base de données HO+1240k, liste des 600 000 kSNPs). Les individus de l'âge du Fer sont projetés sur les populations modernes. a) ACP représentant la variabilité actuelle des populations d'Europe et du Proche-Orient et b) détail des populations modernes européennes utilisées.....203

Figure 59: Carte de répartition des valeurs des f3, statistiques (Mbuti ; IAFr, Pop*) avec Pop* : populations modernes européennes.....204

Figure 60: ACP mettant en évidence la continuité génétique entre les populations de l'âge du Fer d'Europe de l'Ouest et les populations modernes européeennes.....205

Figure 61: Carte de chaleur construite à partir des valeurs des f3 (Mbuti ; IAFr, Pop*) avec Pop* : les populations anciennes françaises du néolithique et de l'âge du Bronze.....206

Figure 62: Résultats des f4(Mbuti, Yamnaya ; IAFr, Pop*) avec rond plein : Z score significatif et cercle Z score non significatif.....207

Figure 63: ACP représentant les populations anciennes d'Europe (Néolithique, BBC : Campaniforme, BA : âge du Bronze).....208

Figure 64: a) Résultats des f4(Mbuti, Yamnaya ; IA1, IA2) et b) heatmap réalisée à partir des valeurs de f3(Mbuti, IA1, IA2).....211

Figure 65: Proportion des composantes WHG, Néolithique et Yamnaya dans les 5 régions retenues pour l'âge du Fer en France.....212

Figure 66: ACP représentant les individus de l'âge du Fer français en tenant compte du sexe.....214

Figure 67: Proportion des 3 composantes (WHG, Néolithique et Yamnaya) pour chacun des individus de notre étude. En bleu, les hommes et en rose, les femmes.....217

Figure 68: Données paléogénétiques et paléogénomiques disponibles pour l'âge du Fer (apport des projets ANCESTRA & IDENTI-FER).....222

Figure 69: Pourcentage d'ADN endogène par site.....224

Figure 70: Pourcentage d'ADN endogène en fonction de l'élément anatomique utilisé pour extraire l'ADN.....224

Figure 71: Pourcentage d'ADN endogène par site et par élément anatomique.....225

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1: Chronologie et nomenclatures de l'âge du Fer.....24

Tableau 2: Données paléogénétiques et paléogénomiques disponibles pour l'âge du Fer en Europe51

Tableau 3: Nombre d'individus ayant fait l'objet d'une analyse en ADN ancien.....83

Tableau 4: Compositions des bases de données utilisées (https://reich.hms.harvard.edu/downloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data-compiled-published-papers).....104

Tableau 5: Analyses réalisées à différentes échelles sur les génomes faibles couvertures.....106

Tableau 6: Répartition des individus d'Urville-Nacqueville en fonction de l'âge et de leur localisation par rapport à l'enclos.....140

Tableau 7: Données biologiques disponibles pour les individus 39, 40-1 et 40-2.....145

Tableau 8: Données biologiques disponibles pour les individus 87-A et 87-B.....146

Tableau 9: Measurements of the diaphysis of the entire bones from individuals 105A and 105B and the age at death assessment (in weeks of amenorrhea after Adalian et al 2002 method).....156

Tableau 10: Genetic data obtaines for individual 105-A and 105-B.....157

Tableau 11: Données biologiques disponibles pour l'individu acéphale ainsi que pour les sépultures contenant un crâne surnuméraire.....165

Tableau 12: Données biologiques disponibles pour les individus inhumés au sein de sépultures doubles.....167

Tableau 13: Données obtenues pour les 41 individus sélectionnés pour l'étude.....198

Tableau 14: Nombre d'individus masculins et féminins disponibles pour les régions ciblées.....200

ANNEXES

PARTIE 2 – CHAPITRE 1 : MATÉRIEL

I. Individus sélectionnés pour le site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul'

Sépulture	Sexe	Age	Echantillon	Enclos
1255	**F**	Adulte âgé	Pétreux	E 17
1257	ND	Adulte mature	Molaire	E 17
1328	ND	4 ans +- 12 mois	Molaire	E 18
1329	**M**	adulte jeune	Molaire	E 18
1331	ND	ND	Canine	E 18
1352	ND	12-15 ans	Dent	E 19
1358	ND	3-5 ans	Pétreux	E 20
1363	ND	ND	Molaire	E 20
1364	ND	Adulte mature	Molaire	E 20
1366	ND	ND	Pétreux	E 21
1370	**M**	Adulte mature	Molaire	E 21
1371	ND	3 ans +- 12 mois	Pétreux	E 21
1372	ND	Adulte mature	Pétreux	E 21
1376	**M**	Adulte mature	Molaire	Sep. En puits
1377	**M**	Adulte	MTC D	Sep. En puits
1379	**M**	Adulte	MTC	Sep. En puits
1397	ND	9 ans +- 24 mois	Molaire	E 17
1398	ND	Grand immature	Pétreux	E 17
1399	**M**	18-23 ans	Molaire	E 17
1402	**M**	Adulte mature	Molaire	E 17
1333-A	ND	Adulte	Pétreux	E 19
1333-B	ND	7 ans +- 24 mois	Molaire	E 19
1349-A	**F**	adulte jeune	Molaire	E 19
1349-B	**F**	Adulte mature	Pétreux	E 19
GDF 1231			Pétreux	E 16
GDF 1236			Pétreux	E 17
GDF 1237			Pétreux	E 17
GDF 1264			Dent	E 8
GDF 1265			Dent	E 8
GDF 1275			Pétreux	E 9
GDF 1281			Dent	E 9
GDF 1332			Pétreux	
GDF 1338			Dent	
GDF 1341				
GDF 1345			Dent	
GDF 1347			Dent	
GDF 1351			Pétreux	
GDF 1355			Dent	
GDF 1360			Dent	E 20
GDF 1361-1 (pétreux)			Pétreux	E 20
GDF 1361-2 (dent)			Dent	E 20
GDF 1367			Dent	E 21
GDF 1368			Pétreux	E 21
GDF 1395	**F**	adulte	Pétreux	E 17
GDF 1400			Pétreux	E 17
GDF 1238			Dent	E 17
GDF 1348		immature	Dent	

II. Individus sélectionnés pour le site de Gurgy 'Les Noisats'

Sépulture	Individu	Sexe	Age	Echantillon utilisé
6	A	**M**	Adulte	Pétreux
6	B		< 7 ans	Pétreux
7			Taille adulte	Pétreux
9			Taille adulte	Pétreux
10		**M**	Adulte mature	Pétreux
13	1		Taille adulte	Molaire
13	2 "principal"	**M**	Adulte mature	Pétreux
14		**F**	Taille adulte	Pétreux
16	1		Taille adulte	Pétreux
16	2		Adulte mature	Pétreux
17			Taille adulte	Prémolaire
19	1		Taille adulte	Molaire
19	2		Taille adulte	Pétreux
21			Infans ?	Molaire
23			Taille adulte	Molaire
26			Infans ?	Molaire
27	A		2 ans	Pétreux
27	B	**F**	Adulte	Pétreux
28		**M**	Adulte mature	Pétreux
29	B		14-20 ans	Pétreux
29	A		7-13 ans	Molaire
31			Taille adulte	Molaire
32		**M**	Adulte mature	Molaire
33		**M**	14-18 ans	Pétreux
34		**M**	Taille adulte	Pétreux
119			Infans ?	Molaire
120	Decapage		Taille adulte	Fibula
120	Grand Immature		Taille adulte	MTT
121			Taille adulte	Pétreux
122		F	Taille adulte	Molaire
123			Taille adulte	Molaire
124		**M**	Taille adulte	Molaire
125	2		14-18 ans	Pétreux
125	1	**M**	Adulte	Molaire
126		**F**	Taille adulte	Molaire
127		**M**	Taille adulte	Pétreux
139			Infans ?	Molaire
141		**M**	Adulte mature	Pétreux
142			Adulte mature	Prémolaire
143		**M**	Adulte mature	Pétreux

III. Individus sélectionnés pour le site d'Urville-Nacqueville

Individu	Inhumation au sein de l'enclos	Sexe	Age	élement anatomique
4	**Non**	M	17-23 ans	Dent
8	**Non**		4-7 ans	Dent
19-1	**Non**			Dent
20	**Non**	F	18-10 ans	Dent
30	**Oui**		3,5-6,5 ans	Dent
37	**Oui**		1-1,5 ans	Dent
39	**Oui**		15-20 ans	Phalange
40-1	**Oui**		Adulte	Dent
40-2	**Oui**		10-12 ans	Dent
51	**Non**			Fragment os
52	**Non**		1-5 ans	Dent
60	**Oui**		0-2 mois	Fragment crâne
69	**Non**		1-2 ans	Pétreux
74	**Oui**	M	18-20 ans	Dent
78	**Oui**		1-1,5 ans	Dent
79	**Oui**		4-5 ans	Fragment os + Pétreux
83-bis	**Non**		Adulte	Dent
85	**Non**	M	> 30 ans	Dent
86	**Non**		35-39 sem. IU	Fragment os
87-A	**Non**	F	16-20 ans	Fibula
87-B	**Non**		0,5-2,5 mois	Fibula
88	**Non**		4,5-6 ans	Dent
89	**Non**		3-5 ans	Dent
91	**Oui**		Immature	Fibula
93	**Oui**		Immature	Fragment crâne
95	**Non**		Immature	Fragment vertèbre
96	**Oui**		Immature	Pétreux
98	**Non**		Immature	Fragment os
99	**Non**		0,4-2,2 mois	Phalange
100	**Oui**		Immature	Fragment crâne
103	**Non**		0,5-2 mois	Fibula
105-A	**Oui**		26 sem. IU	Humerus + Pétreux
105-B	**Oui**		26 sem. IU	Humerus + Pétreux
106	**Oui**		Immature	Fibula
107	**Non**		Immature	Fibula
108	**Non**		Adulte	Dent
113	**Non**		6 mois	Fragments os / crâne
114	**Non**		0-1,5 mois	Fibula + Pétreux
115	**Non**		4-4,5 ans	Fibula
117	**Non**		Immature	Ulna
120	**Oui**		Immature	Pétreux
122	**Oui**		Immature	Pétreux
123	**Non**		Immature	Pétreux
124	**Non**		1,5-3 mois	Pétreux
125	**Non**		2 ans	Pétreux
128	**Non**		Immature	Pétreux
129	**Non**			Dent
131	**Non**			Pétreux
XX Nord = 70-A	**Oui**		0,5-1 an	Skull fragment
200	**Non**			Pétreux
201	**Non**			Pétreux

I. Protocole de construction des librairies d'ADN non UDG

MATERIAL 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 et lancer le programme "**ANNEALING ADAPT"**
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	13 extraits	
● **NEBNext Repair Buffer** (vortexé)	3 µL	39 µL	
● **H2O**	16 µL	208 µL	
● **EndRepair Enzyme**	1 µL	13µL	► 20µL /tube
● **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	13 Librairies	
● **Mix purifié**	36 µL		
● **Quickligase buffer 5X** (vortexé)	10 µL	130 µL	
● **Quick DNA ligase**	1,5 µL	19,5 µL	
● **H20**	1,8 µL	23,4 µL	► 13,3µL /tube
● **Adaptateur P5XX 20µM** (vortexé)	1 µL		
● **Adaptateur P7XX 20µM** (vortexé)	1 µL		
Volume final	50 µL		

ATTENTION d'utiliser la bonne combinaison d'adaptateurs !!

- ► Mixer au moins 10 fois à l'aide d'une pipette
- ► Placer les tubes dans le thermocycler et lancer le programme "**LIGATION NEB"**

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 et lancer le programme "**ELONGATION**"
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 "**LIBRAIRIE**" (20 min)

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	12 Librairies/24 PCRs
● **Roche Mix 2X**	5 µL	125 µL
● **Primer P5 100µM** (vortexé)	0,1 µL	2,5 µL
● **Primer P7 100µM** (vortexé)	0,1 µL	2,5 µL
● **H20**	3,8 µL	95 µL ► 9 µL / puit
● **Librairie** 1/10.000 ou 1/100.000	1 µL	
Volume final	10 µL	

► Programme qPCR "**quantif librairie**"

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 (30min)

- ► 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. Bilan des extractions et des librairies réalisées sur le site de Barbuise 'Les Grèves de Frécul'

Sépulture	Echantillon	N° extrait	Protocole extraction	Protocole librairie	Echantillon	N° extrait	Protocole extraction	Protocole librairie
1255	Pétreux	A 202	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 383	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1257	Molaire	A 211	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 384	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1328	Molaire	A 205	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 385	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP + Rohland *et al.*, 2015
1329	Molaire	A 206	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 386	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1331	Canine	A 207	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Canine	A 434	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1352	Dent	A 210	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Dent	A 435	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1358	Pétreux	A 197	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 391	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1363	Molaire	A 212	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 392	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1364	Molaire	A 213	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 436	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1366	Pétreux	A 203	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 437	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1370	Molaire	A 214	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 393	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1371	Pétreux	A 194	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 395	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1372	Pétreux	A 200	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 438	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1376	Molaire	A 215	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	MP	Molaire	A 394	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	Rohland *et al.*, 2015
1377	MTC D	A 198	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		MTC D	A 439	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1379	MTC	A 196	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		MTC	A 440	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	
1397	Molaire	A 216	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	MP				
1398	Pétreux	A 195	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 442	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	
1399	Molaire	A 217	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 441	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1402	Molaire	A 218	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 443	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1333-A	Pétreux	A 201	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 387	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1333-B	Molaire	A 208	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 388	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1349-A	Molaire	A 209	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Molaire	A 389	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
1349-B	Pétreux	A 199	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Pétreux	A 390	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	MP
GDF 1231	Pétreux	A643	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1236	Pétreux	A644	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1237	Pétreux	A645	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	Rohland *et al.*, 2015				
GDF 1238	Dent	A664	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1264	Dent	A646	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	Rohland *et al.*, 2015				
GDF 1265	Dent	A647	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1275	Pétreux	A648	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1281	Dent	A649	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1332	Pétreux	A650	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1338	Dent	A651	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1341		A652	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	Rohland *et al.*, 2015				
GDF 1345	Dent	A653	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1347	Dent	A654	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1348	Dent	A665	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	Rohland *et al.*, 2015				
GDF 1351	Pétreux	A655	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1355	Dent	A656	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1360	Dent	A657	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1361-1 (pétreux)	Pétreux	A658	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1361-2 (dent)	Dent	A659	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1367	Dent	A660	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013	Rohland *et al.*, 2015				
GDF 1368	Pétreux	A661	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1395	Pétreux	A662	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					
GDF 1400	Pétreux	A663	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013					

III. Bilan des extractions et des librairies réalisées sur le site de Gurgy 'Les Noisats'

Sépulture	Individu	Echantillon utilisé	N° extrait	Protocoles d'extraction	Purification (PowerClean)	Protocole librairie	Echantillon utilisé	N° extrait	Protocoles d'extraction	Purification (PowerClean)	Protocole librairie
6	A	Pétreux	A 182	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 285	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
6	B	Pétreux	A 192	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 309	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
7		Pétreux	A 193	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 310	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
9		Pétreux	A 241	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 311	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
10		Pétreux	A 242	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 312	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
13	1	Molaire	A 243	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui		Molaire	A 375 bis	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
13	2 "principal"	Pétreux	A 258	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 313	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
14		Pétreux	A 244	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui						
16	1	Pétreux	A 245	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 314	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
16	2	Pétreux	A 246	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 295	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
17		Prémolaire	A 190	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 286	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		Rohland *et al.*, 2015
19	1	Molaire	A 247	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 315	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
19	2	Pétreux	A 248	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 296	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		Rohland *et al.*, 2015
21		Molaire	A 269	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 316	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
23		Molaire	A 270	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 287	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
26		Molaire	A 256	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)							
27	A	Pétreux	A 183	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 288	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
27	B	Pétreux	A 191	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 376	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
28		Pétreux	A 249	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)							
29	A	Molaire	A 189	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)			Molaire	A 377	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
29	B	Pétreux	A 184	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui		Pétreux	A 289	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
31		Molaire	A 261	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)			Molaire	A 378	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP + Rohland *et al.*, 2015
32		Molaire	A 187	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		MP					
33		Pétreux	A 250	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 317	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
34		Pétreux	A 251	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)							
119		Molaire	A 260	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 290	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
120	Decapage	Fibula	A 259	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui						
120	Grand Immature	MTT	A 268	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 318	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
121		Pétreux	A 185	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)	Oui			A 292	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
122		Molaire	A 267	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 291 + A 379	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
123		Molaire	A 264	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)			Molaire	A 380	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
124		Molaire	A 257	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)							
125	1	Molaire	A 188	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)							
125	2	Pétreux	A 186	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 293	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
126		Molaire	A 263	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Rohland *et al.*, 2015					
127		Pétreux	A 252	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)				A 294	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
139		Molaire	A 262	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)		Rohland *et al.*, 2015					
141		Pétreux	A 253	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)			Pétreux	A 381	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP + Rohland *et al.*, 2015
142		Prémolaire	A 255	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)							
143		Pétreux	A 254	Javel 0,5% + MinElute (Allentoft *et al.*, 2015)			Pétreux	A 382	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		

IV. Bilan des extractions et des librairies réalisées pour le site d'Urville-Nacqueville

Individu	Echantillon utilisé	N° extrait	Protocole extraction	Purification (PowerClean)	Protocoles librairies
TB 100	Fragment crâne	**T752**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 105-A	Humerus	**T754**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 105-B	Humerus	**T756**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 113	Fragment crâne/os	**T762**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 39	Phalange	**T759**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 83 bis	Dent	**T761**	30Kda + NucleoSpin		
TB 87-1	Fibula	**T760**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 87-2	Fibula	**T755**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 108-2	Coxal	**T831**	30Kda + NucleoSpin		
TB 103	Fibula	**T824**	30Kda + NucleoSpin		
TB 103	Fibula	**T733**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 105-B	Humerus	**T830**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 105A	Humerus	**T827**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 115	Fibula	**T730**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 39	Phalange	**T825**	30Kda + NucleoSpin		
TB 40 ind1	Dent	**T736**	30Kda + NucleoSpin		
TB 40 ind2	Dent	**T734**	30Kda + NucleoSpin		
TB 86	Fragment os	**T826**	30Kda + NucleoSpin		
TB 87-2	Fibula	**T823**	30Kda + NucleoSpin		
TB 88	Dent	**T829**	30Kda + NucleoSpin		
TB 99	Phalange	**T735**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 99	Phalange	**T828**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 108-2	Coxal	**T753**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 114	Fibula	**T732**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
TB 79	Fragment os	**T731**	30Kda + NucleoSpin	Oui	
83 bis	Dent	**A4**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		Rohland et al., 2015
TB 106	Fibula	**A15**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 113	Fragment crâne/os	**A16**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 115	Fibula	**A24**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 115	Pétreux	**A8**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 30	Dent	**A9**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 30	Dent	**A25**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 37	Dent	**A3**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 4	Dent	**A14**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 40-1	Dent	**A1**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 40-2	Dent	**A2**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 52	Dent	**A13**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 85	Dent	**A5**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 89	Dent	**A7**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 89	Dent	**A23**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		

Individu	Echantillon utilisé	N° extrait	Protocole extraction	Purification (PowerClean)	Protocoles librairies
TB 20	Dent	**A 334**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 200	Pétreux	**A 282**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 201	Pétreux	**A 283**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 30	Dent	**A 335**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 37	Dent	**A 336**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 39	Phalange	**A45**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 4	Dent	**A 332**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 40-1	Dent	**A10**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 40-1	Dent	**A17**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 40-1	Dent	**A26**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 40-2	Dent	**A18**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 40-2	Dent	**A 337**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 51	Fragment os	**A 277**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 52	Dent	**A 338**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 60	Fragment crâne	**A29**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 60	Fragment crâne	**A 339**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 69	Pétreux	**A46**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 74	Dent	**A30**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 74	Dent	**A 340**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 78	Dent	**A12**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 78	Dent	**A28**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 79	Pétreux	**A47**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 79	Pétreux	**A 341**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 8	Dent	**A11**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 8	Dent	**A27**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 8	Dent	**A 333**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 85	Dent	**A21**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 85	Dent	**A 342**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 87-A	Fibula	**A48**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 87-B	Fibula	**A31**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 88	Dent	**A49**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015		
TB 88	Dent	**A 343**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 91	Fibula	**A32**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 91	Fibula	**A 344**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		
TB 93	Fragment crâne	**A33**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 95	Fragment vertèbre	**A34**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 96	Pétreux	**A50**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 96	Pétreux	**A 345**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP + Rohland et al., 2015
TB 98	Fragment os	**A35**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	
TB 98	Fragment os	**A 346**	Lyse 15 min + Dabney *et al.*, 2013		MP
TB 99	Phalange	**A36**	Lyse 15 min + Allentoft *et al.*, 2015	Oui	

PARTIE 3 – CHAPITRE 1 : ANALYSES D'URVILLE-NACQUEVILLE

I. Illustration des relations transmanches (SI de l'article)

I.1. Données génétiques des manipulateurs

Name	Code	HVS-1 haplotype
Manipulator 1	M1	16189C, 16234T
Manipulator 2	M2	CRS
Manipulator 3	M3	16209C
Archaeologist 1	A1	16069T, 16193T, 16278T
Archaeologist 2	A2	16304C
Archaeologist 3	A3	del16038, 16093C, 16224C, 16311C
Archaeologist 4	A4	16261C
Archaeologist 5	A5	16069C, 16126C, 16153A
Archaeologist 6	A6	16298C
Archaeologist 7	A7	16136C, 16223T, 16260T, 16311C
Archaeologist 8	A8	16234T, 16293G
Archaeologist 9	A9	CRS
Archaeologist 10	A10	16354T
Archaeologist 11	A11	CRS
Archaeologist 12	A12	CRS
Archaeologist 13	A13	16126C, 16294T, 16296T, 16304C
Archaeologist 14	A14	16256T, 16270T
Archaeologist 15	A15	16092C, 16189C
Archaeologist 16	A16	16162C, 16209C
Archaeologist 17	A17	16129A
Archaeologist 18	A18	16192T, 16270T, 16304C

I.2. Résultats pour les 40 individus analysés

Individual	Sex	Age	Excavation date	Sampled with precaution against contamination	Manipulator / archaeologists	Anatomical description	SNP Hg	HVS-I sequence	HVS-1 Hg	Final HG-ht
4	M	17-23 years	2011	No	M1, M2, A1	Tooth	J1	16069T 16126C	J1	J1_16069-16126
8		4-7 years	2011	No	M1, M2, A1, A2	Tooth	U5	16192T 16256T 16270T 16293G 16399G	U5a1g1	U5a_16192-16256-16270-16293-16399
30		3,5-6,5 years	2011	No	M1, M2, A1	Tooth	V	16298C	V	V_16298
37		1-1,5 years	2012	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	H	16093C 16129A	H	H_16093-16129
39		15-20 years	2011	No	M1, M2, M3, A1, A2, A4	Phalanx	H	CRS	H	H_CRS
40-1		Adult	2011	No	M1, M2, M3, A1, A2	Tooth	H	16304C	H5	H5_16304
40-2		10-12 years	2011	No	M1, M2, M3, A1, A2	Tooth	H	16235G 16291T	H2a2b	H2_16235-16291
52		1-5 years	2012	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	N1a or I	16129A 16223T 16391A	I1d	I1_16129-16223-16391
60		0-2 months	2012	No	M1, M2, M3, A1	Skull fragment	N1a or I	16111T 16223T	I	
69		1-2 years	2012	No	M1, M2, M3, A1	Petrous bone	K	16093C 16172C 16224C 16311C	K1a	K1a_16093-16172-16224-16311
74	M	18-20 years	2012	Yes	M1, M2, M3, A1, A6	Tooth	H	CRS	H	H_CRS
78		1-1,5 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A7	Tooth	H1	CRS	H1	H1_CRS
79		4-5 years	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A8, A9	Bone fragment, petrous bone	H1	CRS	H1	H1_CRS
83-bis		Adult	2013	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	V	16298C	V	V_16298
85	M	> 30 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A6	Tooth	H	CRS	H	H_CRS
86		35-39 week IU	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A5, A10	Bone fragment	J1	16069T 16126C	J1	J1_16069-16126
87-A	F	16-20 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A2, A7	Fibula fragment	T	16126C 16186T 16294T	T	T_16126-16186-16294
87-B		0,5-2,5 months	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A2, A7	Fibula fragment	J1	16069T 16126C	J1	J1_16069-16126
88		4,5-6 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A5	Tooth	H1	CRS		H1_CRS
89		3-5 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A5, A6	Tooth	K	16093C 16224C 16311C 16319A	K1b1a	K1b_16093C-16224C-16311C-16319
91		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A8, A11	Fibula fragment	K	16093C 16172C 16224C 16311C	K1a	K1a_16093-16172-16224-16311
93		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1	Skull fragment	K	16093C 16224C 16311C 16319A	K1b1a	K1b_16093-16224-16311-16319
95		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9, A12	Vertebrae fragment	H	16293G 16311C	H11	H_16293-16311
96		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A13	Petrous bone	H	16235G 16291T	H2a2b	H_16235G-16291
98		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A9, A12, A14	Bone fragment	T	16126C 16163G 16186T 16189C 16294T	T1a	T1_16126-16163-16186-16189-16294
99		0,4-2,2 months	2013	Yes	M1, M2, M3, A1	Phalanx	K	CRS		
100		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9	Skull fragment		16086C 16223T	H	H_16086-16223
103		0,5-2 months	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A5	Fibula fragment	U4	16356C	U4	U4_16356C
105-A		26 week IU	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A14, A15	Humerus fragment, petrous bone	H1 ?	16213A	H1	
105-B		26 week IU	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A14, A15	Humerus fragment, petrous bone	H1	16213A	H1	
106		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A8	Fibula fragment	U5	16192T 16256T 16291T 16399G	U5a1b1	U5a_16192-16256-16291-16399
107		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A8, A14, A16	Fibula fragment	H3	16093C	H3	H3_16093
108		Adult	2013	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	H	16362C	H6 / H8	H_16362
113		6 months	2014	Yes	M1 M2, M3, A1, A3, A4	Skull fragment, bone fragment	T	16126C 16294T 16296T 16301T	T2	T2_16126-16294-16296-16301
114		0-1,5 months	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A3	Fibula fragment, petrous bone	H	16362C	H6 / H8	H_16362
115		4-4,5 years	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A5	Fibula fragment		16093C 16224C 16311C 16319A	K1b1a	K1b_16093-16224-16311-16319
117		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A11, A18	Ulna fragment				
120		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A5, A14	Petrous bone	U4	16356C	U4	U4_16356
122		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1	Petrous bone	K	16224C 16311C	K	K1_16224-16311
123		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A12, A17	Petrous bone				
124		1,5-3 months	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9, A13, A14	Petrous bone	K	16093C 16224C 16311C	K1a	K1a_16093-16311
125		2 years	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A4, A12, A18	Petrous bone	K	16093C 16136C 16224C 16234T 16311C	K1a1b1a	K1a_16093-16136-16224-16234-16311
128		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9, A13, A14	Petrous bone	U*	16069T 16256T 16270T	U5	U5_16069-16256-16270
XX nord = 70-A		0,5-1 year	2012	No	M1, M2, M3, A1	Skull fragment	H1 ?			

	Individuals with SNP and HVS-I data
	Individuals with SNP data but partial HVS-1 sequence
	Individuals with HVS-1 data
	Individuals with inconsistencies
	Individuals with no results

I.3. Base de données en ADN ancien

Abbreviation	Culture	Geographic area	Dates (cal BC)	Nb ind	References
HGW	Upper Paleolithic / Mesolithic	France, Belgium, Italia	42500-5200	**28**	[1–6]
HGCN	Upper Paleolithic / Mesolithic	Central and Northern Europe	36000-5000	**70**	[2,5,7–16]
HGS	Upper Paleolithic / Mesolithic	Spain, Portugal	17000-5500	**10**	[12,17–20]
EN_TransD	Early Neolithic	Central Europe	6000-4900	**104**	[15,21,22]
EN/MN_Germany_Alsace	Early Neolithic + Middle Neolithic	Germany, Alsace	5500-4000	**137**	[13,22–29]
CARDIAL	Cardial	Spain	5475-4999	**26**	[19,24,30,31]
EPICARDIAL	Middle Neolithic	Spain	5200-3700	**60**	[18,30,32,33]
MN_France	Middle Neolithic	France	5000-3700	**85**	[34–36]
YAMNAYA	Yamnaya	Russia	5000-2143	**45**	[24,37,38]
CH_Balkans	Chalcolithic	Croatia, Romania	4725-1700	**15**	[22]
CAT	Catacombe (Early BA)	Russia	4700-4000	**25**	[37]
CH_Hungary	Chalcolithic	Hungary	4500-2850	**28**	[21]
LN_Spain	Late Neolithic	Spain	4365-2850	**73**	[19,39,40]
MN_Germany	Middle Neolithic	Germany	4100-2650	**105**	[18,24–26]
Neo_Great_Britain	Neolithic	Great Britain	4000-2300	**36**	[41]
BA_Balkans	Bronze Age	Balkans	3300-900	**9**	[22]
BA_Arménia	Bronze Age	Armenia	3039-855	**33**	[38,42]
CH_Ibérian	Chalcolithic	Iberian peninsula	3635-1700	**157**	[19,22,41,43,44]
BBC_Spain	Bell Beaker	Spain	2900-1790	**17**	[41]
CWC	Corded Ware	Germany, Poland, Estonia	2880-2200	**58**	[24–26,38]
BBC_Germany	Bell Beaker	Germany	2500-2000	**61**	[24–26,41,45]
BBC_Great_Britain	Bell Beaker	Great Britain	2500-1400	**18**	[41]
EBA_Great_Britain	Early Bronze Age	Great Britain	2500-1200	**22**	[41]
EBA_Spain	Early Bronze Age	Spain	2200-1200	**28**	[19]
UNE	Unetice	Germany, Poland, Hungary	2200-1575	**106**	[24–26,38]
BA_Scandinavia	Bronze Age	Scandinavia	2100-400	**23**	[38,46]
IA_Scythes	Iron Age, Scythes	Black Sea (Moldaviea, Ukrainia)	700-200	**19**	[47]
IA_Germany	Iron Age (Late Halstatt / Early La Tene)	Germany	600-400	**11**	[48]
IA_Spain	Iron Age	Spain	400-300	**24**	[49]

1. Benazzi S, Slon V, Talamo S, Negrino F, Peresani M, Bailey SE, et al. Archaeology. The makers of the Protoaurignacian and implications for Neandertal extinction. Science [Internet]. 2015 May 15 [cited 2018 Mar 13];348(6236):793–6. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25908660

2. Posth C, Renaud G, Mittnik A, Drucker DG, Rougier H, Cupillard C, et al. Pleistocene mitochondrial genomes suggest a single major dispersal of non-africans and a late glacial population turnover in Europe. Curr Biol. 2016;26(6):827–33.

3. Caramelli D, Milani L, Vai S, Modi A, Pecchioli E, Girardi M, et al. A 28,000 Years Old Cro-Magnon mtDNA Sequence Differs from All Potentially Contaminating Modern Sequences. Harpending H, editor. PLoS One [Internet]. 2008 Jul 16 [cited 2018 Mar 13];3(7):e2700. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0002700

4. Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2003 May 27 [cited 2018 Mar 13];100(11):6593–7. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12743370

5. Fu Q, Mittnik A, Johnson PLF, Bos K, Lari M, Bollongino R, et al. Article A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. 2013;23:553–9.

6. Di Benedetto G, Nasidze IS, Stenico M, Nigro L, Krings M, Lanzinger M, et al. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. Eur J Hum Genet [Internet]. 2000 Sep [cited 2018 Mar 13];8(9):669–77. Available from: http://www.nature.com/articles/5200514

7. Krause J, Briggs AW, Kircher M, Maricic T, Zwyns N, Derevianko A, et al. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. Curr Biol [Internet]. 2010 Feb 9 [cited 2018 Mar 13];20(3):231–6. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982209021393

8. Seguin-Orlando A, Korneliussen TS, Sikora M, Malaspinas A-S, Manica A, Moltke I, et al. Paleogenomics. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. Science [Internet]. 2014;346(6213):1113–8. Available from: http://science.sciencemag.org/content/early/2014/11/05/science.aaa0114.abstract

9. Bramanti B, Thomas MG, Haak W, Unterlaender M, Jores P, Tambets K, et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. Science [Internet]. 2009 Oct 2 [cited 2018 Mar 13];326(5949):137–40. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19729620

10. Jones ER, Gonzalez-Fortes G, Connell S, Siska V, Eriksson A, Martiniano R, et al. Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians. Nat Commun [Internet]. 2015;6:8912. Available from: http://www.nature.com/ncomms/2015/151116/ncomms9912/full/ncomms9912.html

11. Bollongino R, Nehlich O, Richards MP, Orschiedt J, Thomas MG, Sell C, et al. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. Science [Internet]. 2013 Oct 25 [cited 2018 Mar 13];342(6157):479–81. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24114781

12. González-Fortes G, Jones ER, Lightfoot E, Bonsall C, Lazar C, Grandal-d'Anglade A, et al. Paleogenomic Evidence for Multi-generational Mixing between Neolithic Farmers and Mesolithic Hunter-Gatherers in the Lower Danube Basin. Curr Biol. 2017;27(12):1801–1810.e10.

13. Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S, Sudmant PH, et al. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. Nature [Internet]. 2014;513(7518):409–13. Available from: http://biorxiv.org/content/early/2013/12/23/001552.abstract

14. Der Sarkissian C, Balanovsky O, Brandt G, Khartanovich V, Buzhilova A, Koshel S, et al. Ancient DNA Reveals Prehistoric Gene-Flow from Siberia in the Complex Human Population History of North East Europe. PLoS Genet. 2013;9(2).

15. Szécsényi-nagy A, Brandt G, Keerl V, Jakucs J, Haak W. Tracing the genetic origin of Europe â€TM s first farmers reveals insights into their social organization Tracing the genetic origin of Europe ' s first farmers reveals insights into their social organization. 2014;0–38.

16. Skoglund P, Malmstrom H, Omrak A, Raghavan M, Valdiosera C, Gunther T, et al. Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers. Science (80-) [Internet]. 2014;344(6185):747–50. Available from: http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1253448

17. de-la-Rua C, Izagirre N, Alonso S, Hervella M. Ancient DNA in the Cantabrian fringe populations: A mtDNA study from Prehistory to Late Antiquity. Quat Int [Internet]. 2015 Apr 7 [cited 2018 Mar 13];364:306–11. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1040618215000580

18. Hervella M, Izagirre N, Alonso S, Fregel R, Alonso A, Cabrera VM, et al. Ancient DNA from Hunter-Gatherer and Farmer Groups from Northern Spain Supports a Random Dispersion Model for the Neolithic Expansion into Europe. Hofreiter M, editor. PLoS One [Internet]. 2012 Apr 25 [cited 2018 Mar 13];7(4):e34417. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0034417

19. Szécsényi-Nagy A, Roth C, Brandt G, Rihuete-Herrada C, Tejedor-Rodríguez C, Held P, et al. The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age. Sci Rep. 2017;7(1):1–15.

20. Sánchez-Quinto F, Schroeder H, Ramirez O, Ávila-Arcos MC, Pybus M, Olalde I, et al. Genomic affinities of two 7,000-year-old Iberian hunter-gatherers. Curr Biol. 2012;22(16):1494–9.

21. Lipson M, Szécsényi-Nagy A, Mallick S, Pósa A, Stégmár B, Keerl V, et al. Parallel ancient genomic transects reveal complex population history of early European farmers. bioRxiv [Internet]. 2017;114488. Available from: http://biorxiv.org/content/early/2017/03/06/114488

22. Mathieson I, Roodenberg SA, Posth C, Szécsényi- A, Rohland N, Mallick S, et al. The Genomic H istory of Southeaste rn Europe. 2017;(1).

23. Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, Adler CJ, et al. Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities. PLoS Biol. 2010;8(11).

24. Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. Nature. 2015;522(7555):207–11.

25. Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Karimnia S, et al. Ancient DNA reveals key stages in the formation of central European mitochondrial genetic diversity. Science [Internet]. 2013 Oct 11 [cited 2016 Oct 13];342(6155):257–61. Available from: http://science.sciencemag.org/content/342/6155/257.abstract

26. Brotherton P, Haak W, Templeton J, Brandt G, Soubrier J, Jane Adler C, et al. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. Nat Commun [Internet]. 2013;4:1764. Available from: http://www.nature.com/doifinder/10.1038/ncomms2656

27. Bramanti B. Ancient DNA : genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. Anthropologie. 2008;153–60.

28. Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, et al. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nat Commun. 2014;5:5257.

29. Rivollat M, Reveillas H, Mendisco F, Pemonge M-H, Justeau P, Couture C, et al. Ancient mitochondrial DNA from the middle neolithic necropolis of Obernai extends the genetic influence of the LBK to west of the Rhine. Am J Phys Anthropol [Internet]. 2016;161(January):1–8. Available from: http://doi.wiley.com/10.1002/ajpa.23055

30. Gamba C, FernÚndez E, Tirado M, Deguilloux MF, Pemonge MH, Utrilla P, et al. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. Mol Ecol. 2012;21(1):45–56.

31. Olalde I, Schroeder H, Sandoval-Velasco M, Vinner L, Lobón I, Ramirez O, et al. A common genetic origin for early farmers from mediterranean cardial and central european LBK cultures. Mol Biol Evol. 2015;32(12):3132–42.

32. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. Proc Natl Acad Sci U S A. 2011 Jun 14;108(24):9788–91.

33. Diaz N., Solorzano E., Montiel R., Garcia C., Yanez C. MA. Colloques du Groupement des Anthropologistes de Langue Française (GALF). In 2004 [cited 2018 Mar 13]. Available from: http://www.didac.ehu.es/antropo/7/7-4/Diaz.pdf

34. Rivollat M, Mendisco F, Pemonge M-HH, Safi A, Saint-Marc D, Brémond A, et al. When the waves of European Neolithization met: first paleogenetic evidence from early farmers in the southern Paris Basin. PLoS One [Internet]. 2015 Jan 30 [cited 2016 Oct 13];10(4):e0125521. Available from: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0125521

35. Keller A, Graefen A, Ball M, Matzas M, Boisguerin V, Maixner F, et al. New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. Nat Commun [Internet]. 2012;3:698. Available from: http://dx.doi.org/10.1038/ncomms1701

36. Beau A, Rivollat M, Réveillas H, Pemonge MH, Mendisco F, Thomas Y, et al. Multi-scale ancient DNA analyses confirm the western origin of Michelsberg farmers and document probable practices of human sacrifice. PLoS One. 2017;12(7):1–16.

37. Wilde S, Timpson A, Kirsanow K, Kaiser E, Kayser M, Unterländer M, et al. Direct evidence for positive selection of skin, hair, and eye pigmentation in Europeans during the last 5,000 y. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2014;111(13):4832–7. Available from: http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3977302&tool=pmcentrez&rendertype=abstract

38. Allentoft ME, Sikora M, Sjögren KG, Rasmussen S, Rasmussen M, Stenderup J, et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. Nature. 2015;522(7555):167–72.

39. Alt KW, Zesch S, Garrido-Pena R, Knipper C, Szécsényi-Nagy A, Roth C, et al. A Community in Life and Death: The Late Neolithic Megalithic Tomb at Alto de Reinoso (Burgos, Spain). Halcrow SE, editor. PLoS One [Internet]. 2016 Jan 20 [cited 2018 Mar 13];11(1):e0146176. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0146176

40. Sampietro ML, Lao O, Caramelli D, Lari M, Pou R, Martí M, et al. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. Proceedings Biol Sci [Internet]. 2007 Sep 7 [cited 2018 Mar 13];274(1622):2161–7. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17609193

41. Olalde I, Brace S, Allentoft ME, Armit I, Kristiansen K, Booth T, et al. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. Nature. 2018;2.

42. Margaryan A, Derenko M, Hovhannisyan H, Malyarchuk B, Heller R, Khachatryan Z, et al. Eight Millennia of Matrilineal Genetic Continuity in the South Caucasus. Curr Biol [Internet]. 2017;27(13):2023–2028.e7. Available from: http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.087

43. Gómez-Sánchez D, Olalde I, Pierini F, Matas-Lalueza L, Gigli E, Lari M, et al. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) Reveals the Heterogeneity of Chalcolithic Populations. Hofreiter M, editor. PLoS One [Internet]. 2014 Aug 12 [cited 2018 Mar 13];9(8):e105105. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0105105

44. Günther T, Valdiosera C, Malmström H, Ureña I, Rodriguez-Varela R, Sverrisdóttir ÓO, et al. Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2015;112(38):11917–22. Available from: http://www.pnas.org/content/112/38/11917

45. Lee EJ, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Rinne C, Müller J, et al. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. J Archaeol Sci [Internet]. 2014 Nov 1 [cited 2018 Mar 13];51:174–80. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305440312003883

46. Mittnik A, Wang C-C, Pfrengle S, Daubaras M, Zariņa G, Hallgren F, et al. The genetic prehistory of the Baltic Sea region. Nat Commun. 2018;9(1):442.

47. Juras A, Krzewińska M, Nikitin AG, Ehler E, Chyleński M, Łukasik S, et al. Diverse origin of mitochondrial lineages in Iron Age Black Sea Scythians. Sci Rep. 2017;7(October 2016):1–10.

48. Knipper C, Meyer C, Jacobi F, Roth C, Fecher M, Stephan E, et al. Social differentiation and land use at an Early Iron Age "princely seat": Bioarchaeological investigations at the Glauberg (Germany). J Archaeol Sci. 2014;41:818–35.

49. Núñez C, Baeta M, Cardoso S, Palencia-Madrid L, García-Romero N, Llanos A, et al. Mitochondrial DNA Reveals the Trace of the Ancient Settlers of a Violently Devastated Late Bronze and Iron Ages Village. Calafell F, editor. PLoS One. 2016 May 13;11(5):e0155342.

I.4. Résultats des SNPs mitochondriaux et du chromosome Y

	M*	N*	N1a	I	W	X	R*	HV*	H	H1(J1)	H3	V	J	T	U*	U4	U5	K	
	10400	10873	13780	10034	3505	6371	12705	14766	2706	3010	6776	4580	12612	1888	11467	11332	13617	10550	
Individual	**C/T**	**C/T**	**A/G**	**T/C**	**A/G**	**C/T**	**T/C**	**T/C**	**G/A**	**G/A**	**T/C**	**G/A**	**A/G**	**G/A**	**A/G**	**C/T**	**T/C**	**A/G**	**Hg**
4	C	T	A	T	A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
8	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**U5**
30	C	T	A	T	A	C	C	C	G	G	T	A	A	G	A	C	T	A	**V**
37	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
39	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T		A	G	A	C	T	A	**H**
40-1	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
40-2	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
52	C	T	G		A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a or I**
60	C	T	G		A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a or I**
69	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
74	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
78	C	T	A		A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
79	C	T	A		A	C	C	C		A	T		A		A	C	T	A	**H1**
83-bis	C	T	A		A	C	C	C	G	G	T	A	A	G	A	C	T	A	**V**
85	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
86	C	T	A	T	A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
87-A	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	A	A	C	T	A	**T**
87-B	C	T	A		A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
88	C		A		A	C		C	A	A	T		A		A		T		**H1**
89	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
91	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
93	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
95	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
96	C		A		A	C	C	C	A	G	T		A	G	A	C	T	A	**H**
98	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	A	A	C	T	A	**T**
99	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
100	CT	C	A		A	C	C	T	GA	G	T		A		A	C	T	A	**nd**
103	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	T	T	A	**U4**
105-A	C		A			C	C		A	A					A	C	T		**H1 or J1**
105-B	C					CT	C	C	A	A			A		A	C	T		**H1**
106	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**U5**
107	C	T	A		A	C	C	C	A	G	C		A	G	A	C	T	A	**H3**
108	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A		A	C	T	A	**H**
113	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	A	A	C	T	A	**T**
114	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T		A		A	C	T	A	**H**
115																			
117																			
120	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	T	T	A	**U4**
122	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
123																			
124	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
125	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
128	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	A	**U***
XX nord = 70-A	C		A			C	T	TC	G	GA	T		A	G	A	C	T	A	**nd**

A	ancestral allele
C	derived allele

I.5. Indices de diversité génétique

Pop	N	N Ht	Polymorphic sites	Gene diversity	Nucleotide diversity	Mean pairwise
UN	**37**	**23**	**27**	**0,9610 +/- 0,0179**	**0,010447 +/- 0,005996**	**3,729730 +/- 1,926182**
HGW	27	18	16	0,9430 +/- 0,0318	0,008778 +/- 0,005229	3,133903 +/- 1,676204
HGCN	55	25	25	0,9387 +/- 0,0160	0,010212 +/- 0,005826	3,645791 +/- 1,874954
HGS	9	6	9	0,8889 +/- 0,0910	0,007781 +/- 0,005144	2,777778 +/- 1,618680
EN_TransD	88	46	44	0,9694 +/- 0,0079	0,014117 +/- 0,007668	5,039707 +/- 2,471035
EN_EM_Germany_Alsace	152	51	38	0,9610 +/- 0,0069	0,013343 +/- 0,007271	4,763355 +/- 2,344450
Cardial	25	18	26	0,9567 +/- 0,0267	0,010570 +/- 0,006141	3,773333 +/- 1,967257
Epicardial	60	26	27	0,9181 +/- 0,0245	0,008589 +/- 0,005025	3,066102 +/- 1,617617
MN_France	65	38	32	0,9413 +/- 0,0731	0,009373 +/- 0,005401	3,346154 +/- 1,739075
Yamnaya	41	27	37	0,9756 +/- 0,0107	0,013210 +/- 0,007331	4,715854 +/- 2,356101
Catacombes	24	11	17	0,8913 +/- 0,0395	0,008383 +/- 0,005056	2,992754 +/- 1,619277
CH_Hungary	28	21	27	0,9630 +/- 0,0243	0,012724 +/- 0,007179	4,542328 +/- 2,302077
LN_Spain	68	39	40	0,9649 +/- 0,0107	0,012499 +/- 0,006914	4,462248 +/- 2,226334
MN_Germany	100	50	49	0,9727 +/- 0,0058	0,012439 +/- 0,006851	4,440808 +/- 2,208288
Neo_GB	36	21	25	0,9571 +/- 0,0178	0,010616 +/- 0,006021	4,087302 +/- 2,085571
BA_Armenia	33	27	44	0,9848 +-/ 0,0121	0,013565 +/- 0,007551	4,842803 +/- 2,424100106
CH_Iberian	113	46	42	0,9456 +/- 0,0103	0,011404 +/- 0,006345	4,071113 +/- 2,045565
BBC_Spain	17	10	17	0,8971 +/- 0,0558	0,009392 +/- 0,005669	3,352941 +/- 1,808302
CWC	50	35	35	0,9829 +/- 0,0077	0,012483 +/- 0,006944	4,456327 +/- 2,233680
BBC_Germany	61	38	40	0,9574 +/- 0,0164	0,010173 +/- 0,005796	3,631694 +/- 1,865956
BBC_Great Britain	27	21	26	0,9829 +/- 0,0139	0,013519 +/- 0,007583	4,826211 +/- 2,430861
EBA_Great Britain	22	18	24	0,9784 +/- 0,0213	0,012611 +/- 0,007200	4,502165 +/- 2,303675
EBA_Spain	15	9	17	0,9048 +/- 0,0544	0,011525 +/- 0,006815	4,114286 +/- 2,170061
Unetice	106	69	46	0,9835 +/- 0,0046	0,014071 +/- 0,007567	5,417430 +/- 2,630684
BA_Scandinavia	6	6	14	1,0000 +/- 0,0926	0,014545 +/- 0,009389	5,6 +/- 3,130495
IA_Scythes	19	18	28	0,9942 +/- 0,0193	0,014153 +/- 0,008033	5,02632 +/- 2,566254
IA_Germany	11	9	14	0,9167 +/- 0,0920	0,010738 +/- 0,006755	3,833333 +/- 2,125602
IA_Spain	23	10	17	0,8063 +/- 0,0785	0,007241 +/- 0,004489	2,854980 +/- 1,437117

I.6. Fréquences des haplogroupes dans les populations anciennes

	H	HV	I	J	K	N	T	U4	U5a	U5b	U8	U_others	V	W	X	others	Contexte_2
Yamnaya	24,4444444	0	2,22222222	2,22222222	4,44444444	2,22222222	24,4444444	6,66666667	17,7777778	0	0	4,44444444	0	6,66666667	2,22222222	2,22222222	BA
Catacombe	28	0	4	12	0	0	0	24	16	0	0	8	0	0	0	8	BA
BA_Balkans	20	10	10	0	10	0	10	0	20	0	0	10	0	10	0	0	BA
BA_Armenia	18,1818182	6,06060606	3,03030303	3,03030303	18,1818182	0	18,1818182	6,06060606	0	0	3,03030303	12,1212121	0	3,03030303	0	9,09090909	BA
BBC_Spain	35,2941177	0	0	0	29,4117647	0	5,88235294	0	0	17,6470588	0	0	0	0	5,88235294	5,88235294	BBC
BBC_German	45,9016393	1,63934426	3,27868853	1,63934426	4,91803279	0	11,4754098	4,91803279	11,4754098	4,91803279	0	1,63934426	1,63934426	6,55737705	0	0	BBC
BBC_Great Br	5,55555556	0	0	0	33,3333333	5,55555556	22,2222222	0	11,1111111	5,55555556	0	0	0	5,55555556	5,55555556	5,55555556	BBC
EBA_Great Br	18,1818182	0	13,6363636	9,09090909	13,6363636	0	13,6363636	4,54545455	13,6363636	9,09090909	0	4,54545455	0	0	0	0	BA
EBA_Spain	25	3,57142857	0	21,4285714	21,4285714	0	3,57142857	0	0	17,8571429	0	0	3,57142857	0	3,57142857	0	BA
Unetice	20,19	1,92	13,46	5,7	8,65	0	8,65	1,92	13,46	2,88	2,88	7,69	2,88	4,8	4,8	0	BA
BA_Scandina	34,7826087	0	4,34782609	8,69565217	0	4,34782609	30,4347826	0	17,3913044	0	0	0	0	0	0	0	BA
CH_Balkans	20	6,66666667	0	13,3333333	33,3333333	6,66666667	6,66666667	6,66666667	0	6,66666667	0	0	0	0	0	0	CH
CH_Hungary	17,8571429	3,57142857	0	14,2857143	7,14285714	3,57142857	35,7142857	0	7,14285714	7,14285714	3,57142857	0	0	0	0	0	CH
CH_Iberia	22,2929936	3,18471338	0	15,9235669	24,2038217	0	8,28025478	1,91082803	2,5477707	11,4649682	0	1,27388535	3,82165605	0	4,45859873	0,63694268	CH
HGW	7,69230769	3,84615385	0	0	0	3,84615385	0	0	7,69230769	26,9230769	7,69230769	26,9230769	0	0	0	15,3846154	HG
HGCN	2,94117647	0	0	0	4,41176471	0	0	11,7647059	30,8823529	20,5882353	8,82352941	14,7058824	0	0	0	5,88235294	HG
HGS	22,22	0	0	0	0	0	0	0	22,22	55,55	0	0	0	0	0	0	HG
IA_Scythians	21,0526316	0	0	10,5263158	0	5,2631579	5,2631579	0	26,3157895	5,2631579	0	0	0	5,2631579	0	21,0526316	IA
IA_Germany	36,3636364	9,09090909	9,09090909	0	27,2727273	0	0	0	9,09090909	0	0	0	9,09090909	0	0	0	IA
IA_Spain	37,5	0	0	33,3333333	4,16666667	0	0	0	8,33333333	12,5	0	0	0	4,16666667	0	0	IA
UN	41,025641	0	5,12820513	7,69230769	20,5128205	0	7,69230769	5,12820513	7,69230769	0	0	0	5,12820513	0	0	0	UN
EN_TransD	17,3076923	1,92307692	0	11,5384615	20,1923077	6,73076923	25,9615385	0,96153846	0,96153846	0	0,96153846	2,88461539	5,76923077	1,92307692	2,88461539	0	Neo
EN/MN_Gerr	17,6470588	5,88235294	0	11,7647059	20,5882353	11,0294118	23,5294118	0	1,47058824	0,73529412	0	0,73529412	3,67647059	2,20588235	0,73529412	0	Neo
Cardial	28	0	0	8	24	16	8	0	0	0	0	0	4	0	12	0	Neo
Epicardial	30	3,33333333	1,66666667	8,33333333	20	0	10	0	1,66666667	5	0	15	0	0	5	0	Neo
MN_France	38,1578947	0	0	13,1578947	22,3684211	5,2631579	6,57894737	1,31578947	0	3,94736842	0	1,31578947	2,63157895	1,31578947	3,94736842	0	Neo
LN_Spain	17,8082192	2,73972603	1,36986301	8,21917808	21,9178082	0	13,6986301	2,73972603	0	16,4383562	0	2,73972603	2,73972603	1,36986301	8,21917808	0	Neo
MN_German	22,8571429	2,85714286	0	11,4285714	20	3,80952381	13,3333333	0	1,90476191	6,66666667	1,90476191	3,80952381	1,90476191	4,76190476	4,76190476	0	Neo
Neo_Great Bı	22,2222222	2,77777778	0	11,1111111	25	0	8,33333333	0	8,33333333	8,33333333	2,77777778	2,77777778	2,77777778	2,77777778	2,77777778	0	Neo
Corded_Wari	20,6896552	1,72413793	1,72413793	10,3448276	17,2413793	0	15,5172414	6,89655172	6,89655172	6,89655172	0	5,17241379	0	1,72413793	5,17241379	0	Neo

I.7. Haplotypes partagés avec les populations anciennes

		Urville-Nacqueville	HGW	HGCN	HGS	EN_TransD	N_MN_Germany_Alsac	Cardial	Epicardial	MN_France	Yamnaya	Catacombe	CH_Hungary	LN_Spain	MN_Germany	Neo_GB	BA_Armenia	CH_Iberian	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	Unetice	BA_Scandinavia	IA_Spain	IA_Scythians	IA_Germany	
CRS	Hap_5	6	6	8	2	9	17	5	15	14	3	1	5	6	11	5	0	23	5	3	13	1	2	4	3	0	10	1	0	**178**
16069-16126	Hap_1	3	0	0	0	5	13	1	3	6	0	0	1	4	7	2	0	11	0	4	1	0	2	3	0	0	2	1	0	**69**
16224-16311	Hap_20	1	0	0	0	5	7	4	6	5	0	0	1	4	5	2	1	6	2	2	1	2	1	0	0	0	0	0	3	**58**
16093-16224-16311	Hap_21	1	0	0	0	5	12	0	5	1	0	0	1	9	6	5	1	15	3	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	**68**
16298	Hap_3	2	0	0	0	4	7	1	1	1	0	0	0	2	1	2	0	7	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	**30**
16093-16129	Hap_4	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**3**
16304	Hap_6	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	6	2	0	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	1	0	**20**
16129-16223-16391	Hap_8	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	**6**
16093-16224-16311-16319	Hap_11	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	3	1	0	1	1	1	0	0	0	0	**16**
16293-16311	Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	**3**
16126-16163-16186-16294	Hap_13	1	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	1	0	0	0	**13**
16356	Hap_15	2	0	3	0	1	0	0	0	0	1	6	0	1	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	**20**
16093	Hap_17	1	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**9**
16362	Hap_18	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	5	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	**15**
16235-16291	Hap_7	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2**
16093-16136-16224-16234-16311	Hap_22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
16192-16256-16291-16399	Hap_16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
16093-16172-16224-16311	Hap_9	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2**
16192-16270-16293-16399	Hap_2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
16126-16294-16296-16301	Hap_19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
16126-16186-16294	Hap_10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
16086 - 16223	Hap_14	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
16069-16256-16270	Hap_23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
	N Ind Total	**37**	**27**	**55**	**9**	**88**	**125**	**25**	**60**	**65**	**41**	**24**	**28**	**68**	**100**	**36**	**33**	**120**	**17**	**50**	**61**	**18**	**22**	**15**	**106**	**6**	**23**	**19**	**9**	**1287**
	N Ind Ht		6	11	2	37	60	12	32	28	9	12	8	28	39	20	6	65	10	20	25	4	10	11	7	1	13	3	3	
	N Ht inf		0	3	0	9	4	1	2	1	6	11	0	3	9	4	4	3	0	11	9	0	4	1	4	1	1	1	0	
	% inf/total		0	5,45455	0	10,2273	3,2	4	3,33333	1,53846	14,6341	45,8333	0	4,41176	9	11,1111	12,1212	2,5	0	22	14,7541	0	18,1818	6,66667	3,77358	16,6667	4,34783	5,26316	0	
	% Ht part		22,2222	20	22,2222	42,0455	48	48	53,3333	43,0769	21,9512	50	28,5714	41,1765	39	55,5556	18,1818	54,1667	58,8235	40	40,9836	22,2222	45,4545	73,3333	6,60377	16,6667	56,5217	15,7895	33,3333	
	% Ht non inf		22,2222	14,5455	22,2222	27,2727	39,2	40	48,3333	40	7,31707	4,16667	28,5714	33,8235	29	44,4444	6,06061	45,8333	58,8235	18	24,5902	22,2222	27,2727	60	2,83019	0	52,1739	10,5263	33,3333	
	Ht non inf		6	8	2	24	49	10	29	26	3	1	8	23	29	16	2	55	10	9	15	4	6	9	3	0	12	2	3	

I.8. Table des FST avec les populations anciennes

	Urville	HGW	HGCN	HGS	EN_TransD	EN_MN_Gerr	Cardial	Epicardial	MN_France	Yamnaya	Catacombe	CH_Hungary	LN_Spain	MN_German	Neo_GB	BA_Armenia	CH_Iberian	BBC_Spain	CWC	BBC_Germai	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	Unetice	BA_Scandin	IA_Scythians	IA_Germany	IA_Spain
Urville		0 0.09721	0.10995	0.13953	0.03006	0.02402	0.02053	0.00215	0.00722	0.03731	0.04070	0.06322	0.00809	0.00797	-0.00076	-0.00156	0.00371	0.00288	0.00500	0.01713	0.00514	0.00238	0.00052	0.10778	0.10604	0.03154	0.03307	0.03935
HGW	0.09721		0 0.03103	0.05051	0.11035	0.11999	0.07860	0.10938	0.06774	0.05293	0.07418	0.13862	0.08371	0.07856	0.07285	0.09586	0.08023	0.09483	0.04954	0.03912	0.11490	0.04640	0.11150	0.18332	0.18664	0.04027	0.15820	0.02443
HGCN	0.10995	0.03103		0 -0.02339	0.14636	0.14994	0.11644	0.14013	0.10666	0.05566	0.08179	0.16107	0.10441	0.11000	0.08155	0.12627	0.10009	0.09832	0.07000	0.06667	0.12143	0.04679	0.11424	0.21863	0.21651	0.04756	0.13591	0.05247
HGS	**0.13953**	0.05051	-0.02339		0 0.14677	0.15368	0.17675	0.19307	0.14518	0.06283	0.14196	0.15337	0.11522	0.12099	0.10026	0.14303	0.12272	0.13789	0.08234	0.09432	0.12136	0.06310	0.13640	0.45004	0.23577	0.04248	0.21378	0.09783
EN_TransD	**0.03006**	0.11035	0.14636	0.14677		0 -0.00283	0.02885	0.02718	0.04110	0.04275	0.07954	0.00973	0.02184	0.00726	0.02534	0.02136	0.03008	0.03745	0.02116	0.04110	0.00282	0.03322	0.03262	0.13065	-0.01641	0.04441	0.08018	0.06594
EN_MN_Germany_Alsace	**0.02402**	0.11999	0.14994	0.15368	-0.00283		0 0.03123	0.02495	0.03868	0.05345	0.08197	0.01882	0.02495	0.00795	0.02696	0.02454	0.02991	0.03319	0.03017	0.04606	0.00129	0.03289	0.03050	0.11847	0.01387	0.05029	0.07363	0.06966
Cardial	0.02053	0.07860	0.11644	0.17675	0.02885	0.03123		0 0.01781	0.01251	0.02926	0.04710	0.06894	0.01611	0.00592	0.02415	0.00885	0.01661	0.01680	0.01074	0.01752	0.02135	0.01885	0.04024	0.11523	0.08505	0.01768	0.06311	0.02723
Epicardial	**0.00215**	0.10938	0.14013	0.19307	0.02718	0.02495	0.01781		0 0.04923	0.05631	0.10703	0.07758	0.00927	0.01327	0.01767	0.01866	0.01599	-0.00163	0.02914	0.04253	0.00466	0.04556	0.05880	0.18380	0.15253	0.07641	0.03474	0.07775
MN_France	0.00722	0.06774	0.10666	0.14518	0.04110	0.03868	0.01251	0.04923		0 0.04589	0.04518	0.07277	0.01678	0.01094	0.00942	0.01942	0.00727	0.02554	0.00878	0.01873	0.03720	0.01728	0.01392	0.06959	0.12280	0.03518	0.09234	0.01530
Yamnaya	**0.03731**	0.05293	0.05566	0.06283	0.04275	0.05345	0.02926	0.05631	0.04589		0 0.02584	0.02615	0.04293	0.03154	0.03100	0.03660	0.04175	0.04876	0.00466	0.00418	0.02781	-0.01133	0.04272	0.12627	0.02821	-0.00009	0.06517	0.02028
Catacombe	**0.04070**	0.07418	0.08179	0.14196	0.07954	0.08197	0.04710	0.10703	0.04518	0.02584		0 0.08735	0.07136	0.05614	0.06526	0.04465	0.05207	0.07882	0.02644	0.02077	0.08263	0.02198	0.04979	0.12612	0.15016	0.02379	0.11025	0.03083
CH_Hungary	**0.06322**	0.13862	0.16107	0.15337	0.00973	0.01882	0.06894	0.07758	0.07277	0.02615	0.08735		0 0.05414	0.02806	0.05727	0.04930	0.05760	0.08314	0.03430	0.04974	0.02976	0.02845	0.04695	0.23894	-0.01895	0.04248	0.12630	0.08322
LN_Spain	0.00809	0.08371	0.10441	0.11522	0.02184	0.02495	0.01611	0.00927	0.01678	0.04293	0.07136	0.05414		0 0.00053	-0.01108	0.01189	-0.00149	-0.01419	0.00246	0.02972	-0.01018	0.01425	0.00422	0.13239	0.07988	0.02953	0.03949	0.04096
MN_Germany	0.00797	0.07856	0.11000	0.12099	0.00726	0.00795	0.00592	0.01327	0.01094	0.03154	0.05614	0.02806	0.00053		0 0.00014	0.00747	0.00354	0.00564	0.00116	0.01793	-0.00102	0.01222	0.00583	0.08743	0.03982	0.02032	0.05433	0.03085
Neo_GB	-0.00076	0.07285	0.08155	0.10026	0.02534	0.02696	0.02415	0.01767	0.00942	0.03100	0.06526	0.05727	-0.01108	0.00014		0 0.00931	-0.00644	-0.00876	-0.00516	0.01941	-0.00861	0.00323	-0.00077	0.15257	0.09859	0.02531	0.02895	0.03335
BA_Armenia	-0.00156	0.09586	0.12627	0.14303	0.02136	0.02454	0.00885	0.01866	0.01942	0.03660	0.04465	0.04930	0.01189	0.00747	0.00931		0 0.01505	0.00962	0.00763	0.02672	0.00961	0.01752	0.01368	0.11779	0.06381	0.03906	0.04407	0.04455
CH_Iberian	0.00371	0.08023	0.10009	0.12272	0.03008	0.02991	0.01661	0.01599	0.00727	0.04175	0.05207	0.05760	-0.00149	0.00354	-0.00644	0.01505		0 -0.00254	0.00276	0.02260	0.01109	0.01002	-0.00720	0.08392	0.09915	0.03190	0.04661	0.02530
BBC_Spain	0.00288	0.09483	0.09832	0.13789	0.03745	0.03319	0.01680	-0.00163	0.02554	0.04876	0.07882	0.08314	-0.01419	0.00564	-0.00876	0.00962	-0.00254		0 0.01329	0.02750	-0.01787	0.01391	0.01846	0.21753	0.14077	0.03070	-0.00173	0.05350
CWC	0.00500	0.04954	0.07000	0.08234	0.02116	0.03017	0.01074	0.02914	0.00878	0.00466	0.02644	0.03430	0.00246	0.00116	-0.00516	0.00763	0.00276	0.01329		0 0.00274	0.01075	-0.00626	0.00283	0.10355	0.04425	0.00297	0.05899	0.01351
BBC_Germany	**0.01713**	0.03912	0.06667	0.09432	0.04110	0.04606	0.01752	0.04253	0.01873	0.00418	0.02077	0.04974	0.02972	0.01793	0.01941	0.02672	0.02260	0.02750	0.00274		0 0.03031	-0.00718	0.04584	0.05050	0.08055	-0.00035	0.07041	0.00693
BBC_GB	0.00514	0.11490	0.12143	0.12136	0.00282	0.00129	0.02135	0.00466	0.03720	0.02781	0.08263	0.02976	-0.01018	-0.00102	-0.00861	0.00961	0.01109	-0.01787	0.01075	0.03031		0 0.00516	0.02162	0.24569	0.03523	0.02025	0.00190	0.07128
EBA_GB	0.00238	0.04640	0.04679	0.06310	0.03322	0.03289	0.01885	0.04556	0.01728	-0.01133	0.02198	0.02845	0.01425	0.01222	0.00323	0.01752	0.01002	0.01391	-0.00626	-0.00718	0.00516		0 0.01349	0.14547	0.05910	-0.01037	0.03424	0.01232
EBA_Spain	0.00052	0.11150	0.11424	0.13640	0.03262	0.03050	0.04024	0.05880	0.01392	0.04272	0.04979	0.04695	0.00422	0.00583	-0.00077	0.01368	-0.00720	0.01846	0.00283	0.04584	0.02162	0.01349		0 0.24884	0.09455	0.02808	0.06146	0.04183
Unetice	0.39258	0.18332	0.21863	0.45004	0.13065	0.11847	0.11523	0.18380	0.06959	0.12627	0.12612	0.23894	0.13239	0.08743	0.15257	0.11779	0.08392	0.21753	0.10355	0.05050	0.24569	0.14547	0.24884		0 0.45902	0.17755	0.36975	0.08465
BA_Scandinavia	**0.10604**	0.18664	0.21651	0.23577	-0.01641	0.01387	0.08505	0.15253	0.12280	0.02821	0.15016	-0.01895	0.07988	0.03982	0.09859	0.06381	0.09915	0.14077	0.04425	0.08055	0.03523	0.05910	0.09455	0.45902		0 0.04039	0.18182	0.15208
IA_Scythians	**0.03154**	0.04027	0.04756	0.04248	0.04441	0.05029	0.01768	0.07641	0.03518	-0.00009	0.02379	0.04248	0.02953	0.02032	0.02531	0.03906	0.03190	0.03070	0.00297	-0.00035	0.02025	-0.01037	0.02808	0.17755	0.04039		0 0.07004	0.01927
IA_Germany	0.03307	0.15820	0.13591	0.21378	0.08018	0.07363	0.06311	0.03474	0.09234	0.06517	0.11025	0.12630	0.03949	0.05433	0.02895	0.04407	0.04661	-0.00173	0.05899	0.07041	0.00190	0.03424	0.06146	0.36975	0.18182	0.07004		0 0.12365
IA_Spain	**0.03935**	0.02443	0.05247	0.09783	0.06594	0.06966	0.02723	0.07775	0.01530	0.02028	0.03083	0.08322	0.04096	0.03085	0.03335	0.04455	0.02530	0.05350	0.01351	0.00693	0.07128	0.01232	0.04183	0.08465	0.15208	0.01927	0.12365	0

	Urville	HGW	HGCN	HGS	EN_TransD	EN_MN_Germany_	Cardial	Epicardial	MN_France	Yamnaya	Catacombe	CH_Hungary	LN_Spain	MN_Germany	Neo_GB	BA_Armenia	CH_Iberian	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	Unetice	BA_Scandinavia	IA_Scythians	IA_Germany	IA_Spain
Urville	*																											
HGW	0.00000+-0.0000	*																										
HGCN	0.00000+-0.0000	0.02637+-0.0056	*																									
HGS	0.00098+-0.0010	0.08496+-0.0088	0.70898+-0.0162	*																								
EN_TransD	0.00488+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	*																							
EN_MN_Ger	0.02344+-0.0052	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0030	0.64551+-0.0137	*																						
Cardial	0.06641+-0.0072	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03027+-0.0069	0.02930+-0.0050	*																					
Epicardial	0.02148+-0.0043	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.00684+-0.0027	0.11426+-0.0112	*																				
MN_France	0.15918+-0.0099	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.10156+-0.0097	0.00000+-0.0000	*																			
Yamnaya	0.00684+-0.0027	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.02637+-0.0054	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.02539+-0.0045	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*																		
Catacombe	0.00781+-0.0028	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00391+-0.0019	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.04883+-0.0080	*																	
CH_Hungary	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.15137+-0.0100	0.08105+-0.0077	0.00195+-0.0014	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.04785+-0.0064	0.00098+-0.0010	*																
LN_Spain	0.14746+-0.0103	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00879+-0.0025	0.00488+-0.0020	0.08789+-0.0103	0.15332+-0.0131	0.01660+-0.0039	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	*															
MN_German	0.13770+-0.0106	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.07520+-0.0089	0.06348+-0.0096	0.23242+-0.0131	0.05566+-0.0069	0.02539+-0.0058	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00977+-0.0033	0.38574+-0.0153	*														
Neo_GB	0.42383+-0.0151	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.01172+-0.0033	0.02148+-0.0045	0.01172+-0.0036	0.05371+-0.0062	0.08789+-0.0097	0.13184+-0.0116	0.00977+-0.0029	0.00195+-0.0014	0.00195+-0.0014	0.94043+-0.0061	0.40039+-0.0154	*													
BA_Armenia	0.46387+-0.0162	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.03027+-0.0044	0.02246+-0.0044	0.19727+-0.0130	0.05859+-0.0070	0.02441+-0.0041	0.00488+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0024	0.12109+-0.0104	0.15918+-0.0111	0.17090+-0.0095	*												
CH_Iberian	0.23926+-0.0128	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.08984+-0.0070	0.05469+-0.0057	0.08203+-0.0081	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.52637+-0.0161	0.17090+-0.0136	0.79688+-0.0088	0.05469+-0.0065	*											
BBC_Spain	0.32910+-0.0137	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.03125+-0.0055	0.04883+-0.0078	0.16504+-0.0103	0.41602+-0.0164	0.07129+-0.0074	0.00781+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0028	0.84863+-0.0134	0.25586+-0.0145	0.61914+-0.0163	0.20996+-0.0138	0.47461+-0.0134	*										
CWC	0.22656+-0.0124	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00879+-0.0029	0.00098+-0.0010	0.16309+-0.0103	0.00586+-0.0026	0.08594+-0.0084	0.23047+-0.0125	0.02832+-0.0042	0.01172+-0.0033	0.29492+-0.0140	0.35742+-0.0136	0.67188+-0.0142	0.16797+-0.0093	0.26953+-0.0159	0.15723+-0.0112	*									
BBC_Germa	0.04395+-0.0066	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0028	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.05176+-0.0065	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.20508+-0.0149	0.03418+-0.0056	0.00391+-0.0019	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.03516+-0.0070	0.00781+-0.0028	0.00391+-0.0019	0.05566+-0.0078	0.26758+-0.0143	*								
BBC_GB	0.28125+-0.0174	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00781+-0.0028	0.31934+-0.0114	0.37988+-0.0112	0.13965+-0.0133	0.30273+-0.0146	0.01172+-0.0030	0.05469+-0.0071	0.00000+-0.0000	0.09473+-0.0068	0.72168+-0.0133	0.44141+-0.0149	0.60938+-0.0156	0.18750+-0.0129	0.20410+-0.0123	0.73340+-0.0145	0.20020+-0.0127	0.02832+-0.0049	*							
EBA_GB	0.34473+-0.0137	0.01172+-0.0033	0.00879+-0.0029	0.05469+-0.0072	0.01953+-0.0039	0.03320+-0.0069	0.11328+-0.0101	0.01465+-0.0044	0.06641+-0.0081	0.79590+-0.0130	0.11230+-0.0082	0.07520+-0.0074	0.13086+-0.0116	0.12109+-0.0097	0.33105+-0.0128	0.10938+-0.0115	0.17480+-0.0124	0.22461+-0.0155	0.62598+-0.0158	0.70410+-0.0141	0.33789+-0.0178	*						
EBA_Spain	0.37891+-0.0160	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.01270+-0.0044	0.06641+-0.0075	0.04688+-0.0067	0.04102+-0.0061	0.01855+-0.0041	0.15723+-0.0113	0.02246+-0.0044	0.03613+-0.0057	0.03320+-0.0043	0.32031+-0.0149	0.27832+-0.0131	0.41211+-0.0147	0.16895+-0.0126	0.58691+-0.0153	0.20703+-0.0152	0.37012+-0.0162	0.01660+-0.0037	0.16797+-0.0148	0.23828+-0.0111	*					
Unetice	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*				
BA_Scandin	0.01465+-0.0037	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.53125+-0.0131	0.29883+-0.0147	0.03711+-0.0050	0.00391+-0.0019	0.00586+-0.0022	0.19922+-0.0118	0.01172+-0.0033	0.61426+-0.0148	0.04785+-0.0077	0.12012+-0.0101	0.03906+-0.0066	0.03906+-0.0058	0.02051+-0.0045	0.01367+-0.0037	0.08984+-0.0097	0.04395+-0.0073	0.21973+-0.0119	0.09082+-0.0097	0.03906+-0.0068	0.00000+-0.0000	*			
IA_Scythian	0.03125+-0.0067	0.03223+-0.0051	0.01660+-0.0034	0.08496+-0.0105	0.00879+-0.0032	0.01367+-0.0031	0.12598+-0.0093	0.00195+-0.0014	0.01367+-0.0039	0.41406+-0.0145	0.09863+-0.0088	0.01953+-0.0046	0.03320+-0.0047	0.06055+-0.0066	0.06738+-0.0074	0.00977+-0.0038	0.02734+-0.0049	0.06445+-0.0083	0.35156+-0.0125	0.43359+-0.0148	0.15918+-0.0105	0.67188+-0.0195	0.11914+-0.0074	0.00000+-0.0000	0.13672+-0.0106	*		
IA_Germany	0.11719+-0.0123	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00488+-0.0020	0.01758+-0.0039	0.02930+-0.0052	0.03906+-0.0066	0.11719+-0.0086	0.00293+-0.0016	0.02344+-0.0054	0.00977+-0.0033	0.00195+-0.0014	0.07129+-0.0081	0.03906+-0.0072	0.14941+-0.0089	0.06641+-0.0078	0.05664+-0.0079	0.44043+-0.0153	0.02246+-0.0042	0.01758+-0.0039	0.38574+-0.0183	0.13184+-0.0119	0.06152+-0.0074	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.03125+-0.0048	*	
IA_Spain	0.01172+-0.0027	0.07617+-0.0088	0.00781+-0.0024	0.03320+-0.0059	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.04883+-0.0064	0.00000+-0.0000	0.08984+-0.0103	0.06738+-0.0100	0.05176+-0.0058	0.00098+-0.0010	0.00781+-0.0024	0.01172+-0.0033	0.04004+-0.0059	0.00195+-0.0014	0.03711+-0.0056	0.02734+-0.0043	0.11621+-0.0115	0.21094+-0.0161	0.00293+-0.0016	0.20020+-0.0110	0.07617+-0.0061	0.00098+-0.0010	0.01758+-0.0039	0.13281+-0.0113	0.00586+-0.0022	*

I.9. Base de données des populations modernes

Population	N	References
Albania	84	[1, 2]
Armenia	233	[3, 4]
Austria	371	[5, 6]
Azerbaidjan	87	[3, 4]
Basque	211	[3, 7]
Belarus	260	[8]
Bosnia	137	[9]
Bulgaria	1308	[10, 11]
Czech Republic	245	[12, 13]
Britain	96	[14]
Estonia	48	[15, 16]
Finland	603	[17, 18]
Germany	1028	[19-25]
Greece (Greece + Cyprus + Crete)	667	[2, 26-28]
Hungaria	377	[29-31]
Iceland	430	[16, 32]
Irland	298	[33]
Italia (Italia + Sardaigne)	1629	[34-43]
Latvia	299	[44]
Lithuania	180	[45]
Macedonia	230	[2, 46]
Norway	397	[47, 48]
Poland	804	[49, 50]
Portugal	299	[51]
Romania (Romania + TransSylvania)	441	[2]
Russia	527	[4, 49, 50, 52-55]
Russia Caucasus	300	
Scotland	1675	[48]
Slovakia	565	[54, 56]
Slovenia	231	[9, 57]
Spain	1565	[58-64]
Sweden	60	[15, 16, 65]
Switzerland	227	[66, 67]
France		
Bearn	81	[68]
Bretagne	58	[69]
Calvados	46	[68]
Finistere	120	[68]
Herault	85	[68]
Loire-Atlantique	75	[68]
Maine et Loire	54	[68]
Morbihan	41	[68]
Normandie	38	[69]
Pyrenees	69	[69]
Rhone	46	[68]
Sarthe	36	[68]
Somme	79	[68]
Var	37	[68]
Vendee	80	[68]
Vienne	44	[68]

1 Belledi M, Poloni ES, Casalotti R, Conterio F, Mikerezi I, et al. Maternal and paternal lineages in Albania and the genetic structure of Indo-European populations. European Journal of Human Genetics; 2000. 8: 480-486.

2 Bosch E, Calafell F, González-Neira A, Flaiz C, Mateu E, et al. Paternal and maternal lineages in the Balkans show a homogeneous landscape over linguistic barriers, except for the isolated Aromuns. Annals of Human Genetics; 2006. 70: 459-487.

3 Richards M, Macaulay V, Hickey E, Vega E, Sykes B, et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. American Journal of Human Genetics; 2000. 67: 1251 - 1276.

4 Nasidze I, Stoneking M. Mitochondrial DNA variation and language replacements in the Caucasus. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences; 2001. 268: 1197-1206.

5 Brandstätter A, Egyed B, Zimmermann B, Duftner N, Padar Z, et al. Migration rates and genetic structure of two Hungarian ethnic groups in Transylvania, Romania. Annals of Human Genetics; 2007. 71: 791-803.

6 Parson W, Parsons TJ, Scheithauer R, Holland MM. Population data for 101 Austrian Caucasian mitochondrial DNA d-loop sequences: Application of mtDNA sequence analysis to a forensic case. International Journal of Legal Medicine; 1998. 111: 124-132.

7 Alfonso-Sánchez M, Cardoso S, Martínez-Bouzas C, Pena J, Herrera R, et al. Mitochondrial DNA haplogroup diversity in Basques: a reassessment based on HVI and HVII polymorphisms. American Journal of Human Biology; 2008. 20: 154-164.

8 Kushniarevich A, Sivitskaya L, Danilenko N, Novogrodskii T, Tsybovsky I, et al. Uniparental Genetic Heritage of Belarusians: Encounter of Rare Middle Eastern Matrilineages with a Central European Mitochondrial DNA Pool. PLoS One; 2013. 8: e66499.

9 Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Drobnič K, et al. Mitochondrial DNA Variability in Bosnians and Slovenians. Annals of Human Genetics; 2003. 67: 412-425.

10 Calafell F, Underhill P, Tolun A, Angelicheva D, Kalaydjieva L. From Asia to Europe: mitochondrial DNA sequence variability in Bulgarians and Turks. Annals of Human Genetics; 1996. 60: 35-49.

11 Karachanak S, Carossa V, Nesheva D, Olivieri A, Pala M, et al. Bulgarians vs the other European populations: a mitochondrial DNA perspective. International Journal of Legal Medicine; 2012. 126: 497-503.

12 Malyarchuk BA, Vanecek T, Perkova MA, Derenko MV, Sip M. Mitochondrial DNA variability in the Czech population, with application to the ethnic history of Slavs. Human Biology; 2006. 681-696.

13 Vanecek T, Vorel F, Sip M. Mitochondrial DNA D-loop hypervariable regions: Czech population data. International Journal of Legal Medicine; 2004. 118: 14-18.

14 Piercy R, Sullivan KM, Benson N, Gill P. The application of mitochondrial DNA typing to the study of white Caucasian genetic identification. International Journal of Legal Medicine; 1993. 106: 85-90.

15 Sajantila A, Salem AH, Savolainen P, Bauer K, Gierig C, et al. Paternal and maternal DNA lineages reveal a bottleneck in the founding of the Finnish population. Proceedings of the National Academy of Sciences; 1996. 93: 12035-12039.

16 Sajantila A, Lahermo P, Anttinen T, Lukka M, Sistonen P, et al. Genes and languages in Europe: an analysis of mitochondrial lineages. Genome Research; 1995. 5: 42-52.

17 Hedman M, Brandstätter A, Pimenoff V, Sistonen P, Palo J, et al. Finnish mitochondrial DNA HVS-I and HVS-II population data. Forensic Science International; 2007. 172: 171-178.

18 Meinilä M, Finnilä S, Majamaa K (2007). Evidence for mtDNA Admixture between the Finns and the Saami. Human Heredity; 2007. 52: 160-170.

19 Lutz S, Weisser H-J, Heizmann J, Pollak S. Location and frequency of polymorphic positions in the mtDNA control region of individuals from Germany. International Journal of Legal Medicine; 1998. 111: 67-77.

20 Poetsch M, Wittig H, Krause D, Lignitz E. Mitochondrial diversity of a northeast German population sample. Forensic Science International; 2003. 137: 125-132.

21 Tetzlaff S, Brandstätter A, Wegener R, Parson W, Weirich V. Mitochondrial DNA population data of HVS-I and HVS-II sequences from a northeast German sample. Forensic Science International; 2007. 172: 218-224.

22 Baasner A, Schäfer C, Junge A, Madea B. Polymorphic sites in human mitochondrial DNA control region sequences: population data and maternal inheritance. Forensic Science International; 2007. 98: 169-178.

23 Pfeiffer H, Brinkmann B, Hühne J, Rolf B, Morris AA, et al. Expanding the forensic German mitochondrial DNA control region database: genetic diversity as a function of sample size and microgeography. International Journal of Legal Medicine; 1999. 112: 291-298.

24 Brandstätter A, Klein R, Duftner N, Wiegand P, Parson W. Application of a quasi-median network analysis for the visualization of character conflicts to a population sample of mitochondrial DNA control region sequences from southern Germany (Ulm). International Journal of Legal Medicine; 2006. 120: 310-314.

25 Hofmann S, Jaksch M, Bezold R, Mertens S, Aholt S, et al. Population genetics and disease susceptibility: characterization of central European haplogroups by mtDNA gene mutations, correlation with D loop variants and association with disease. Human Molecular Genetics; 1997. 6: 1835-1846.

26 Irwin J, Saunier J, Strouss K, Paintner C, Diegoli T, et al. Mitochondrial control region sequences from northern Greece and Greek Cypriots. International Journal of Legal Medicine; 2008. 122: 87-89.

27 Vernesi C, Di Benedetto G, Caramelli D, Secchieri E, Simoni L, et al. Genetic characterization of the body attributed to the evangelist Luke. Proceedings of the National Academy of Sciences; 2001. 98: 13460-13463.

28 Villems R. AJ274757-AJ274942. In: NCBI. 2000.

29 Bogacsi-Szabo E, Kalmar T, Csanyi B, Tömöry G, Czibula A, et al. Mitochondrial DNA of ancient Cumanians: culturally Asian steppe nomadic immigrants with substantially more western Eurasian mitochondrial DNA lineages. Human Biology; 2005. 639-662.

30 Irwin J, Egyed B, Saunier J, Szamosi G, O'Callaghan J, et al. Hungarian mtDNA population databases from Budapest and the Baranya county Roma. International Journal of Legal Medicine; 2007. 121: 377-383.

31 Tömöry G, Csányi B, Bogácsi-Szabó E, Kalmár T, Czibula Á, et al. Comparison of maternal lineage and biogeographic analyses of ancient and modern Hungarian populations. American Journal of Physical Anthropology; 2007. 134: 354-368.

32 Helgason A, Sigurðardóttir S, Gulcher JR, Ward R, Stefánsson K. mtDNA and the origin of the Icelanders: deciphering signals of recent population history. The American Journal of Human Genetics; 2000. 66: 999-1016.

33 McEvoy B, Richards M, Forster P, Bradley DG. The Longue Durée of Genetic Ancestry: Multiple Genetic Marker Systems and Celtic Origins on the Atlantic Facade of Europe. The American Journal of Human Genetics; 2004. 75: 693-702.

34 Falchi A, Giovannoni L, Calo CM, Piras IS, Moral P, et al. Genetic history of some western Mediterranean human isolates through mtDNA HVR1 polymorphisms. Journal of Human Genetics; 2006. 51: 9-14.

35 Calò C, Melis A, Vona G, Piras I. Review Synthetic Article: Sardinian Population (Italy): a Genetic Review. International Journal of Modern Anthropology; 2001. 1: 39-64.

36 Di Rienzo A, Wilson AC. Branching pattern in the evolutionary tree for human mitochondrial DNA. Proceedings of the National Academy of Sciences; 1991. 88: 1597-1601.

37 Mogentale-Profizi N, Chollet L, StÉVanovitch A, Dubut V, Poggi C, et al. Mitochondrial DNA sequence diversity in two groups of Italian Veneto speakers from Veneto. Annals of Human Genetics; 2001. 65: 153-166.

38 Turchi C, Buscemi L, Previderè C, Grignani P, Brandstätter A, et al. Italian mitochondrial DNA database: results of a collaborative exercise and proficiency testing. International Journal of Legal Medicine; 2008. 122: 199-204.

39 Francalacci P, Bertranpetit J, Calafell F, Underhill PA. Sequence diversity of the control region of mitochondrial DNA in Tuscany and its implications for the peopling of Europe. American Journal of Physical Anthropology; 1996. 100: 443-460.

40 Achilli A, Olivieri A, Pala M, Metspalu E, Fornarino S, et al. Mitochondrial DNA variation of modern Tuscans supports the near eastern origin of Etruscans. The American Journal of Human Genetics; 2007. 80: 759-768.

41 Babalini C, Martínez-Labarga C, Tolk H-V, Kivisild T, Giampaolo R, et al. The population history of the Croatian linguistic minority of Molise (southern Italy): a maternal view. European Journal of Human Genetics; 2005. 13: 902-912.

42 Cali F, Le Roux M, D'Anna R, Flugy A, De Leo G, et al. MtDNA control region and RFLP data for Sicily and France. International Journal of Legal Medicine; 2001. 114: 229-231.

43 Vona G, Ghiani ME, Calò CM, Vacca L, Memmì M, et al. Mitochondrial DNA sequence analysis in Sicily. American Journal of Human Biology; 2001. 13: 576-589.

44 Pliss L, Tambets K, Loogväli EL, Pronina N, Lazdins M, et al. Mitochondrial DNA Portrait of Latvians: Towards the Understanding of the Genetic Structure of Baltic-Speaking Populations. Annals of Human Genetics; 2006. 70: 439-458.

45 Kasperavičiūtė D, Kučinskas V, Stoneking M. Y chromosome and mitochondrial DNA variation in Lithuanians. Annals of Human Genetics; 2004. 68: 438-452.

46 Zimmermann B, Brandstätter A, Duftner N, Niederwieser D, Spiroski M, et al. Mitochondrial DNA control region population data from Macedonia. Forensic Science International: Genetics; 2007. 1: e4-e9.

47 Passarino G, Cavalleri GL, Lin AA, Cavalli-Sforza LL, Borresen-Dale A-L, et al. Different genetic components in the Norwegian population revealed by the analysis of mtDNA and Y chromosome polymorphisms. European Journal of Human Genetics; 2002. 10: 521-529.

48 Helgason A, Hickey E, Goodacre S, Bosnes V, Stefánsson K, et al. mtDNA and the islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry. The American Journal of Human Genetics; 2001. 68: 723-737.

49 Grzybowski T, Malyarchuk BA, Derenko MV, Perkova MA, Bednarek J, et al. Complex interactions of the Eastern and Western Slavic populations with other European groups as revealed by mitochondrial DNA analysis. Forensic Science International: Genetics; 2007. 1: 141-147.

50 Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, WoŹNiak M, et al. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians. Annals of Human Genetics; 2002. 66: 261-283.

51 Gonzalez AM, Brehm A, Pérez JA, Maca-Meyer N, Flores C, et al. Mitochondrial DNA affinities at the Atlantic fringe of Europe. American Journal of Physical Anthropology; 2003. 120: 391-404.

52 Quintana-Murci L, Chaix R, Wells S, Behar D, Sayar H, et al. Where West meets East: The complex mtDNA landscape of the Southwest and Central Asian corridor. American Journal of Human Genetics; 2004. 74: 827 - 845.

53 Macaulay V, Richards M, Hickey E, Vega E, Cruciani F, et al. The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: a synthesis of control-region sequences and RFLPs. The American Journal of Human Genetics; 1999. 64: 232-249.

54 Malyarchuk BA, Perkova MA, Derenko MV, Vanecek T, Lazur J, et al. Mitochondrial DNA Variability in Slovaks, with Application to the Roma Origin. Annals of Human Genetics; 2007. 72: 228-240.

55 Malyarchuk BA, Derenko MV. Mitochondrial DNA variability in Russians and Ukrainians: Implication to the origin of the Eastern Slavs. Annals of Human Genetics; 2001. 65: 63-78.

56 Lehocký I, Baldovič M, Kádaši Ľ, Metspalu E. A database of mitochondrial DNA hypervariable regions I and II sequences of individuals from Slovakia. Forensic Science International: Genetics; 2008. 2: e53-e59.

57 Zupanič Pajnič I, Balažic J, Komel R. Sequence polymorphism of the mitochondrial DNA control region in the Slovenian population. International Journal of Legal Medicine; 2004. 118: 1-4.

58 Álvarez-Iglesias V, Mosquera-Miguel A, Cerezo M, Quintáns B, Zarrabeitia MT, et al. New population and phylogenetic features of the internal variation within mitochondrial DNA macro-haplogroup R0. PLoS One; 2009. 4: e5112.

59 Alvarez L, Santos C, Ramos A, Pratdesaba R, Francalacci P, et al. Mitochondrial DNA patterns in the Iberian Northern plateau: population dynamics and substructure of the Zamora province. American Journal of Physical Anthropology; 2010. 142: 531-539.

60 Larruga JM, Díez F, Pinto FM, Flores C, González AM. Mitochondrial DNA characterisation of European isolates: the Maragatos from Spain. European Journal of Human Genetics; 2001. 9: 708-716.

61 Casas MJ, Hagelberg E, Fregel R, Larruga JM, González AM. Human mitochondrial DNA diversity in an archaeological site in al-Andalus: Genetic impact of migrations from North Africa in medieval Spain. American Journal of Physical Anthropology; 2006. 131: 539-551.

62 Falchi A, Giovannoni L, Calo CM, Piras IS, Moral P, et al. Genetic history of some western Mediterranean human isolates through mtDNA HVR1 polymorphisms. Journal of Human Genetics; 2006. 51: 9-14.

63 Maca-Meyer N, Sánchez-Velasco P, Flores C, Larruga J-M, González A-M, et al. Y chromosome and mitochondrial DNA characterization of Pasiegos, a human isolate from Cantabria (Spain). Annals of Human Genetics; 2003. 67: 329-339.

64 Crespillo M, Luque J, Paredes M, Fernandez R, Ramirez E, et al. Mitochondrial DNA sequences for 118 individuals from northeastern Spain. International Journal of Legal Medicine; 2000. 114: 130-132.

65 Kittles RA, Bergen AW, Urbanek M, Virkkunen M, Linnoila M, et al. Autosomal, mitochondrial, and Y chromosome DNA variation in Finland: Evidence for a male-specific bottleneck. American Journal of Physical Anthropology; 1999. 108: 381-399.

66 Dimo-Simonin N, Grange F, Taroni F, Brandt-Casadevall C, Mangin P. Forensic evaluation of mtDNA in a population from south west Switzerland. International Journal of Legal Medicine; 2000. 113: 89-97.

67 Pult I, Sajantila A, Simanainen J, Georgiev O, Schaffner W, et al. Mitochondrial DNA sequences from Switzerland reveal striking homogeneity of European populations. Biological Chemistry Hoppe-Seyler; 1994. 375: 837-840.

68 Richard C, Pennarun E, Kivisild T, Tambets K, Tolk H-V, et al. An mtDNA perspective of French genetic variation. Annals of Human Biology; 2007. 34: 68-79.

69 Dubut V, Chollet L, Murail P, Cartault F, Béraud-Colomb E, et al. mtDNA polymorphisms in five French groups: importance of regional sampling. European Journal of Human Genetics; 2004. 12: 293-300.

I.10. Fréquences des haplogroupes dans les populations modernes

Population	H	HV	I	J	K	N	T	U4	U5	U_others	V	W	X	others
Albania	50,000	7,143	0,000	11,905	0,000	11,905	0,000	0,000	0,000	19,048	0,000	0,000	0,000	0,000
Austria	43,590	2,564	0,733	8,425	8,425	0,733	13,187	4,762	9,158	5,128	0,000	1,465	1,465	0,366
Belarus	37,079	4,120	2,622	8,989	3,745	3,371	7,491	3,745	11,985	4,494	5,243	3,371	1,124	2,622
Bosnia	47,917	2,083	2,778	6,944	4,167	0,694	4,861	5,556	11,806	2,083	6,250	1,389	1,389	2,083
Bulgaria	41,988	6,667	1,170	7,836	5,848	1,754	10,643	3,860	6,667	5,614	1,520	2,807	2,105	1,520
Czech_R	44,134	1,676	2,793	11,732	3,911	1,676	12,291	2,793	7,821	3,911	2,235	0,559	1,676	2,793
Georgia	20,313	0,000	3,125	3,125	12,500	0,000	21,875	7,813	6,250	7,813	0,000	7,813	4,688	4,688
Germany	45,351	1,794	3,100	10,114	5,546	0,163	10,930	2,936	7,178	2,936	2,610	1,794	1,468	4,078
Hungaria	37,940	2,010	2,010	8,543	6,030	4,523	11,558	3,015	7,286	3,769	4,523	4,774	0,503	3,518
Macedonia	46,725	5,677	1,310	6,550	4,367	2,620	8,297	1,747	6,987	8,734	0,000	3,493	2,620	0,873
Romania	41,905	7,619	0,000	22,857	0,000	8,571	0,000	0,000	0,000	17,143	0,000	0,000	0,000	1,905
Slovakia	43,501	3,293	2,946	8,666	3,813	0,693	9,532	5,546	10,919	3,293	1,213	2,080	1,213	3,293
Slovenia	47,115	0,000	1,923	9,615	3,846	0,000	5,769	5,769	10,577	2,885	6,731	4,808	0,962	0,000
Vienne	45,455	4,545	0,000	11,364	13,636	2,273	0,000	0,000	4,545	9,091	2,273	2,273	0,000	4,545
Vendee	57,500	6,250	2,500	7,500	7,500	0,000	5,000	2,500	2,500	3,750	3,750	0,000	0,000	1,250
Calvados	45,652	2,174	4,348	10,870	13,043	0,000	2,174	2,174	8,696	2,174	4,348	4,348	0,000	0,000
Rhone	32,609	10,870	2,174	13,043	13,043	4,348	0,000	2,174	4,348	0,000	6,522	0,000	2,174	8,696
Herault	35,294	4,706	1,176	8,235	5,882	1,176	15,294	2,353	14,118	2,353	2,353	2,353	1,176	3,529
Somme	35,443	6,329	1,266	8,861	11,392	5,063	12,658	1,266	7,595	1,266	3,797	1,266	1,266	2,532
Maine et Loire	50,909	10,909	1,818	5,455	1,818	0,000	16,364	0,000	1,818	5,455	3,636	0,000	1,818	0,000
Sarthe	47,222	2,778	0,000	5,556	13,889	2,778	8,333	11,111	5,556	2,778	0,000	0,000	0,000	0,000
yrenees-Atlantique	58,025	1,235	0,000	17,284	3,704	0,000	3,704	6,173	2,469	0,000	4,938	0,000	2,469	0,000
Loire-Atlantique	53,333	4,000	2,667	2,667	5,333	0,000	6,667	4,000	6,667	8,000	2,667	2,667	1,333	0,000
Finistere	35,000	2,500	4,167	9,167	8,333	0,833	6,667	1,667	15,000	5,000	5,833	5,833	0,000	0,000
Morbihan	53,659	2,439	0,000	4,878	17,073	0,000	7,317	2,439	2,439	7,317	0,000	2,439	0,000	0,000
Ireland	44,333	1,333	3,000	10,667	12,000	0,000	7,333	1,333	8,333	2,667	5,667	2,333	0,667	0,333
England	42,000	1,000	12,000	12,000	10,000	0,000	8,000	6,000	4,000	0,000	3,000	1,000	1,000	0,000
Finland	40,299	1,493	2,985	4,478	4,146	0,498	3,648	0,663	8,126	18,905	3,648	6,965	1,493	2,653
Latvia	44,482	2,341	4,348	6,355	3,010	0,000	9,365	9,365	9,030	4,013	3,010	4,013	0,334	0,334
Norway	39,189	0,000	4,054	10,811	4,054	1,351	12,162	0,000	6,757	16,216	0,000	2,703	1,351	1,351
Poland	43,596	1,175	1,645	7,756	3,878	0,940	10,106	5,523	10,458	2,820	4,818	3,643	1,880	1,763
Basque	56,872	0,000	0,474	5,687	4,265	0,000	4,265	0,474	10,427	4,265	9,479	0,000	1,896	1,896
Greece	42,899	5,325	2,367	9,763	4,734	2,071	7,988	4,142	4,438	7,101	0,592	2,367	3,550	2,663
Italy	39,474	7,018	1,072	7,407	8,285	2,242	13,158	1,267	4,386	6,530	2,827	1,462	2,534	2,339
Portugal	50,836	0,000	1,338	6,355	6,355	0,669	9,699	1,672	4,013	3,679	2,676	3,010	1,672	8,027
Spain	40,413	4,916	1,868	6,981	5,998	0,787	8,260	1,672	9,243	4,818	8,456	1,082	1,082	4,425
UN	41,026	0,000	5,128	7,692	20,513	0,000	7,692	5,128	7,692	0,000	5,692	0,000	0,000	0,000

I.11. Table des FST avec les populations modernes

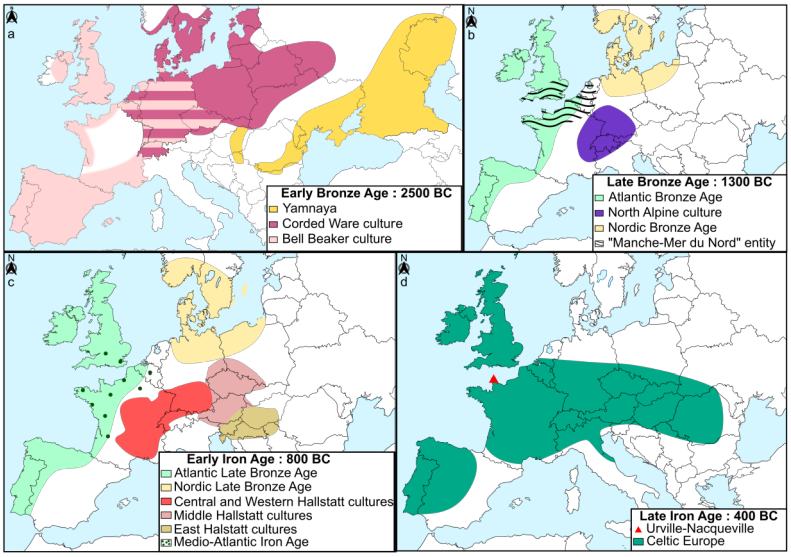
	UN	Albania	Armenia	Austria	Azerbaidjan	Basque	Belarus	Bosnia	Bulgaria	Corsica	Greece	Czech_R	Fr_Bretagne	Fr_Normandie	Fr_Pyrenees	Fr_Var	England	Estonia	Finland	Germany	Hungaria	Iceland	Ireland	Italia	Latvia	Lithuania	Macedonia	Norway	Poland	Portugal	Fr_Bearn	Fr_Calvados	Fr_Finistere	Fr_Herault	Fr_Loire_Atlantique	Fr_Maine_et_Loire	Fr_Morbihan	Fr_Rhone	Fr_Sarthe	Fr_Somme	Fr_Vendee	Fr_Vienne	Romania	European_Russia	Caucasus_Russia	Scotland	Slovakia	Slovenia	Spain	Sweden	Switzerland
UN	0	0.01070	0.01322	0.01166	0.01228	0.02995	0.01252	0.01227	0.00947	0.02103	0.00852	0.00614	0.01221	0.01465	0.01198	0.02504	0.00338	0.02343	0.03334	0.01112	0.00835	0.01427	0.00309	0.01101	0.01914	0.01530	0.01158	0.01346	0.01197	0.01731	0.03291	0.00752	0.00867	0.01854	0.01185	0.02198	0.00221	0.00908	-0.00211	0.00385	0.01581	0.00901	0.00878	0.01362	0.01314	0.00982	0.01334	0.01313	0.00941	0.03007	0.01285
Albania	**0.01070**	0	0.00540	0.00486	0.00506	0.00855	0.00034	-0.00193	0.00076	0.00561	0.00336	0.00393	0.00136	0.00027	0.01026	0.00141	0.00368	0.00083	0.01278	0.00262	0.00500	0.01108	0.00417	0.00355	0.00709	0.00245	0.00056	0.00264	0.00000	0.00593	0.01612	0.00106	0.00025	0.00390	0.00267	0.00921	0.00581	0.00285	0.00215	0.00521	0.00172	0.00856	0.00764	0.00188	0.00269	0.00532	0.00083	0.00221	0.00113	0.01320	0.00496
Armenia	**0.01322**	0.00540	0	0.00666	0.00456	0.02079	0.00671	0.00917	0.00414	0.01032	0.00216	0.00730	0.00409	0.00197	0.00452	0.01036	0.00907	0.00128	0.02512	0.00797	0.00840	0.01454	0.00971	0.00506	0.01022	0.00401	0.00264	0.00996	0.00854	0.00413	0.01463	0.00530	0.01059	0.00850	0.00490	0.00617	0.00218	0.00612	0.00360	0.00130	0.00452	0.00809	0.00811	0.00881	0.00825	0.00929	0.00705	0.00886	0.00931	0.02428	0.00696
Austria	**0.01166**	0.00486	0.00666	0	0.00734	0.01611	0.00720	0.00241	0.00128	0.00920	0.00265	0.00486	-0.00093	-0.00313	0.00033	0.00821	0.00565	0.00029	0.02172	0.00184	0.00414	0.01078	0.00467	0.00260	0.00643	0.00196	0.00170	0.00351	0.00321	0.00661	0.01389	0.00525	0.00534	0.00352	0.00526	0.00313	0.00076	0.00786	0.00207	0.00208	0.00158	0.00503	0.00621	0.00214	0.01130	0.00452	0.00283	0.00093	0.00474	0.01717	0.00156
Azerbaidjan	**0.01228**	0.00506	0.00456	0.00734	0	0.01701	0.00472	0.00525	0.00503	0.01377	0.00489	0.00324	0.00491	-0.00216	0.00845	0.00265	0.00677	0.00127	0.02809	0.00635	0.00494	0.01330	0.00858	0.00544	0.00941	0.00519	0.00514	0.00785	0.00493	0.00867	0.01536	0.00622	0.00768	0.00561	0.00666	0.00056	0.00640	0.00750	0.00296	0.00645	0.00595	0.01073	0.00997	0.00596	0.00362	0.00888	0.00565	0.00581	0.00764	0.01488	0.00614
Basque	**0.02995**	0.00855	0.02079	0.01611	0.01701	0	0.01113	0.00824	0.01184	0.01497	0.01426	0.01715	0.01619	0.01400	0.02434	0.00242	0.01344	0.01678	0.02214	0.00964	0.01371	0.02149	0.01054	0.01059	0.01751	0.01142	0.01504	0.01240	0.00899	0.01672	0.02127	0.01316	0.01017	0.02069	0.00925	0.01615	0.01724	0.01440	0.01503	0.02351	0.00571	0.01869	0.01933	0.01078	0.01360	0.01335	0.01028	0.01154	0.00471	0.02169	0.01621
Belarus	**0.01252**	0.00034	0.00671	0.00720	0.00472	0.01113	0	0.00182	0.00373	0.01036	0.00464	0.00289	0.00425	0.00290	0.00934	0.00216	0.00433	0.00018	0.01626	0.00358	0.00320	0.00842	0.00532	0.00467	0.00582	0.00126	0.00354	0.00216	0.00099	0.00624	0.01478	-0.00059	0.00167	0.00202	0.00390	0.00521	0.01006	0.00236	0.00214	0.00578	0.00382	0.00831	0.00613	0.00172	0.00466	0.00385	0.00064	0.00352	0.00288	0.01307	0.00498
Bosnia	**0.01227**	-0.00193	0.00917	0.00241	0.00525	0.00824	0.00182	0	0.00182	0.00773	0.00408	0.00440	0.00022	-0.00085	0.00753	0.00061	0.00363	0.00025	0.01699	0.00141	0.00289	0.01030	0.00196	0.00372	0.00219	0.00153	0.00229	0.00176	-0.00014	0.00780	0.01659	0.00063	-0.00051	0.00230	0.00253	0.00727	0.00324	0.00598	-0.00021	0.00543	0.00135	0.00253	0.00700	-0.00004	0.00682	0.00426	-0.00065	-0.00057	0.00096	0.00743	0.00270
Bulgaria	**0.00947**	0.00076	0.00414	0.00128	0.00503	0.01184	0.00373	0.00182	0	0.00642	0.00101	0.00526	-0.00001	-0.00196	0.00198	0.00448	0.00500	-0.00094	0.01863	0.00163	0.00327	0.01085	0.00358	0.00176	0.00507	0.00065	-0.00081	0.00408	0.00205	0.00306	0.01118	0.00223	0.00444	0.00347	0.00290	0.00170	0.00063	0.00324	0.00099	0.00050	-0.00015	0.00403	0.00490	0.00229	0.00788	0.00412	0.00176	0.00112	0.00290	0.01636	0.00175
Corsica	**0.02103**	0.00561	0.01032	0.00920	0.01377	0.01497	0.01036	0.00773	0.00642	0	0.00771	0.01261	0.01257	0.00381	0.00814	0.00472	0.01082	0.00676	0.02424	0.00613	0.01049	0.01837	0.00980	0.00689	0.01296	0.00746	0.00602	0.01110	0.00715	0.00959	0.02237	0.00864	0.01047	0.01113	0.00957	0.00771	0.00352	0.00821	0.00546	0.01039	0.00159	0.00850	0.01249	0.00940	0.01446	0.01202	0.00735	0.00519	0.00725	0.02442	0.00782
Greece	**0.00852**	0.00336	0.00216	0.00265	0.00489	0.01426	0.00464	0.00408	0.00101	0.00771	0	0.00487	0.00116	0.00006	0.00125	0.00720	0.00477	0.00186	0.02345	0.00298	0.00340	0.00940	0.00370	0.00119	0.00683	0.00282	0.00070	0.00531	0.00413	0.00288	0.01307	0.00283	0.00540	0.00424	0.00387	0.00211	0.00100	0.00350	0.00099	-0.00113	0.00154	0.00353	0.00405	0.00423	0.00621	0.00434	0.00318	0.00313	0.00441	0.02152	0.00216
Czech_R	0.00614	0.00393	0.00730	0.00486	0.00324	0.01715	0.00289	0.00440	0.00526	0.01261	0.00487	0	-0.00002	0.00077	0.00212	0.00359	0.00124	0.00397	0.02969	0.00388	0.00135	0.00429	0.00556	0.00409	0.00906	0.00468	0.00503	0.00151	0.00361	0.00887	0.01182	0.00093	0.00463	-0.00000	0.00803	0.00096	0.00647	0.00561	0.00012	0.00135	0.00565	0.00874	0.00599	0.00351	0.00716	0.00201	0.00324	0.00379	0.00785	0.01716	0.00176
Fr_Bretagne	**0.01221**	0.00136	0.00409	-0.00093	0.00491	0.01619	0.00425	0.00022	-0.00001	0.01257	0.00116	-0.00002	0	-0.00328	-0.00195	0.00996	-0.00061	0.00470	0.01978	0.00156	0.00145	0.00267	0.00054	-0.00055	0.00597	0.00282	0.00082	0.00059	0.00285	0.00541	0.01858	-0.00253	0.00166	-0.00020	0.00644	0.00638	0.00035	0.00713	-0.00329	-0.00379	0.00538	0.00468	0.00211	0.00119	0.00666	0.00059	0.00138	0.00039	0.00115	0.01609	0.00032
Fr_Normandie	0.01465	0.00027	0.00197	-0.00313	-0.00216	0.01400	0.00290	-0.00085	-0.00196	0.00381	0.00006	0.00077	-0.00328	0	-0.00141	-0.00089	0.00381	-0.00857	0.01346	-0.00198	-0.00022	0.00808	0.00311	-0.00115	-0.00038	-0.00102	-0.00157	0.00312	-0.00208	0.00264	0.02479	0.00268	0.00018	-0.00307	0.00127	0.00028	-0.00551	0.01028	-0.00478	0.00182	0.00069	0.00752	0.00515	-0.00295	0.00295	0.00479	-0.00116	-0.00532	0.00124	0.01462	0.00090
Fr_Pyrenees	0.01198	0.01026	0.00452	0.00033	0.00845	0.02434	0.00934	0.00753	0.00198	0.00814	0.00125	0.00212	-0.00195	-0.00141	0	0.01152	0.00375	0.00779	0.02885	0.00329	0.00296	0.00730	0.00326	0.00121	0.00756	0.00523	0.00133	0.00798	0.00624	0.00466	0.02260	0.00185	0.00758	0.00248	0.00846	0.00446	-0.00519	0.00807	0.00145	-0.00458	0.00502	0.00549	0.00167	0.00603	0.01185	0.00398	0.00470	0.00158	0.00540	0.02534	0.00143
Fr_Var	**0.02504**	0.00141	0.01036	0.00821	0.00265	0.00242	0.00216	0.00061	0.00448	0.00472	0.00720	0.00359	0.00996	-0.00089	0.01152	0	0.00729	0.00464	0.01825	0.00153	0.00318	0.01425	0.00550	0.00436	0.01015	0.00387	0.00581	0.00481	-0.00005	0.01053	0.02325	0.00829	0.00154	0.00392	0.00302	0.00369	0.01040	0.00959	0.00460	0.01239	0.00255	0.01532	0.00847	0.00212	0.00608	0.00865	0.00245	-0.00068	0.00017	0.00758	0.00678
England	0.00338	0.00368	0.00907	0.00565	0.00677	0.01344	0.00433	0.00363	0.00500	0.01082	0.00477	0.00124	-0.00061	0.00381	0.00375	0.00729	0	0.00898	0.02747	0.00365	0.00291	0.00241	-0.00009	0.00366	0.00949	0.00570	0.00699	0.00169	0.00498	0.01067	0.01369	-0.00171	0.00380	0.00572	0.00500	0.00542	0.00258	0.00460	-0.00161	0.00181	0.00317	0.00548	0.00697	0.00565	0.00706	0.00114	0.00359	0.00516	0.00411	0.02010	0.00317
Estonia	**0.02343**	0.00083	0.00128	0.00029	0.00127	0.01678	0.00018	0.00025	-0.00094	0.00676	0.00186	0.00397	0.00470	-0.00857	0.00779	0.00464	0.00898	0	0.00756	0.00039	0.00372	0.01482	0.00817	0.00223	-0.00285	-0.00521	-0.00140	0.00364	-0.00138	0.00013	0.01729	0.01027	0.00371	0.00049	-0.00136	0.00291	0.00749	0.00924	0.00173	0.00694	0.00188	0.01421	0.00849	-0.00234	0.00382	0.00642	-0.00186	-0.00066	0.00331	0.01540	0.00350
Finland	0.03334	0.01278	0.02512	0.02172	0.02809	0.02214	0.01626	0.01699	0.01863	0.02424	0.02345	0.02969	0.01978	0.01346	0.02885	0.01825	0.02747	0.00756	0	0.02276	0.02716	0.03587	0.02568	0.02480	0.02188	0.01563	0.01806	0.02380	0.01851	0.02049	0.03720	0.01916	0.01717	0.02107	0.01589	0.02977	0.02375	0.01776	0.02472	0.02329	0.01918	0.02493	0.02720	0.01611	0.02220	0.02709	0.01872	0.01844	0.01718	0.01602	0.02786
Germany	**0.01112**	0.00262	0.00797	0.00184	0.00635	0.00964	0.00358	0.00141	0.00163	0.00613	0.00298	0.00388	0.00156	-0.00198	0.00329	0.00153	0.00365	0.00039	0.02276	0	0.00121	0.00926	0.00264	0.00125	0.00587	0.00106	0.00194	0.00179	0.00053	0.00543	0.01087	0.00449	0.00282	0.00167	0.00485	0.00007	0.00331	0.00564	0.00028	0.00345	-0.00026	0.00690	0.00642	0.00103	0.00868	0.00289	0.00087	-0.00014	0.00238	0.01740	0.00037
Hungaria	0.00835	0.00500	0.00840	0.00414	0.00494	0.01371	0.00320	0.00289	0.00327	0.01049	0.00340	0.00135	0.00145	-0.00022	0.00296	0.00318	0.00291	0.00372	0.02716	0.00121	0	0.00727	0.00220	0.00115	0.00628	0.00451	0.00287	0.00230	0.00170	0.00661	0.01577	0.00269	0.00233	-0.00082	0.00753	0.00229	0.00436	0.00669	-0.00005	0.00187	0.00359	0.00849	0.00420	0.00220	0.00859	0.00240	0.00189	0.00140	0.00371	0.01951	0.00071
Iceland	**0.01427**	0.01108	0.01454	0.01078	0.01330	0.02149	0.00842	0.01030	0.01085	0.01837	0.00940	0.00429	0.00267	0.00808	0.00730	0.01425	0.00241	0.01482	0.03587	0.00926	0.00727	0	0.00792	0.00827	0.01239	0.01086	0.01223	0.00639	0.01025	0.01522	0.02174	0.00328	0.01089	0.00746	0.01249	0.00901	0.01194	0.01389	0.00566	0.00568	0.01169	0.01295	0.01147	0.00955	0.01148	0.00516	0.00795	0.01014	0.01182	0.03030	0.00827
Ireland	0.00309	0.00417	0.00971	0.00467	0.00858	0.01054	0.00532	0.00196	0.00358	0.00980	0.00370	0.00556	0.00054	0.00311	0.00326	0.00550	-0.00009	0.00817	0.02568	0.00264	0.00220	0.00792	0	0.00270	0.00846	0.00573	0.00540	0.00359	0.00419	0.00770	0.01398	0.00048	-0.00000	0.00626	0.00257	0.00570	-0.00119	0.00316	-0.00064	0.00154	0.00001	0.00201	0.00566	0.00489	0.00853	0.00282	0.00349	0.00341	0.00198	0.01876	0.00400
Italia	**0.01101**	0.00355	0.00506	0.00260	0.00544	0.01059	0.00467	0.00372	0.00176	0.00689	0.00119	0.00409	-0.00055	-0.00115	0.00121	0.00436	0.00366	0.00223	0.02480	0.00125	0.00115	0.00827	0.00270	0	0.00726	0.00327	0.00124	0.00356	0.00285	0.00313	0.01168	0.00329	0.00428	0.00226	0.00519	0.00058	0.00216	0.00475	0.00141	0.00054	0.00056	0.00618	0.00505	0.00270	0.00790	0.00312	0.00253	0.00158	0.00284	0.02117	0.00119
Latvia	**0.01914**	0.00709	0.01022	0.00643	0.00941	0.01751	0.00582	0.00219	0.00507	0.01296	0.00683	0.00906	0.00597	-0.00038	0.00756	0.01015	0.00949	-0.00285	0.02188	0.00587	0.00628	0.01239	0.00846	0.00726	0	0.00290	0.00526	0.00844	0.00451	0.00700	0.02310	0.00616	0.00656	0.00491	0.00248	0.00931	0.00554	0.01411	0.00112	0.00827	0.00660	0.00873	0.01116	0.00418	0.00943	0.00879	0.00196	0.00402	0.00768	0.02156	0.00720
Lithuania	**0.01530**	0.00245	0.00401	0.00196	0.00519	0.01142	0.00126	0.00153	0.00065	0.00746	0.00282	0.00468	0.00282	-0.00102	0.00523	0.00387	0.00570	-0.00521	0.01563	0.00106	0.00451	0.01086	0.00573	0.00327	0.00290	0	0.00022	0.00253	0.00056	0.00461	0.00966	0.00450	0.00542	0.00449	0.00012	0.00120	0.00491	0.00585	0.00075	0.00486	-0.00011	0.00807	0.00784	0.00082	0.00802	0.00459	0.00018	0.00172	0.00293	0.01384	0.00193
Macedonia	**0.01158**	0.00056	0.00264	0.00170	0.00514	0.01504	0.00354	0.00229	-0.00081	0.00602	0.00070	0.00503	0.00082	-0.00157	0.00133	0.00581	0.00699	-0.00140	0.01806	0.00194	0.00287	0.01223	0.00540	0.00124	0.00526	0.00022	0	0.00500	0.00199	0.00231	0.01511	0.00314	0.00544	0.00232	0.00489	0.00324	0.00194	0.00444	0.00191	-0.00111	0.00189	0.00645	0.00377	0.00240	0.00874	0.00508	0.00194	0.00089	0.00306	0.01715	0.00128
Norway	**0.01346**	0.00264	0.00996	0.00351	0.00785	0.01240	0.00216	0.00176	0.00408	0.01110	0.00531	0.00151	0.00059	0.00312	0.00798	0.00481	0.00169	0.00364	0.02380	0.00179	0.00230	0.00639	0.00359	0.00356	0.00844	0.00253	0.00500	0	0.00179	0.01031	0.01060	0.00133	0.00304	0.00197	0.00795	0.00379	0.00968	0.00639	0.00239	0.00488	0.00279	0.00907	0.00737	0.00173	0.00935	0.00088	0.00121	0.00311	0.00438	0.01664	0.00109
Poland	**0.01197**	0.00000	0.00854	0.00321	0.00493	0.00899	0.00099	-0.00014	0.00205	0.00715	0.00413	0.00361	0.00285	-0.00208	0.00624	-0.00005	0.00498	-0.00138	0.01851	0.00053	0.00170	0.01025	0.00419	0.00285	0.00451	0.00056	0.00199	0.00179	0	0.00591	0.01263	0.00325	0.00153	0.00109	0.00391	0.00228	0.00582	0.00560	0.00127	0.00570	0.00130	0.00847	0.00729	0.00006	0.00612	0.00406	0.00006	-0.00002	0.00271	0.01430	0.00244
Portugal	**0.01731**	0.00593	0.00413	0.00661	0.00867	0.01672	0.00624	0.00780	0.00306	0.00959	0.00288	0.00887	0.00541	0.00264	0.00466	0.01053	0.01067	0.00013	0.02049	0.00543	0.00661	0.01522	0.00770	0.00313	0.00700	0.00461	0.00231	0.01031	0.00591	0	0.01703	0.00935	0.00665	0.00652	0.00495	0.00712	0.00607	0.00322	0.00528	0.00363	0.00395	0.01042	0.00748	0.00583	0.00953	0.00758	0.00439	0.00562	0.00486	0.02575	0.00779
Fr_Bearn	**0.03291**	0.01612	0.01463	0.01389	0.01536	0.02127	0.01478	0.01659	0.01118	0.02237	0.01307	0.01182	0.01858	0.02479	0.02260	0.02325	0.01369	0.01729	0.03720	0.01087	0.01577	0.02174	0.01398	0.01168	0.02310	0.00966	0.01511	0.01060	0.01263	0.01703	0	0.02277	0.01972	0.02426	0.01920	0.01406	0.02535	0.00978	0.02126	0.02169	0.00903	0.02441	0.01901	0.01369	0.01928	0.01012	0.01357	0.01773	0.01171	0.03271	0.01143
Fr_Calvados	**0.00752**	0.00106	0.00530	0.00525	0.00622	0.01316	-0.00059	0.00063	0.00223	0.00864	0.00283	0.00093	-0.00253	0.00268	0.00185	0.00829	-0.00171	0.01027	0.01916	0.00449	0.00269	0.00328	0.00048	0.00329	0.00616	0.00450	0.00314	0.00133	0.00325	0.00935	0.02277	0	0.00294	0.00576	0.00352	0.01373	-0.00156	-0.00189	-0.00359	-0.00020	0.00138	-0.00906	-0.00121	0.00482	0.00625	-0.00029	0.00080	0.00314	0.00138	0.01983	0.00370
Fr_Finistere	0.00867	0.00025	0.01059	0.00534	0.00768	0.01017	0.00167	-0.00051	0.00444	0.01047	0.00540	0.00463	0.00166	0.00018	0.00758	0.00154	0.00380	0.00371	0.01717	0.00282	0.00233	0.01089	-0.00000	0.00428	0.00656	0.00542	0.00544	0.00304	0.00153	0.00665	0.01972	0.00294	0	0.00047	0.00300	0.01028	0.00407	0.00335	0.00119	0.00584	0.00416	0.00645	0.00601	0.00200	0.00572	0.00475	0.00146	0.00175	0.00138	0.01213	0.00628
Fr_Herault	**0.01854**	0.00390	0.00850	0.00352	0.00561	0.02069	0.00202	0.00230	0.00347	0.01113	0.00424	-0.00000	-0.00020	-0.00307	0.00248	0.00392	0.00572	0.00049	0.02107	0.00167	-0.00082	0.00746	0.00626	0.00226	0.00491	0.00449	0.00232	0.00197	0.00109	0.00652	0.02426	0.00576	0.00047	0	0.01207	0.00668	0.00934	0.01044	0.00338	0.00155	0.01078	0.01583	0.00350	0.00007	0.00758	0.00298	0.00071	-0.00061	0.00548	0.01743	0.00116
Fr_Loire_Atlantique	**0.01185**	0.00267	0.00490	0.00526	0.00666	0.00925	0.00390	0.00253	0.00290	0.00957	0.00387	0.00803	0.00644	0.00127	0.00846	0.00302	0.00500	-0.00136	0.01589	0.00485	0.00753	0.01249	0.00257	0.00519	0.00248	0.00012	0.00489	0.00795	0.00391	0.00495	0.01920	0.00352	0.00300	0.01207	0	0.00747	-0.00093	0.00858	-0.00026	0.00830	-0.00245	0.00211	0.01037	0.00481	0.00347	0.00908	0.00261	0.00432	0.00257	0.01822	0.00953
Fr_Maine_et_Loire	**0.02198**	0.00921	0.00617	0.00313	0.00056	0.01615	0.00521	0.00727	0.00170	0.00771	0.00211	0.00096	0.00638	0.00028	0.00446	0.00369	0.00542	0.00291	0.02977	0.00007	0.00229	0.00901	0.00570	0.00058	0.00931	0.00120	0.00324	0.00379	0.00228	0.00712	0.01406	0.01373	0.01028	0.00668	0.00747	0	0.01152	0.01262	0.00564	0.00786	-0.00109	0.01671	0.00983	0.00274	0.00795	0.00479	0.00343	0.00103	0.00311	0.01778	0.00090
Fr_Morbihan	0.00221	0.00581	0.00218	0.00076	0.00640	0.01724	0.01006	0.00324	0.00063	0.00352	0.00100	0.00647	0.00035	-0.00551	-0.00519	0.01040	0.00258	0.00749	0.02375	0.00331	0.00436	0.01194	-0.00119	0.00216	0.00554	0.00491	0.00194	0.00968	0.00582	0.00607	0.02535	-0.00156	0.00407	0.00934	-0.00093	0.01152	0	0.00651	-0.00406	-0.00120	-0.00116	-0.00664	0.00260	0.00730	0.00966	0.00693	0.00516	0.00177	0.00292	0.02338	0.00421
Fr_Rhone	0.00908	0.00285	0.00612	0.00786	0.00750	0.01440	0.00236	0.00598	0.00324	0.00821	0.00350	0.00561	0.00713	0.01028	0.00807	0.00959	0.00460	0.00924	0.01776	0.00564	0.00669	0.01389	0.00316	0.00475	0.01411	0.00585	0.00444	0.00639	0.00560	0.00322	0.00978	-0.00189	0.00335	0.01044	0.00858	0.01262	0.00651	0	0.00448	0.00287	0.00115	-0.00027	0.00263	0.00734	0.00943	0.00338	0.00459	0.00726	0.00122	0.01657	0.00667
Fr_Sarthe	-0.00211	0.00215	0.00360	0.00207	0.00296	0.01503	0.00214	-0.00021	0.00099	0.00546	0.00099	0.00012	-0.00329	-0.00478	0.00145	0.00460	-0.00161	0.00173	0.02472	0.00028	-0.00005	0.00566	-0.00064	0.00141	0.00112	0.00075	0.00191	0.00239	0.00127	0.00528	0.02126	-0.00359	0.00119	0.00338	-0.00026	0.00564	-0.00406	0.00448	0	0.00066	0.00153	-0.00321	0.00334	0.00351	0.00644	0.00305	-0.00069	0.00115	0.00128	0.01950	0.00011
Fr_Somme	0.00385	0.00521	0.00130	0.00208	0.00645	0.02351	0.00578	0.00543	0.00050	0.01039	-0.00113	0.00135	-0.00379	0.00182	-0.00458	0.01239	0.00181	0.00694	0.02329	0.00345	0.00187	0.00568	0.00154	0.00054	0.00827	0.00486	-0.00111	0.00488	0.00570	0.00363	0.02169	-0.00020	0.00584	0.00155	0.00830	0.00786	-0.00120	0.00287	0.00066	0	0.00647	0.00571	-0.00040	0.00475	0.00828	0.00179	0.00403	0.00312	0.00376	0.02377	0.00151
Fr_Vendee	**0.01581**	0.00172	0.00452	0.00158	0.00595	0.00571	0.00382	0.00135	-0.00015	0.00159	0.00154	0.00565	0.00538	0.00069	0.00502	0.00255	0.00317	0.00188	0.01918	-0.00026	0.00359	0.01169	0.00001	0.00056	0.00660	-0.00011	0.00189	0.00279	0.00130	0.00395	0.00903	0.00138	0.00416	0.01078	-0.00245	-0.00109	-0.00116	0.00115	0.00153	0.00647	0	0.00026	0.00724	0.00276	0.00687	0.00341	0.00099	0.00076	-0.00073	0.01817	0.00202
Fr_Vienne	0.00901	0.00856	0.00809	0.00503	0.01073	0.01869	0.00831	0.00253	0.00403	0.00850	0.00353	0.00874	0.00468	0.00752	0.00549	0.01532	0.00548	0.01421	0.02493	0.00690	0.00849	0.01295	0.00201	0.00618	0.00873	0.00807	0.00645	0.00907	0.00847	0.01042	0.02441	-0.00906	0.00645	0.01583	0.00211	0.01671	-0.00664	-0.00027	-0.00321	0.00571	0.00026	0	0.00273	0.00977	0.01270	0.00664	0.00570	0.00569	0.00374	0.02336	0.00758
Romania	**0.00878**	0.00764	0.00811	0.00621	0.00997	0.01933	0.00613	0.00700	0.00490	0.01249	0.00405	0.00599	0.00211	0.00515	0.00167	0.00847	0.00697	0.00849	0.02720	0.00642	0.00420	0.01147	0.00566	0.00505	0.01116	0.00784	0.00377	0.00737	0.00729	0.00748	0.01901	-0.00121	0.00601	0.00350	0.01037	0.00983	0.00260	0.00263	0.00334	-0.00040	0.00724	0.00273	0	0.00778	0.01253	0.00538	0.00618	0.00552	0.00729	0.02373	0.00490
European_Russia	**0.01362**	0.00188	0.00881	0.00214	0.00596	0.01078	0.00172	-0.00004	0.00229	0.00940	0.00423	0.00351	0.00119	-0.00295	0.00603	0.00212	0.00565	-0.00234	0.01611	0.00103	0.00220	0.00955	0.00489	0.00270	0.00418	0.00082	0.00240	0.00173	0.00006	0.00583	0.01369	0.00482	0.00200	0.00007	0.00481	0.00274	0.00730	0.00734	0.00351	0.00475	0.00276	0.00977	0.00778	0	0.00672	0.00403	0.00022	-0.00012	0.00316	0.01273	0.00242
Caucasus_Russia	**0.01314**	0.00269	0.00825	0.01130	0.00362	0.01360	0.00466	0.00682	0.00788	0.01446	0.00621	0.00716	0.00666	0.00295	0.01185	0.00608	0.00706	0.00382	0.02220	0.00868	0.00859	0.01148	0.00853	0.00790	0.00943	0.00802	0.00874	0.00935	0.00612	0.00953	0.01928	0.00625	0.00572	0.00758	0.00347	0.00795	0.00966	0.00943	0.00644	0.00828	0.00687	0.01270	0.01253	0.00672	0	0.01041	0.00640	0.00798	0.00911	0.02379	0.01156
Scotland	**0.00982**	0.00532	0.00929	0.00452	0.00888	0.01335	0.00385	0.00426	0.00412	0.01202	0.00434	0.00201	0.00059	0.00479	0.00398	0.00865	0.00114	0.00642	0.02709	0.00289	0.00240	0.00516	0.00282	0.00312	0.00879	0.00459	0.00508	0.00088	0.00406	0.00758	0.01012	-0.00029	0.00475	0.00298	0.00908	0.00479	0.00693	0.00338	0.00305	0.00179	0.00341	0.00664	0.00538	0.00403	0.01041	0	0.00262	0.00480	0.00484	0.02172	0.00205
Slovakia	**0.01334**	0.00083	0.00705	0.00283	0.00565	0.01028	0.00064	-0.00065	0.00176	0.00735	0.00318	0.00324	0.00138	-0.00116	0.00470	0.00245	0.00359	-0.00186	0.01872	0.00087	0.00189	0.00795	0.00349	0.00253	0.00196	0.00018	0.00194	0.00121	0.00006	0.00439	0.01357	0.00080	0.00146	0.00071	0.00261	0.00343	0.00516	0.00459	-0.00069	0.00403	0.00099	0.00570	0.00618	0.00022	0.00640	0.00262	0	0.00059	0.00277	0.01515	0.00187
Slovenia	**0.01313**	0.00221	0.00886	0.00093	0.00581	0.01154	0.00352	-0.00057	0.00112	0.00519	0.00313	0.00379	0.00039	-0.00532	0.00158	-0.00068	0.00516	-0.00066	0.01844	-0.00014	0.00140	0.01014	0.00341	0.00158	0.00402	0.00172	0.00089	0.00311	-0.00002	0.00562	0.01773	0.00314	0.00175	-0.00061	0.00432	0.00103	0.00177	0.00726	0.00115	0.00312	0.00076	0.00569	0.00552	-0.00012	0.00798	0.00480	0.00059	0	0.00216	0.01250	0.00135
Spain	**0.00941**	0.00113	0.00931	0.00474	0.00764	0.00471	0.00288	0.00096	0.00290	0.00725	0.00441	0.00785	0.00115	0.00124	0.00540	0.00017	0.00411	0.00331	0.01718	0.00238	0.00371	0.01182	0.00198	0.00284	0.00768	0.00293	0.00306	0.00438	0.00271	0.00486	0.01171	0.00138	0.00138	0.00548	0.00257	0.00311	0.00292	0.00122	0.00128	0.00376	-0.00073	0.00374	0.00729	0.00316	0.00911	0.00484	0.00277	0.00216	0	0.01171	0.00476
Sweden	**0.03007**	0.01320	0.02428	0.01717	0.01488	0.02169	0.01307	0.00743	0.01636	0.02442	0.02152	0.01716	0.01609	0.01462	0.02534	0.00758	0.02010	0.01540	0.01602	0.01740	0.01951	0.03030	0.01876	0.02117	0.02156	0.01384	0.01715	0.01664	0.01430	0.02575	0.03271	0.01983	0.01213	0.01743	0.01822	0.01778	0.02338	0.01657	0.01950	0.02377	0.01817	0.02336	0.02373	0.01273	0.02379	0.02172	0.01515	0.01250	0.01171	0	0.01979
Switzerland	**0.01285**	0.00496	0.00696	0.00156	0.00614	0.01621	0.00498	0.00270	0.00175	0.00782	0.00216	0.00176	0.00032	0.00090	0.00143	0.00678	0.00317	0.00350	0.02786	0.00037	0.00071	0.00827	0.00400	0.00119	0.00720	0.00193	0.00128	0.00109	0.00244	0.00779	0.01143	0.00370	0.00628	0.00116	0.00953	0.00090	0.00421	0.00667	0.00011	0.00151	0.00202	0.00758	0.00490	0.00242	0.01156	0.00205	0.00187	0.00135	0.00476	0.01979	0

	UN	Albania	Armenia	Austria	Azerbaidjan	Basque	Belarus	Bosnia	Bulgaria	Corsica	Greece	Czech_R	Fr_Bretagne	Fr_Normandie	Fr_Pyrenees	Fr_Var	England	Estonia	Finland	Germany	Hungaria	Iceland	Ireland	Italia	Latvia	Lithuania	Macedonia	Norway	Poland	Portugal	Fr_Bearn	Fr_Calvados	Fr_Finistere	Fr_Herault	Fr_Loire_Atlantique	Fr_Maine_et_Loire	Fr_Morbihan	Fr_Rhone	Fr_Sarthe	Fr_Somme	Fr_Vendee	Fr_Vienne	Romania	European_Russia	Caucasus_Russia	Scotland	Slovakia	Slovenia	Spain	Sweden	Switzerland
UN	*
Albania	0.04785+-0.0064	*
Armenia	0.01074+-0.0036	0.01855+-0.0048	*
Austria	0.02246+-0.0047	0.03809+-0.0053	0.00000+-0.0000	*
Azerbaidjan	0.02344+-0.0057	0.04883+-0.0071	0.02441+-0.0047	0.00684+-0.0023	*
Basque	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Belarus	0.01660+-0.0042	0.39355+-0.0150	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03027+-0.0054	0.00000+-0.0000	*
Bosnia	0.02344+-0.0044	0.72852+-0.0160	0.00000+-0.0000	0.09375+-0.0100	0.04688+-0.0061	0.00195+-0.0014	0.11328+-0.0111	*
Bulgaria	0.02148+-0.0047	0.27441+-0.0178	0.00000+-0.0000	0.01465+-0.0031	0.01465+-0.0042	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.07910+-0.0070	*
Corsica	0.00293+-0.0016	0.04004+-0.0047	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	*
Greece	0.03809+-0.0054	0.05176+-0.0069	0.01562+-0.0044	0.00293+-0.0016	0.01172+-0.0036	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.01270+-0.0042	0.01270+-0.0034	0.00000+-0.0000	*
Czech_R	0.15723+-0.0106	0.07324+-0.0075	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.09277+-0.0111	0.00000+-0.0000	0.01270+-0.0031	0.01660+-0.0048	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Fr_Bretagne	0.04980+-0.0067	0.31348+-0.0120	0.08984+-0.0080	0.55176+-0.0158	0.10059+-0.0077	0.00195+-0.0014	0.09668+-0.0089	0.40234+-0.0153	0.41406+-0.0154	0.00293+-0.0016	0.27832+-0.0131	0.40625+-0.0171	*
Fr_Normandie	0.06934+-0.0091	0.40918+-0.0183	0.24805+-0.0118	0.68066+-0.0163	0.61426+-0.0141	0.01367+-0.0039	0.22754+-0.0129	0.49707+-0.0145	0.67480+-0.0131	0.18750+-0.0127	0.40234+-0.0144	0.31934+-0.0165	0.62891+-0.0138	*
Fr_Pyrenees	0.06348+-0.0059	0.01367+-0.0037	0.05957+-0.0071	0.37109+-0.0138	0.02051+-0.0043	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0023	0.03613+-0.0057	0.16602+-0.0111	0.02734+-0.0055	0.24707+-0.0129	0.23047+-0.0107	0.58398+-0.0143	0.50781+-0.0137	*
Fr_Var	0.02051+-0.0045	0.34668+-0.0137	0.01367+-0.0039	0.06445+-0.0061	0.25098+-0.0169	0.25391+-0.0119	0.25977+-0.0150	0.39746+-0.0171	0.14648+-0.0131	0.17383+-0.0115	0.06836+-0.0087	0.21191+-0.0129	0.08398+-0.0085	0.50781+-0.0159	0.06836+-0.0093	*
England	0.24316+-0.0142	0.11621+-0.0095	0.00000+-0.0000	0.01270+-0.0044	0.02637+-0.0054	0.00000+-0.0000	0.04492+-0.0071	0.10059+-0.0089	0.01465+-0.0039	0.00195+-0.0014	0.01270+-0.0034	0.22852+-0.0143	0.47754+-0.0175	0.20020+-0.0119	0.15820+-0.0099	0.09277+-0.0106	*
Estonia	0.00391+-0.0019	0.35059+-0.0127	0.31250+-0.0144	0.37109+-0.0160	0.34082+-0.0168	0.00391+-0.0023	0.42676+-0.0137	0.39355+-0.0134	0.53125+-0.0144	0.07129+-0.0076	0.22363+-0.0131	0.20312+-0.0133	0.20898+-0.0110	0.93262+-0.0080	0.08398+-0.0094	0.20801+-0.0132	0.05762+-0.0077	*
Finland	0.20996+-0.0111	0.02148+-0.0040	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.15918+-0.0127	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0022	0.00586+-0.0026	0.31836+-0.0169	0.58691+-0.0193	0.13379+-0.0114	0.23340+-0.0144	0.01172+-0.0030	0.33398+-0.0158	0.00000+-0.0000
Germany	0.02637+-0.0031	0.08691+-0.0091	0.00000+-0.0000	0.00488+-0.0020	0.00977+-0.0033	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.12012+-0.0080	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.22168+-0.0117	0.63672+-0.0182	0.07617+-0.0086	0.30078+-0.0140	0.03711+-0.0057	0.37207+-0.0113	0.00000+-0.0000	*
Hungaria	0.05957+-0.0070	0.02344+-0.0050	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.02344+-0.0048	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.04590+-0.0063	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.08691+-0.0078	0.25488+-0.0133	0.46289+-0.0151	0.11816+-0.0099	0.23828+-0.0121	0.08594+-0.0098	0.13867+-0.0120	0.00000+-0.0000	0.03418+-0.0064	*
Iceland	0.01660+-0.0034	0.00488+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.17773+-0.0132	0.07715+-0.0077	0.02832+-0.0049	0.01465+-0.0034	0.13477+-0.0102	0.01074+-0.0039	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Ireland	0.23242+-0.0172	0.05957+-0.0075	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.10449+-0.0078	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00195+-0.0020	0.37109+-0.0126	0.21973+-0.0112	0.11328+-0.0091	0.12012+-0.0096	0.43652+-0.0148	0.04297+-0.0073	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.02441+-0.0045	0.00000+-0.0000	*
Italia	0.01562+-0.0042	0.04004+-0.0062	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00781+-0.0024	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00684+-0.0027	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.50391+-0.0171	0.53223+-0.0199	0.27832+-0.0107	0.13867+-0.0121	0.03613+-0.0062	0.17969+-0.0114	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.02148+-0.0045	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	*
Latvia	0.00488+-0.0020	0.01367+-0.0031	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.09277+-0.0067	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.05762+-0.0085	0.43359+-0.0123	0.03027+-0.0047	0.04004+-0.0066	0.00195+-0.0014	0.77148+-0.0103	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Lithuania	0.00293+-0.0016	0.15527+-0.0106	0.00977+-0.0033	0.06348+-0.0075	0.02930+-0.0048	0.00000+-0.0000	0.15918+-0.0099	0.18066+-0.0124	0.19629+-0.0121	0.00781+-0.0028	0.01367+-0.0034	0.00977+-0.0033	0.20605+-0.0128	0.50684+-0.0154	0.05957+-0.0070	0.17578+-0.0107	0.01953+-0.0036	0.94238+-0.0083	0.00000+-0.0000	0.11816+-0.0098	0.00684+-0.0027	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00488+-0.0020	0.04297+-0.0064	*
Macedonia	0.03320+-0.0049	0.34375+-0.0189	0.02539+-0.0049	0.07031+-0.0082	0.02637+-0.0050	0.00000+-0.0000	0.01270+-0.0034	0.10254+-0.0078	0.89844+-0.0100	0.00098+-0.0010	0.16504+-0.0129	0.00098+-0.0010	0.33203+-0.0148	0.58984+-0.0164	0.23633+-0.0135	0.09082+-0.0089	0.01172+-0.0041	0.60254+-0.0146	0.00000+-0.0000	0.02539+-0.0040	0.01562+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.06152+-0.0084	0.00195+-0.0014	0.39551+-0.0147	*
Norway	0.01465+-0.0031	0.11719+-0.0090	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00488+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.02734+-0.0043	0.11914+-0.0099	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.07324+-0.0073	0.34082+-0.0177	0.20312+-0.0097	0.01562+-0.0037	0.15430+-0.0099	0.17676+-0.0120	0.14844+-0.0127	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.01855+-0.0044	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0022	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03223+-0.0064	0.00293+-0.0016	*
Poland	0.01855+-0.0041	0.43848+-0.0120	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.02344+-0.0050	0.00000+-0.0000	0.08594+-0.0070	0.49121+-0.0170	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.15625+-0.0114	0.65137+-0.0138	0.01758+-0.0046	0.42773+-0.0169	0.00781+-0.0034	0.61816+-0.0171	0.00000+-0.0000	0.05859+-0.0082	0.01562+-0.0037	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.24707+-0.0122	0.01660+-0.0042	0.01367+-0.0031	*
Portugal	0.00586+-0.0030	0.02637+-0.0050	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.06250+-0.0099	0.23438+-0.0142	0.06543+-0.0069	0.03418+-0.0054	0.00098+-0.0010	0.41406+-0.0120	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00684+-0.0023	0.04883+-0.0070	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Fr_Bearn	0.00293+-0.0016	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0020	0.00879+-0.0032	0.00195+-0.0014	0.00098+-0.0010	0.00488+-0.0020	0.00293+-0.0022	0.01562+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.01172+-0.0033	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Fr_Calvados	0.17188+-0.0118	0.35645+-0.0129	0.07715+-0.0077	0.09277+-0.0111	0.07812+-0.0077	0.01074+-0.0030	0.49219+-0.0152	0.36426+-0.0162	0.23145+-0.0139	0.05371+-0.0077	0.16309+-0.0116	0.31152+-0.0142	0.61035+-0.0154	0.28516+-0.0138	0.31348+-0.0110	0.13770+-0.0117	0.57812+-0.0140	0.07129+-0.0087	0.00586+-0.0022	0.11133+-0.0096	0.22852+-0.0150	0.18457+-0.0093	0.35449+-0.0154	0.15137+-0.0103	0.08789+-0.0086	0.11328+-0.0095	0.17285+-0.0102	0.27832+-0.0161	0.16602+-0.0114	0.03320+-0.0062	0.00293+-0.0016	*
Fr_Finistere	0.07715+-0.0078	0.39746+-0.0192	0.00000+-0.0000	0.00977+-0.0033	0.00781+-0.0024	0.00000+-0.0000	0.16016+-0.0121	0.49805+-0.0135	0.00684+-0.0030	0.00098+-0.0010	0.00586+-0.0022	0.01465+-0.0034	0.28613+-0.0138	0.41797+-0.0162	0.03711+-0.0054	0.34766+-0.0132	0.09570+-0.0070	0.17871+-0.0106	0.00000+-0.0000	0.04688+-0.0067	0.10742+-0.0111	0.00098+-0.0010	0.42773+-0.0155	0.01074+-0.0033	0.01074+-0.0026	0.02051+-0.0041	0.00586+-0.0026	0.05859+-0.0079	0.12598+-0.0120	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.24512+-0.0144	*
Fr_Herault	0.02246+-0.0042	0.12793+-0.0094	0.00293+-0.0016	0.06641+-0.0072	0.04980+-0.0064	0.00000+-0.0000	0.16504+-0.0097	0.17480+-0.0117	0.04297+-0.0054	0.00195+-0.0014	0.04102+-0.0057	0.48730+-0.0185	0.43750+-0.0197	0.64258+-0.0159	0.25000+-0.0136	0.23926+-0.0142	0.05762+-0.0066	0.37305+-0.0162	0.00000+-0.0000	0.15625+-0.0101	0.60059+-0.0182	0.01953+-0.0043	0.01758+-0.0044	0.09570+-0.0070	0.05469+-0.0062	0.06836+-0.0083	0.17578+-0.0133	0.15820+-0.0122	0.23828+-0.0116	0.01562+-0.0042	0.00098+-0.0010	0.11133+-0.0107	0.39062+-0.0179	*
Fr_Loire_Atlantique	0.03711+-0.0056	0.18848+-0.0143	0.03027+-0.0066	0.02832+-0.0058	0.02734+-0.0055	0.01562+-0.0042	0.07324+-0.0088	0.17578+-0.0113	0.08008+-0.0075	0.00977+-0.0026	0.04980+-0.0071	0.01660+-0.0044	0.08203+-0.0090	0.33691+-0.0119	0.04395+-0.0074	0.25684+-0.0145	0.07812+-0.0075	0.53711+-0.0172	0.00098+-0.0010	0.03320+-0.0053	0.01172+-0.0033	0.00000+-0.0000	0.13867+-0.0117	0.02539+-0.0053	0.17090+-0.0122	0.43164+-0.0126	0.03711+-0.0046	0.00684+-0.0027	0.04492+-0.0064	0.03711+-0.0057	0.00000+-0.0000	0.19922+-0.0101	0.15039+-0.0093	0.01465+-0.0037	*
Fr_Maine_et_Loire	0.01172+-0.0036	0.02637+-0.0046	0.03223+-0.0067	0.16016+-0.0111	0.38379+-0.0178	0.00195+-0.0014	0.07324+-0.0084	0.05176+-0.0053	0.22949+-0.0129	0.03711+-0.0057	0.19434+-0.0151	0.32617+-0.0185	0.11133+-0.0087	0.39844+-0.0155	0.19238+-0.0107	0.23047+-0.0112	0.10156+-0.0085	0.26172+-0.0159	0.00000+-0.0000	0.38477+-0.0159	0.22363+-0.0090	0.03223+-0.0067	0.06348+-0.0068	0.35254+-0.0152	0.02344+-0.0039	0.32812+-0.0154	0.17480+-0.0094	0.13672+-0.0097	0.19727+-0.0120	0.04199+-0.0062	0.01855+-0.0048	0.04004+-0.0047	0.02441+-0.0043	0.08203+-0.0105	0.06445+-0.0094	*
Fr_Morbihan	0.31348+-0.0145	0.11914+-0.0091	0.23926+-0.0159	0.36426+-0.0119	0.08008+-0.0101	0.00586+-0.0026	0.02051+-0.0041	0.21191+-0.0118	0.34766+-0.0191	0.20703+-0.0118	0.33691+-0.0143	0.14648+-0.0160	0.40625+-0.0166	0.73730+-0.0130	0.75293+-0.0127	0.11523+-0.0096	0.25488+-0.0152	0.13672+-0.0103	0.00000+-0.0000	0.14844+-0.0120	0.14844+-0.0088	0.03027+-0.0049	0.51172+-0.0154	0.22363+-0.0121	0.11230+-0.0097	0.13574+-0.0106	0.27930+-0.0158	0.03809+-0.0051	0.08203+-0.0088	0.09766+-0.0071	0.00488+-0.0020	0.54004+-0.0157	0.20703+-0.0127	0.08496+-0.0082	0.53809+-0.0172	0.06250+-0.0084	*
Fr_Rhone	0.11035+-0.0106	0.22852+-0.0140	0.06055+-0.0098	0.03418+-0.0056	0.03809+-0.0054	0.00488+-0.0020	0.20801+-0.0138	0.08398+-0.0079	0.14551+-0.0122	0.05273+-0.0076	0.11816+-0.0094	0.16211+-0.0126	0.10449+-0.0085	0.06445+-0.0078	0.08008+-0.0070	0.10059+-0.0106	0.15527+-0.0125	0.08789+-0.0087	0.00781+-0.0028	0.07227+-0.0084	0.05273+-0.0058	0.01074+-0.0030	0.16016+-0.0112	0.08594+-0.0084	0.00391+-0.0019	0.07227+-0.0085	0.12988+-0.0089	0.07227+-0.0074	0.06934+-0.0072	0.18848+-0.0118	0.06152+-0.0074	0.59277+-0.0153	0.21973+-0.0143	0.03613+-0.0060	0.04199+-0.0057	0.03906+-0.0062	0.16016+-0.0082	*
Fr_Sarthe	0.49609+-0.0153	0.27344+-0.0115	0.18066+-0.0131	0.28418+-0.0140	0.22656+-0.0129	0.01660+-0.0037	0.31055+-0.0170	0.43750+-0.0171	0.32324+-0.0157	0.15234+-0.0098	0.32129+-0.0137	0.35352+-0.0154	0.63770+-0.0173	0.71680+-0.0130	0.36328+-0.0154	0.23535+-0.0140	0.55566+-0.0115	0.35938+-0.0154	0.00195+-0.0014	0.38574+-0.0133	0.42773+-0.0152	0.13086+-0.0141	0.48633+-0.0135	0.26465+-0.0162	0.33008+-0.0150	0.40039+-0.0167	0.27930+-0.0162	0.25293+-0.0152	0.30469+-0.0134	0.14551+-0.0102	0.00781+-0.0024	0.63477+-0.0183	0.35254+-0.0190	0.23926+-0.0161	0.44629+-0.0204	0.20312+-0.0108	0.68848+-0.0183	0.22559+-0.0140	*
Fr_Somme	0.24805+-0.0139	0.07617+-0.0074	0.23242+-0.0118	0.16699+-0.0108	0.04785+-0.0058	0.00000+-0.0000	0.02246+-0.0042	0.05859+-0.0072	0.36133+-0.0156	0.01074+-0.0033	0.67090+-0.0166	0.27930+-0.0140	0.75781+-0.0126	0.29785+-0.0129	0.83301+-0.0093	0.04590+-0.0063	0.25195+-0.0113	0.11230+-0.0102	0.00000+-0.0000	0.06836+-0.0083	0.20410+-0.0128	0.03516+-0.0053	0.23242+-0.0118	0.29980+-0.0139	0.01172+-0.0030	0.06934+-0.0089	0.62793+-0.0186	0.04785+-0.0074	0.02148+-0.0040	0.09082+-0.0088	0.00000+-0.0000	0.43164+-0.0142	0.04395+-0.0059	0.30664+-0.0175	0.03906+-0.0043	0.08789+-0.0081	0.50879+-0.0135	0.24316+-0.0113	0.40332+-0.0130	*
Fr_Vendee	0.02539+-0.0042	0.24512+-0.0135	0.03711+-0.0062	0.21582+-0.0123	0.03027+-0.0053	0.04004+-0.0053	0.07910+-0.0091	0.26367+-0.0136	0.46582+-0.0153	0.24512+-0.0097	0.19434+-0.0116	0.03711+-0.0061	0.10742+-0.0081	0.40625+-0.0163	0.14258+-0.0127	0.27832+-0.0114	0.17188+-0.0131	0.31543+-0.0135	0.00000+-0.0000	0.50000+-0.0165	0.08301+-0.0101	0.00488+-0.0020	0.43066+-0.0133	0.33984+-0.0163	0.02051+-0.0041	0.43164+-0.0153	0.21484+-0.0168	0.11230+-0.0100	0.23242+-0.0124	0.07520+-0.0073	0.02637+-0.0052	0.34766+-0.0122	0.11719+-0.0100	0.02148+-0.0045	0.75391+-0.0114	0.48926+-0.0166	0.52051+-0.0175	0.37207+-0.0131	0.32715+-0.0119	0.07422+-0.0092	*
Fr_Vienne	0.13867+-0.0110	0.04102+-0.0050	0.02637+-0.0050	0.11426+-0.0078	0.01953+-0.0048	0.00195+-0.0014	0.03320+-0.0062	0.24512+-0.0134	0.11621+-0.0096	0.06250+-0.0079	0.13281+-0.0113	0.09277+-0.0072	0.19727+-0.0094	0.14844+-0.0100	0.16309+-0.0120	0.04102+-0.0057	0.12793+-0.0101	0.02930+-0.0052	0.00000+-0.0000	0.04199+-0.0059	0.03320+-0.0059	0.02051+-0.0038	0.27148+-0.0127	0.05762+-0.0086	0.04102+-0.0052	0.05664+-0.0084	0.07617+-0.0081	0.03711+-0.0067	0.03320+-0.0045	0.02441+-0.0043	0.00586+-0.0022	0.91992+-0.0098	0.07324+-0.0102	0.01465+-0.0039	0.31543+-0.0167	0.02441+-0.0055	0.82227+-0.0114	0.43262+-0.0165	0.61328+-0.0133	0.14844+-0.0107	0.43262+-0.0133	*
Romania	0.05078+-0.0076	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.21289+-0.0137	0.10254+-0.0115	0.21875+-0.0141	0.05078+-0.0079	0.00195+-0.0014	0.02637+-0.0064	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00684+-0.0027	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.58105+-0.0178	0.00977+-0.0026	0.06543+-0.0083	0.00098+-0.0010	0.00781+-0.0028	0.22754+-0.0140	0.20215+-0.0131	0.18359+-0.0108	0.50977+-0.0168	0.01074+-0.0033	0.19531+-0.0153	*
European_Russia	0.01660+-0.0037	0.15820+-0.0139	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.02051+-0.0045	0.00000+-0.0000	0.03906+-0.0077	0.42969+-0.0151	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.26758+-0.0143	0.74902+-0.0145	0.02246+-0.0040	0.27539+-0.0162	0.00781+-0.0028	0.73535+-0.0108	0.00000+-0.0000	0.02734+-0.0053	0.01270+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.21582+-0.0134	0.01855+-0.0041	0.01660+-0.0034	0.38867+-0.0162	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.10938+-0.0102	0.11328+-0.0083	0.40137+-0.0144	0.04102+-0.0062	0.17480+-0.0124	0.07031+-0.0085	0.04102+-0.0057	0.18066+-0.0118	0.03223+-0.0066	0.10645+-0.0086	0.02051+-0.0038	0.00000+-0.0000	*
Caucasus_Russia	0.00977+-0.0033	0.08887+-0.0107	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.06055+-0.0061	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.02344+-0.0048	0.20410+-0.0112	0.00000+-0.0000	0.07715+-0.0084	0.00293+-0.0016	0.11816+-0.0090	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.000		0 0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.05762+-0.0072	0.00391+-0.0019	0.00293+-0.0016	0.07422+-0.0075	0.01562+-0.0042	0.00977+-0.0029	0.01465+-0.0034	0.08301+-0.0097	0.00488+-0.0020	0.00781+-0.0028	0.00586+-0.0022	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Scotland	0.04980+-0.0068	0.01953+-0.0048	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.000		0 0.00879+-0.0029	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.01855+-0.0041	0.34082+-0.0145	0.13086+-0.0101	0.05957+-0.0081	0.03711+-0.0044	0.22266+-0.0125	0.05371+-0.0065	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.07129+-0.0070	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.42969+-0.0120	0.01270+-0.0034	0.07715+-0.0088	0.00293+-0.0016	0.07910+-0.0086	0.07227+-0.0092	0.16602+-0.0128	0.21680+-0.0116	0.18262+-0.0121	0.06641+-0.0100	0.05273+-0.0063	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Slovakia	0.00879+-0.0029	0.26855+-0.0135	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.01367+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.19043+-0.0139	0.63477+-0.0166	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.27539+-0.0124	0.57031+-0.0157	0.05371+-0.0067	0.24707+-0.0120	0.03516+-0.0061	0.65137+-0.0148	0.00000+-0.0000	0.03516+-0.0055	0.01367+-0.0037	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.02344+-0.0056	0.35352+-0.0177	0.02637+-0.0050	0.04590+-0.0063	0.38184+-0.0132	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.36914+-0.0162	0.15430+-0.0123	0.31152+-0.0153	0.11230+-0.0111	0.13867+-0.0097	0.09277+-0.0073	0.08887+-0.0084	0.45996+-0.0154	0.04980+-0.0067	0.26562+-0.0159	0.07031+-0.0090	0.00000+-0.0000	0.29883+-0.0133	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*
Slovenia	0.02637+-0.0050	0.14941+-0.0096	0.00000+-0.0000	0.18164+-0.0126	0.01270+-0.0031	0.00000+-0.0000	0.01270+-0.0034	0.54980+-0.0145	0.06641+-0.0081	0.01074+-0.0039	0.00195+-0.0014	0.01465+-0.0044	0.38379+-0.0179	0.92090+-0.0079	0.24512+-0.0124	0.49023+-0.0152	0.03223+-0.0044	0.48340+-0.0158	0.00000+-0.0000	0.46973+-0.0175	0.08008+-0.0089	0.00000+-0.0000	0.01953+-0.0039	0.03223+-0.0044	0.00977+-0.0033	0.12598+-0.0107	0.20410+-0.0128	0.01074+-0.0030	0.42285+-0.0148	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.20117+-0.0148	0.15918+-0.0085	0.54004+-0.0179	0.05957+-0.0062	0.29980+-0.0119	0.29102+-0.0119	0.05371+-0.0075	0.32422+-0.0174	0.11914+-0.0090	0.30176+-0.0133	0.11914+-0.0091	0.00000+-0.0000	0.50391+-0.0178	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.20117+-0.0130	*
Spain	0.03906+-0.0068	0.22754+-0.0152	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.19434+-0.0090	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.29395+-0.0145	0.28125+-0.0130	0.02637+-0.0050	0.42969+-0.0165	0.01855+-0.0041	0.15234+-0.0123	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00879+-0.0025	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00977+-0.0033	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.27637+-0.0135	0.14648+-0.0123	0.01074+-0.0036	0.09180+-0.0064	0.13965+-0.0105	0.17090+-0.0141	0.31836+-0.0182	0.29688+-0.0115	0.04199+-0.0046	0.60059+-0.0127	0.12695+-0.0096	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0031	*
Sweden	0.00195+-0.0014	0.01172+-0.0036	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0026	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.04102+-0.0065	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00977+-0.0038	0.03223+-0.0064	0.00000+-0.0000	0.12695+-0.0088	0.00000+-0.0000	0.02246+-0.0051	0.00293+-0.0016	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.00684+-0.0027	0.00293+-0.0016	0.00391+-0.0019	0.00781+-0.0024	0.00488+-0.0020	0.00879+-0.0025	0.01660+-0.0039	0.00098+-0.0010	0.00195+-0.0014	0.00488+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00195+-0.0014	0.00391+-0.0019	0.00098+-0.0010	*
Switzerland	0.02344+-0.0048	0.04004+-0.0049	0.00000+-0.0000	0.07812+-0.0089	0.01758+-0.0046	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.07617+-0.0089	0.03125+-0.0052	0.00195+-0.0014	0.02344+-0.0039	0.07227+-0.0080	0.38281+-0.0187	0.36816+-0.0142	0.25879+-0.0144	0.08398+-0.0103	0.08496+-0.0085	0.15625+-0.0123	0.00000+-0.0000	0.27832+-0.0143	0.23242+-0.0158	0.00000+-0.0000	0.00488+-0.0020	0.06543+-0.0069	0.00000+-0.0000	0.11035+-0.0091	0.16113+-0.0113	0.15723+-0.0113	0.01270+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.16797+-0.0102	0.00977+-0.0029	0.25586+-0.0129	0.00391+-0.0019	0.32812+-0.0123	0.15332+-0.0122	0.07031+-0.0084	0.41016+-0.0126	0.23730+-0.0161	0.18652+-0.0098	0.07129+-0.0071	0.00195+-0.0014	0.01855+-0.0048	0.00000+-0.0000	0.02539+-0.0049	0.05371+-0.0067	0.14844+-0.0103	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*

I.12. Haplotypes partagés avec les populations modernes

	HG	Ht	Hap_n	Urville	Bearn	Bretagne	Calvados	Corse	Finistere	Herault	Loire-Atlantiq	Maine et Loire	Morbihan	Normandie	Pyrenees	Rhone	Sarthe	Somme	Var	Vendee	Vienne	Albania	Armenia	Austria	Azerbaidjan	Basque	Belarus	Bosnia	Bulgaria	Czech Republi	Britain	Estonia	Finland	Germany	Greece	Hungaria	Iceland	Irland	Italia	Latvia	Lithuania	Macedonia	Norway	Poland	Portugal	Romania	Russia	Russia Caucas	Scotland	Slovakia	Slovenia	Spain	Sweden	Switzerland	Total
Non informative haplotypes	J1	16069-16126	Hap_1	3	2	3	2	2	7	3	0	2	1	0	2	1	0	5	0	3	3	2	0	12	0	2	2	1	18	4	6	2	10	36	7	19	20	16	29	9	5	3	21	17	5	20	12	5	85	21	12	33	2	6	**481**
	V	16298	Hap_3	2	3	1	2	5	2	0	3	2	0	0	1	1	0	0	4	4	2	0	0	2	2	14	9	6	18	4	2	1	10	24	8	11	1	11	21	4	4	5	8	23	2	11	14	0	22	12	6	59	12	8	**366**
	H	CRS	Hap_5	6	22	11	8	30	16	15	11	11	7	2	7	7	6	6	8	22	7	14	22	63	3	48	32	20	144	38	12	4	68	143	86	43	42	55	290	41	26	28	78	136	66	28	66	39	243	75	34	276	4	32	**2501**
	K	16224-16311	Hap_20	1	0	4	4	2	4	3	1	0	3	2	5	1	2	3	0	2	6	2	8	10	1	3	5	5	25	5	1	1	19	20	17	9	17	14	42	7	2	4	9	11	7	41	8	0	48	6	6	27	1	5	**429**
Informative haplotypes	H	16093-16129	Hap_4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	**10**
	U5a1g1	16192-16270-16293-16399	Hap_2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**3**
	H5	16304	Hap_6	1	2	1	2	0	4	2	0	0	0	1	1	1	2	2	2	1	0	1	2	4	1	8	5	5	30	5	2	2	6	23	15	6	2	2	25	15	0	5	8	20	7	11	9	1	28	16	12	17	0	4	**319**
	H2a2b	16235-16291	Hap_7	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	2	0	1	5	0	0	**20**
	I	16129-16223-16391	Hap_8	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	10	1	0	9	6	7	0	0	0	4	5	1	0	0	7	44	0	1	2	0	0	**109**
	T	16126-16186-16294	Hap_10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2**
	K1b1a	16093-16224-16311-16319	Hap_11	4	0	0	0	2	2	1	0	1	1	1	0	1	1	4	0	1	0	0	2	3	1	1	1	0	10	3	0	0	2	7	9	6	0	3	20	0	0	2	1	6	2	4	1	2	11	3	2	24	0	2	**147**
	H11	16293-16311	Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0	0	2	8	5	0	1	0	4	0	2	0	0	4	0	0	1	1	8	1	0	0	0	8	5	0	0	0	2	**59**
	T1a	16126-16163-16186-16294	Hap_13	1	3	2	0	0	1	1	1	1	2	0	4	0	0	4	0	0	0	0	4	13	2	0	0	1	34	6	1	1	8	10	5	1	2	4	11	4	1	10	5	12	2	10	7	1	18	4	1	12	1	4	**215**
	U4	16356	Hap_15	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	4	5	13	0	1	2	2	5	8	1	7	2	6	11	2	4	4	7	3	5	7	5	15	15	1	12	0	0	**157**
	U5	16192-16256-16291-16399	Hap_16	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2**
	H	16093	Hap_17	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	4	1	3	3	0	1	5	0	0	0	9	3	2	8	2	9	5	1	0	0	6	1	1	6	2	17	3	2	12	0	2	**114**
	H6/8	16362	Hap_18	2	2	1	0	0	3	0	0	1	0	0	2	0	0	1	2	0	1	0	0	5	0	3	7	0	19	2	2	1	2	16	6	2	2	3	12	3	5	4	6	11	4	5	12	1	14	13	7	20	1	2	**205**
	T2	16126-16294-16296-16301	Hap_19	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	6	0	5	0	0	4	0	2	1	0	11	6	3	0	1	15	2	0	0	2	5	0	3	6	6	4	8	1	6	0	4	**110**
	K1a1b1a	16093-16136-16224-16234-16311	Hap_21	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
	K1a	16093-16172-16224-16311	Hap_9	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**2**
	H	16086-16223	Hap_14	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
	U5a1g1	16069-16256-16270	Hap_22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**
			N Ind Tot	**37**	**81**	**58**	**46**	**152**	**120**	**85**	**75**	**54**	**41**	**38**	**69**	**46**	**36**	**79**	**37**	**80**	**44**	**84**	**233**	**371**	**87**	**211**	**260**	**137**	**1308**	**245**	**96**	**48**	**603**	**1028**	**667**	**377**	**430**	**298**	**1629**	**299**	**180**	**230**	**397**	**804**	**299**	**441**	**527**	**300**	**1675**	**565**	**231**	**1565**	**60**	**227**	**17090**
			N Ind Ht		34	23	18	43	43	25	18	20	14	7	25	14	15	27	17	34	20	21	43	129	13	89	69	45	324	78	30	16	128	319	173	105	110	120	493	101	46	66	147	268	103	139	148	70	561	181	86	507	21	71	
			N Ht inf		7	4	2	4	14	4	3	5	3	3	10	4	7	13	5	3	2	3	13	42	7	22	21	13	119	27	9	8	21	96	55	23	30	24	111	40	9	26	31	81	23	39	48	26	163	67	28	112	2	20	
			% inf/total		8,642	6,897	4,348	2,632	11,67	4,706	4	9,259	7,317	7,895	14,49	8,696	19,44	16,46	13,51	3,75	4,545	3,571	5,579	11,32	8,046	10,43	8,077	9,489	9,097859	11	9,375	16,67	3,483	9,3385	8,246	6,101	6,977	8,054	6,814	13,38	5	11,3	7,809	10,07	7,692	8,844	9,108	8,667	9,73134	11,86	12,12	7,15655	3,333	8,811	
			% Ht part		42	39,66	39,13	28,29	35,83	29,41	24	37	34,15	18,42	36,23	30,43	41,67	34,18	45,95	42,5	45,45	25	18,45	34,77	14,94	42,18	26,54	32,85	24,77064	31,84	31,25	33,33	21,23	31,031	25,94	27,85	25,58	40,27	30,264	33,78	25,56	28,7	37	33,33	34,45	31,52	28,08	23,33	33,4925	32	37,23	32,3962	35	31,28	
			% Ht non inf		33,33	32,76	34,78	25,66	24,17	24,71	20	27,78	26,83	10,53	21,74	21,74	22,22	17,72	32,43	38,75	40,91	21,43	12,88	23,45	6,897	31,75	18,46	23,36	15,67278	20,82	21,88	16,67	17,74	21,693	17,69	21,75	18,6	32,21	23,45	20,4	20,56	17,39	29,22	23,26	26,76	22,68	19	14,67	23,7612	20,18	25,11	25,2396	31,67	22,47	
			Ht non inf		27	19	16	39	29	21	15	15	11	4	15	10	8	14	12	31	18	18	30	87	6	67	48	32	205	51	21	8	107	223	118	82	80	96	382	61	37	40	116	187	80	100	100	44	398	114	58	395	19	51	

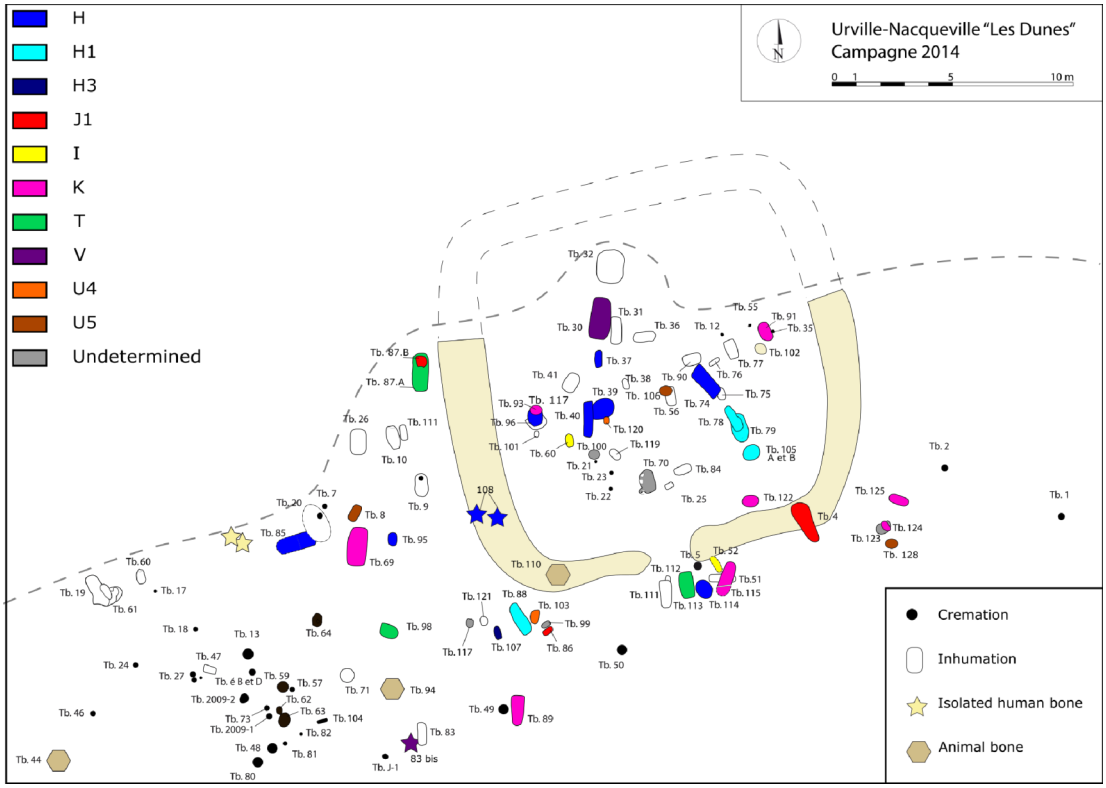
I.13. Carte de répartition des principaux complexes culturels en Europe à l'âge du Bronze et à l'âge du Fer



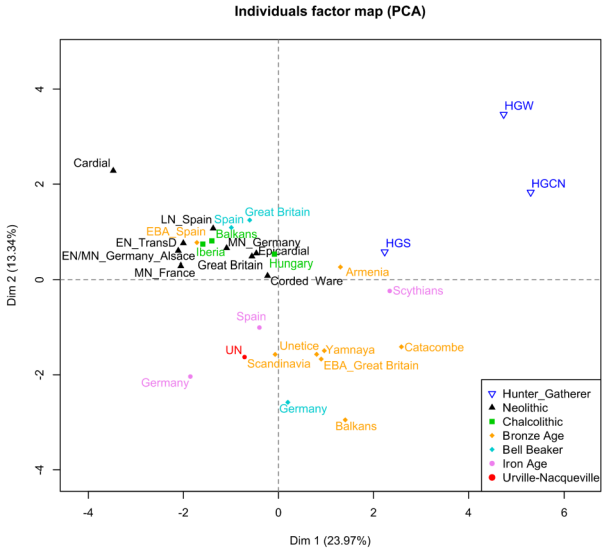
References

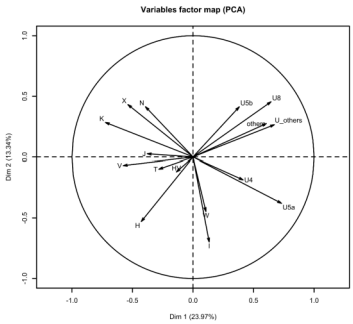
1. Valtueña AA, Mittnik A, Massy K, Allmäe R, Daubaras M, Jankauskas R, et al. The Stone Age Plague : 1000 years of Persistence in Eurasia. 2016;1–28.
2. Harrisson R, Heyd V. The Transformation of Europe in the Third Millennium BC: The Example of 'Le Petit Chasseur I+III' (Sion, Valais, Switzerland). 82. In: Praehistorische Zeitschrift [Internet]. 2007. p. 129–214.
3. Marcigny C, Bourgeois J, Talon M. Rythmes et contours de la géographie culturelle sur le littoral de la Manche entre le IIIe et le début du Ier millénaire. In: Lehoërff A, Talon M, editors. Movement, Exchange and Identify in Europe in the 2nd and 1st Millennia BC : Beyond Frontiers. Oxbow Books; 2017. p. 63–78.
4. Cunliffe B. Europe between the Oceans 9000 BC -AD 1000. Yale: University Press; 2008.
5. Milcent P-Y. Premier âge du Fer médio-atlantique et genèse multipolaire des cultures matérielles laténiennes. In: Vitali D, editor. Celtes et Gaulois, l'Archéologie face à l'Histoire 2 : la Préhistoire des Celtes Actes de la table ronde de Bologne-Monterenzio, 28-29 mai 2005. Glux-en-Glenne: Bibracte, Centre archéologique européen; 2006. p.
6. Cunliffe B, Koch JT. Celtic from the West Alternative Perspectives from Archaeology, Genetics, Language and Literature. Cunliffe B, Koch JT, editors. Oxford: Oxbow Books; 2012.
7. CELTES - Encyclopædia Universalis [Internet]. [cited 2018 Mar 6]. Available from: https://www.universalis.fr/encyclopedie/celtes/

I.14. Répartition des haplogroupes mitochondriaux

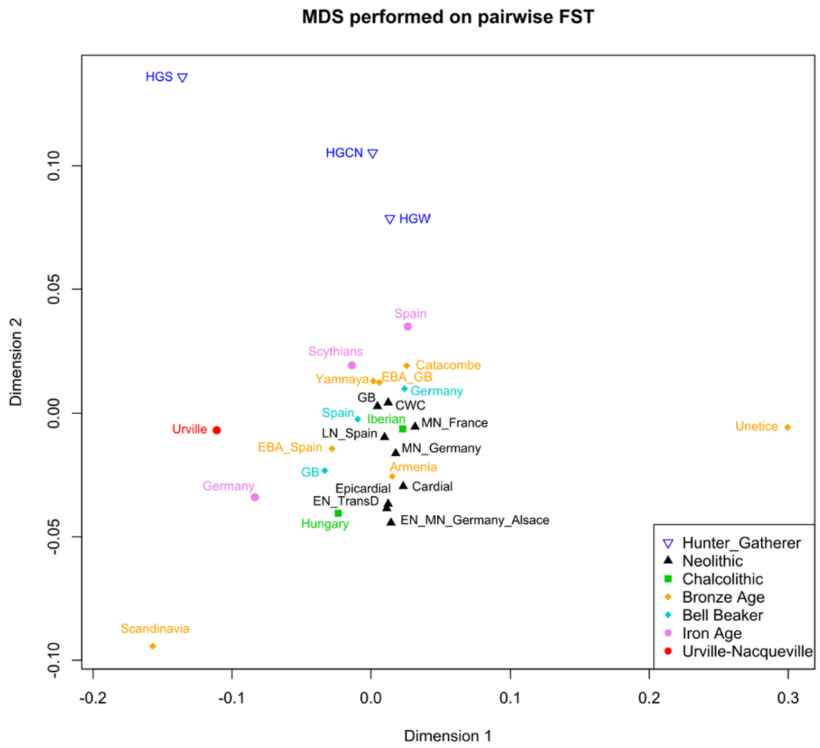


I.15. ACP prenant en compte les possibles apparentements





I.16. MDS réalisée à partir des FST calculées avec les populations anciennes



PARTIE 3 – CHAPITRE 2 : UNITÉ ET DIVERSITÉ DU MONDE CELTIQUE, UN NOUVEAU REGARD

I. Comparaison des sites de Gurgy 'Les Noisats' et d'Urville-Nacqueville (SI de l'article)

I.1. Base de données des populations anciennes

Abbreviation	Culture	Geographic area	Dates (cal BC)	Nb ind	References
HGW	Upper Paleolithic / Mesolithic	France, Belgium, Italia	42500-5200	**28**	[1–6]
HGCN	Upper Paleolithic / Mesolithic	Central and Northern Europe	36000-5000	**70**	[2,5,7–16]
HGS	Upper Paleolithic / Mesolithic	Spain, Portugal	17000-5500	**10**	[12,17–20]
EN_TransD	Early Neolithic	Central Europe	6000-4900	**104**	[15,21,22]
EN/MN_Germany_Alsace	Early Neolithic + Middle Neolithic	Germany, Alsace	5500-4000	**137**	[13,22–29]
CARDIAL	Cardial	Spain	5475-4999	**26**	[19,24,30,31]
EPICARDIAL	Middle Neolithic	Spain	5200-3700	**60**	[18,30,32,33]
MN_France	Middle Neolithic	France	5000-3700	**85**	[34–36]
YAMNAYA	Yamnaya	Russia	5000-2143	**45**	[24,37,38]
CH_Balkans	Chalcolithic	Croatia, Romania	4725-1700	**15**	[22]
CAT	Catacombe (Early BA)	Russia	4700-4000	**25**	[37]
CH_Hungary	Chalcolithic	Hungary	4500-2850	**28**	[21]
LN_Spain	Late Neolithic	Spain	4365-2850	**73**	[19,39,40]
MN_Germany	Middle Neolithic	Germany	4100-2650	**105**	[18,24–26]
Neo_Great_Britain	Neolithic	Great Britain	4000-2300	**36**	[41]
BA_Balkans	Bronze Age	Balkans	3300-900	**9**	[22]
BA_Arménia	Bronze Age	Armenia	3039-855	**33**	[38,42]
CH_Ibérian	Chalcolithic	Iberian peninsula	3635-1700	**157**	[19,22,41,43,44]
BBC_Spain	Bell Beaker	Spain	2900-1790	**17**	[41]
CWC	Corded Ware	Germany, Poland, Estonia	2880-2200	**58**	[24–26,38]
BBC_Germany	Bell Beaker	Germany	2500-2000	**61**	[24–26,41,45]
BBC_Great_Britain	Bell Beaker	Great Britain	2500-1400	**18**	[41]
EBA_Great_Britain	Early Bronze Age	Great Britain	2500-1200	**22**	[41]
EBA_Spain	Early Bronze Age	Spain	2200-1200	**28**	[19]
UNE	Unetice	Germany, Poland, Hungary	2200-1575	**106**	[24–26,38]
BA_Scandinavia	Bronze Age	Scandinavia	2100-400	**23**	[38,46]
IA_Scythes	Iron Age, Scythes	Black Sea (Moldaviea, Ukrainia)	700-200	**19**	[47]
IA_Germany	Iron Age (Late Halstatt / Early La Tene)	Germany	600-400	**11**	[48]
IA_Spain	Iron Age	Spain	400-300	**24**	[49]
				1433	

1. Benazzi S, Slon V, Talamo S, Negrino F, Peresani M, Bailey SE, et al. Archaeology. The makers of the Protoaurignacian and implications for Neandertal extinction. Science [Internet]. 2015 May 15 [cited 2018 Mar 13];348(6236):793–6. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25908660

2. Posth C, Renaud G, Mittnik A, Drucker DG, Rougier H, Cupillard C, et al. Pleistocene mitochondrial genomes suggest a single major dispersal of non-africans and a late glacial population turnover in Europe. Curr Biol. 2016;26(6):827–33.

3. Caramelli D, Milani L, Vai S, Modi A, Pecchioli E, Girardi M, et al. A 28,000 Years Old Cro-Magnon mtDNA Sequence Differs from All Potentially Contaminating Modern Sequences. Harpending H, editor. PLoS One [Internet]. 2008 Jul 16 [cited 2018 Mar 13];3(7):e2700. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0002700

4. Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2003 May 27 [cited 2018 Mar 13];100(11):6593–7. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12743370

5. Fu Q, Mittnik A, Johnson PLF, Bos K, Lari M, Bollongino R, et al. Article A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. 2013;23:553–9.

6. Di Benedetto G, Nasidze IS, Stenico M, Nigro L, Krings M, Lanzinger M, et al. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. Eur J Hum Genet [Internet]. 2000 Sep [cited 2018 Mar 13];8(9):669–77. Available from: http://www.nature.com/articles/5200514

7. Krause J, Briggs AW, Kircher M, Maricic T, Zwyns N, Derevianko A, et al. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. Curr Biol [Internet]. 2010 Feb 9 [cited 2018 Mar 13];20(3):231–6. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982209021393

8. Seguin-Orlando A, Korneliussen TS, Sikora M, Malaspinas A-S, Manica A, Moltke I, et al. Paleogenomics. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. Science [Internet]. 2014;346(6213):1113–8. Available from: http://science.sciencemag.org/content/early/2014/11/05/science.aaa0114.abstract

9. Bramanti B, Thomas MG, Haak W, Unterlaender M, Jores P, Tambets K, et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. Science [Internet]. 2009 Oct 2 [cited 2018 Mar 13];326(5949):137–40. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19729620

10. Jones ER, Gonzalez-Fortes G, Connell S, Siska V, Eriksson A, Martiniano R, et al. Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians. Nat Commun [Internet]. 2015;6:8912. Available from: http://www.nature.com/ncomms/2015/151116/ncomms9912/full/ncomms9912.html

11. Bollongino R, Nehlich O, Richards MP, Orschiedt J, Thomas MG, Sell C, et al. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. Science [Internet]. 2013 Oct 25 [cited 2018 Mar 13];342(6157):479–81. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24114781

12. González-Fortes G, Jones ER, Lightfoot E, Bonsall C, Lazar C, Grandal-d'Anglade A, et al. Paleogenomic Evidence for Multi-generational Mixing between Neolithic Farmers and Mesolithic Hunter-Gatherers in the Lower Danube Basin. Curr Biol. 2017;27(12):1801–1810.e10.

13. Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S, Sudmant PH, et al. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. Nature [Internet]. 2014;513(7518):409–13. Available from: http://biorxiv.org/content/early/2013/12/23/001552.abstract

14. Der Sarkissian C, Balanovsky O, Brandt G, Khartanovich V, Buzhilova A, Koshel S, et al. Ancient DNA Reveals Prehistoric Gene-Flow from Siberia in the Complex Human Population History of North East Europe. PLoS Genet. 2013;9(2).

15. Szécsényi-nagy A, Brandt G, Keerl V, Jakucs J, Haak W. Tracing the genetic origin of Europe â€TM s first farmers reveals insights into their social organization Tracing the genetic origin of Europe ' s first farmers reveals insights into their social organization. 2014;0–38.

16. Skoglund P, Malmstrom H, Omrak A, Raghavan M, Valdiosera C, Gunther T, et al. Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers. Science (80-) [Internet]. 2014;344(6185):747–50. Available from: http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1253448

17. de-la-Rua C, Izagirre N, Alonso S, Hervella M. Ancient DNA in the Cantabrian fringe populations: A mtDNA study from Prehistory to Late Antiquity. Quat Int [Internet]. 2015 Apr 7 [cited 2018 Mar 13];364:306–11. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1040618215000580

18. Hervella M, Izagirre N, Alonso S, Fregel R, Alonso A, Cabrera VM, et al. Ancient DNA from Hunter-Gatherer and Farmer Groups from Northern Spain Supports a Random Dispersion Model for the Neolithic Expansion into Europe. Hofreiter M, editor. PLoS One [Internet]. 2012 Apr 25 [cited 2018 Mar 13];7(4):e34417. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0034417

19. Szécsényi-Nagy A, Roth C, Brandt G, Rihuete-Herrada C, Tejedor-Rodríguez C, Held P, et al. The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age. Sci Rep. 2017;7(1):1–15.

20. Sánchez-Quinto F, Schroeder H, Ramirez O, Ávila-Arcos MC, Pybus M, Olalde I, et al. Genomic affinities of two 7,000-year-old Iberian hunter-gatherers. Curr Biol. 2012;22(16):1494–9.

21. Lipson M, Szécsényi-Nagy A, Mallick S, Pósa A, Stégmár B, Keerl V, et al. Parallel ancient genomic transects reveal complex population history of early European farmers. bioRxiv [Internet]. 2017;114488. Available from: http://biorxiv.org/content/early/2017/03/06/114488

22. Mathieson I, Roodenberg SA, Posth C, Szécsényi- A, Rohland N, Mallick S, et al. The Genomic H istory of Southeaste rn Europe. 2017;(1).

23. Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, Adler CJ, et al. Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities. PLoS Biol. 2010;8(11).

24. Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. Nature. 2015;522(7555):207–11.

25. Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Karimnia S, et al. Ancient DNA reveals key stages in the formation of central European mitochondrial genetic diversity. Science [Internet]. 2013 Oct 11 [cited 2016 Oct 13];342(6155):257–61. Available from: http://science.sciencemag.org/content/342/6155/257.abstract

26. Brotherton P, Haak W, Templeton J, Brandt G, Soubrier J, Jane Adler C, et al. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. Nat Commun [Internet]. 2013;4:1764. Available from: http://www.nature.com/doifinder/10.1038/ncomms2656

27. Bramanti B. Ancient DNA : genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. Anthropologie. 2008;153–60.

28. Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, et al. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nat Commun. 2014;5:5257.

29. Rivollat M, Reveillas H, Mendisco F, Pemonge M-H, Justeau P, Couture C, et al. Ancient mitochondrial DNA from the middle neolithic necropolis of Obernai extends the genetic influence of the LBK to west of the Rhine. Am J Phys Anthropol [Internet]. 2016;161(January):1–8. Available from: http://doi.wiley.com/10.1002/ajpa.23055

30. Gamba C, FernÚndez E, Tirado M, Deguilloux MF, Pemonge MH, Utrilla P, et al. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. Mol Ecol. 2012;21(1):45–56.

31. Olalde I, Schroeder H, Sandoval-Velasco M, Vinner L, Lobón I, Ramirez O, et al. A common genetic origin for early farmers from mediterranean cardial and central european LBK cultures. Mol Biol Evol. 2015;32(12):3132–42.

32. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. Proc Natl Acad Sci U S A. 2011 Jun 14;108(24):9788–91.

33. Diaz N., Solorzano E., Montiel R., Garcia C., Yanez C. MA. Colloques du Groupement des Anthropologistes de Langue Française (GALF). In 2004 [cited 2018 Mar 13]. Available from: http://www.didac.ehu.es/antropo/7/7-4/Diaz.pdf

34. Rivollat M, Mendisco F, Pemonge M-HH, Safi A, Saint-Marc D, Brémond A, et al. When the waves of European Neolithization met: first paleogenetic evidence from early farmers in the southern Paris Basin. PLoS One [Internet]. 2015 Jan 30 [cited 2016 Oct 13];10(4):e0125521. Available from: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0125521

35. Keller A, Graefen A, Ball M, Matzas M, Boisguerin V, Maixner F, et al. New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. Nat Commun [Internet]. 2012;3:698. Available from: http://dx.doi.org/10.1038/ncomms1701

36. Beau A, Rivollat M, Réveillas H, Pemonge MH, Mendisco F, Thomas Y, et al. Multi-scale ancient DNA analyses confirm the western origin of Michelsberg farmers and document probable practices of human sacrifice. PLoS One. 2017;12(7):1–16.

37. Wilde S, Timpson A, Kirsanow K, Kaiser E, Kayser M, Unterländer M, et al. Direct evidence for positive selection of skin, hair, and eye pigmentation in Europeans during the last 5,000 y. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2014;111(13):4832–7. Available from: http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3977302&tool=pmcentrez&rendertype=abstract

38. Allentoft ME, Sikora M, Sjögren KG, Rasmussen S, Rasmussen M, Stenderup J, et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. Nature. 2015;522(7555):167–72.

39. Alt KW, Zesch S, Garrido-Pena R, Knipper C, Szécsényi-Nagy A, Roth C, et al. A Community in Life and Death: The Late Neolithic Megalithic Tomb at Alto de Reinoso (Burgos, Spain). Halcrow SE, editor. PLoS One [Internet]. 2016 Jan 20 [cited 2018 Mar 13];11(1):e0146176. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0146176

40. Sampietro ML, Lao O, Caramelli D, Lari M, Pou R, Martí M, et al. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. Proceedings Biol Sci [Internet]. 2007 Sep 7 [cited 2018 Mar 13];274(1622):2161–7. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17609193

41. Olalde I, Brace S, Allentoft ME, Armit I, Kristiansen K, Booth T, et al. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. Nature. 2018;2.

42. Margaryan A, Derenko M, Hovhannisyan H, Malyarchuk B, Heller R, Khachatryan Z, et al. Eight Millennia of Matrilineal Genetic Continuity in the South Caucasus. Curr Biol [Internet]. 2017;27(13):2023–2028.e7. Available from: http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.087

43. Gómez-Sánchez D, Olalde I, Pierini F, Matas-Lalueza L, Gigli E, Lari M, et al. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) Reveals the Heterogeneity of Chalcolithic Populations. Hofreiter M, editor. PLoS One [Internet]. 2014 Aug 12 [cited 2018 Mar 13];9(8):e105105. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0105105

44. Günther T, Valdiosera C, Malmström H, Ureña I, Rodriguez-Varela R, Sverrisdóttir ÓO, et al. Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2015;112(38):11917–22. Available from: http://www.pnas.org/content/112/38/11917

45. Lee EJ, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Rinne C, Müller J, et al. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. J Archaeol Sci [Internet]. 2014 Nov 1 [cited 2018 Mar 13];51:174–80. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305440312003883

46. Mittnik A, Wang C-C, Pfrengle S, Daubaras M, Zariņa G, Hallgren F, et al. The genetic prehistory of the Baltic Sea region. Nat Commun. 2018;9(1):442.

47. Juras A, Krzewińska M, Nikitin AG, Ehler E, Chyleński M, Łukasik S, et al. Diverse origin of mitochondrial lineages in Iron Age Black Sea Scythians. Sci Rep. 2017;7(October 2016):1–10.

48. Knipper C, Meyer C, Jacobi F, Roth C, Fecher M, Stephan E, et al. Social differentiation and land use at an Early Iron Age "princely seat": Bioarchaeological investigations at the Glauberg (Germany). J Archaeol Sci. 2014;41:818–35.

49. Núñez C, Baeta M, Cardoso S, Palencia-Madrid L, García-Romero N, Llanos A, et al. Mitochondrial DNA Reveals the Trace of the Ancient Settlers of a Violently Devastated Late Bronze and Iron Ages Village. Calafell F, editor. PLoS One. 2016 May 13;11(5):e0155342.

I.2. Haplogroupes et haplotypes des individus d'Urville-Nacqueville

Individual	Enclosure	Sex	Age	Excavation date	Sampled with precaution against contamination	Manipulator / archaeologists	Anatomical description	SNP Hg	HVS-I sequence	HVS-1 Hg	Final HG-ht
4	**No**	M	17-23 years	2011	No	M1, M2, A1	Tooth	J1	16069T 16126C	J1	J1_16069-16126
8	**No**		4-7 years	2011	No	M1, M2, A1, A2	Tooth	U5	16192T 16256T 16270T 16293G 16399G	U5a1g1	U5a_16192-16256-16270-16293-16399
19-1	**No**			2011	No		Tooth	W	16189C 16292C	W	W_16189-16292
20	**No**	F	18-10 years	2011	No		Tooth	U5	16174T 16189C 16270T 16311C	U5b1b	U5b_16174-16189-16270-16311
30	**Yes**		3,5-6,5 years	2011	No	M1, M2, A1	Tooth	V	16298C	V	V_16298
37	**Yes**		1-1,5 years	2012	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	H	16093C 16129A	H	H_16093-16129
39	**Yes**		15-20 years	2011	No	M1, M2, M3, A1, A2, A4	Phalanx	H	CRS	H	H_CRS
40-1	**Yes**		Adult	2011	No	M1, M2, M3, A1, A2	Tooth	H	16304C	H5	H5_16304
40-2	**Yes**		10-12 years	2011	No	M1, M2, M3, A1, A2	Tooth	H	16235G 16291T	H2a2b	H2_16235-16291
51	**No**						Bone fragment				
52	**No**		1-5 years	2012	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	N1a or I	16129A 16223T 16391A	I1d	I1_16129-16223-16391
60	**Yes**		0-2 months	2012	No	M1, M2, M3, A1	Skull fragment	N1a or I	16111T 16223T	I	I_16111-16223
69	**No**		1-2 years	2012	No	M1, M2, M3, A1	Petrous bone	K	16093C 16172C 16224C 16311C	K1a	K1a_16093-16172-16224-16311
74	**Yes**	M	18-20 years	2012	Yes	M1, M2, M3, A1, A6	Tooth	H	CRS	H	H_CRS
78	**Yes**		1-1,5 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A7	Tooth	H1	CRS	H1	H1_CRS
79	**Yes**		4-5 years	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A8, A9	Bone fragment, petrous bone	H1	CRS	H1	H1_CRS
83-bis	**No**		Adult	2013	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	V	16298C	V	V_16298
85	**No**	M	> 30 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A6	Tooth	H	CRS	H	H_CRS
86	**No**		35-39 week IU	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A5, A10	Bone fragment	J1	16069T 16126C	J1	J1_16069-16126
87-A	**No**	F	16-20 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A2, A7	Fibula fragment	T	16126C 16186T 16294T	T	T_16126-16186-16294
87-B	**No**		0,5-2,5 months	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A2, A7	Fibula fragment	J1	16069T 16126C	J1	J1_16069-16126
88	**No**		4,5-6 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A5	Tooth	H1	CRS		H1_CRS
89	**No**		3-5 years	2013	Yes	M1, M2, M3, A1, A5, A6	Tooth	K	16093C 16224C 16311C 16319A	K1b1a	K1b_16093C-16224C-16311C-16319
91	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A8, A11	Fibula fragment	K	16093C 16172C 16224C 16311C	K1a	K1a_16093-16172-16224-16311
93	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1	Skull fragment	K	16093C 16224C 16311C 16319A	K1b1a	K1b_16093-16224-16311-16319
95	**No**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9, A12	Vertebrae fragment	H	16293G 16311C	H11	H_16293-16311
96	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A13	Petrous bone	H	16235G 16291T	H2a2b	H_16235G-16291
98	**No**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A9, A12, A14	Bone fragment	T	16126C 16163G 16186T 16189C 16294T	T1a	T1_16126-16163-16186-16189-16294
99	**No**		0,4-2,2 months	2013	Yes	M1, M2, M3, A1	Phalanx	K	CRS		
100	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9	Skull fragment		16086C 16223T	H	H_16086-16223
103	**No**		0,5-2 months	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A5	Fibula fragment	U4	16356C	U4	U4_16356C
105-A	**Yes**		26 week IU	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A14, A15	Humerus fragment, petrous bone	H1 ?	16213A	H1	H1_16213
105-B	**Yes**		26 week IU	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A14, A15	Humerus fragment, petrous bone	H1	16213A	H1	H1_16213
106	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A8	Fibula fragment	U5	16192T 16256T 16291T 16399G	U5a1b1	U5a_16192-16256-16291-16399
107	**No**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A8, A14, A16	Fibula fragment	H3	16093C	H3	H3_16093
108	**No**		Adult	2013	Yes	M1, M2, M3, A1	Tooth	H	16362C	H6 / H8	H_16362
113	**No**		6 months	2014	Yes	M1 M2, M3, A1, A3, A4	Skull fragment, bone fragment	T	16126C 16294T 16296T 16301T	T2	T2_16126-16294-16296-16301
114	**No**		0-1,5 months	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A3	Fibula fragment, petrous bone	H	16362C	H6 / H8	H_16362
115	**No**		4-4,5 years	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A5	Fibula fragment		16093C 16224C 16311C 16319A	K1b1a	K1b_16093-16224-16311-16319
117	**No**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A11, A18	Ulna fragment				
120	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A5, A14	Petrous bone	U4	16356C	U4	U4_16356
122	**Yes**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1	Petrous bone	K	16224C 16311C	K	K1_16224-16311
123	**No**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A12, A17	Petrous bone				
124	**No**		1,5-3 months	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9, A13, A14	Petrous bone	K	16093C 16224C 16311C	K1a	K1a_16093-16311
125	**No**		2 years	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A4, A12, A18	Petrous bone	K	16093C 16136C 16224C 16234T 16311C	K1a1b1a	K1a_16093-16136-16224-16234-16311
128	**No**		Immature	2014	Yes	M1, M2, M3, A1, A6, A9, A13, A14	Petrous bone	U*	16069T 16256T 16270T	U5	U5_16069-16256-16270
129	**No**			2017	No		Tooth	K	16224T 16311C 16327T	K	K_16224-16311-16327
131	**No**						Petrous bone	U4			
XX nord = 70-A	**Yes**		0,5-1 year	2012	No	M1, M2, M3, A1	Skull fragment	H1 ?			
200	**No**						Petrous bone				
201	**No**						Petrous bone				

Individuals with SNP and HVS-I data
Individuals with SNP data but partial HVS-1 sequence
Individuals with HVS-1 data
Individuals with inconsistencies
Individuals with no results
Inviduals 2018
Individuals completed

I.3. Haplogroupes et haplotypes des individus de Gurgy 'Les Noisats'

Individual	Sex	Age	Excavation date	Sampled with precaution against contamination	Manipulator / archaeologists	Anatomical description	SNP Hg	HVS-I sequence	HVS-1 Hg	Final HG-ht
6-A	M ?	Adult	2004	No		petrous bone	H			H
6-B		< 7 years	2004	No		petrous bone	H ?	CRS		H_CRS
7		Adult	2004	No		petrous bone	H1	G16129A A16316G	H	H1_16129-16316
9		Adult	2004	No		petrous bone				
10	M	Adult	2004	No		petrous bone				
13-A		Adult	2004	No		tooth (molar)	H1			H1
13-B	M	Adult	2004	No		petrous bone	H			H
14	F ?	Adult	2004	No		petrous bone				
16-A		Adult	2004	No		petrous bone	T	T16126C C16294T C16296T	T2	T2_16126-16294-16296
16-B		Adult	2004	No		petrous bone	H	CRS		H_CRS
17		Adult	2004	No		tooth (premola	T			T
19-A		Adult	2004	No		tooth (molar)	J1			J1
19-B		Adult	2004	No		petrous bone	H/H1	CRS		H/H1_CRS
21		Infans ?	2004	No		tooth (molar)				
23		Adult	2004	No		tooth (molar)	HV	T16243A	HV	HV_16243
26		Infans ?	2004	No		tooth (molar)	H3	T16172C	H	H3_16172
27-A		2 years	2004	No		petrous bone		C16270T		?_16270
27-B	F	Adult	2004	No		petrous bone	H	CRS		H_CRS
28	M	Adult	2004	No		petrous bone	J1	C16069T T16126C	J1	J1_16069-16126
29-A		7-13 years	2004	No		tooth (molar)		T16126C C16294T C16296T T16324C	T2a1b	T2_16126-16294-16296-16324
29-B		14-20 years	2004	No		petrous bone				
31		Adult	2004	No		tooth (molar)	H1	T16092C	H	H1_16092
32	M	Adult	2004	No		tooth (molar)	H1	T16189C T16356C T16362C	H1b	H1_16189-16356-16362
33	M	14-18 years	2004	No		petrous bone	H			H
34	M	Adult	2004	No		petrous bone	H3	CRS		H3_CRS
119		Infans ?	2004	No		tooth (molar)				
120 Dec		Adult	2004	No		bone fragment (fibula)				
120 GI		Adult	2004	No		bone fragment (M	T	T16126C C16294T C16296T T16324C	T2a1b	T2_16126-16294-16296-16324
121		Adult	2004	No		petrous bone	HV ?			HV ?
122	F	Adult	2004	No		tooth (molar)	T	CRS		
123		Adult	2004	No		tooth (molar)	U5	C16239T C16256T C16270T A16399G	U5a1	U5_16239-16256-16270-16399
124	M	Adult	2004	No		tooth (molar)	H1	CRS		H1_CRS
125-A	M	Adult	2004	No		tooth (molar)	H1	CRS		H1_CRS
125-B		14-18 years	2004	No		petrous bone				
126	F	Adult	2004	No		tooth (molar)	H1	G16129A	H	H1_16129
127	M	Adult	2004	No		petrous bone	H			H
139		Infans ?	2004	No		tooth (molar)	K	T16224C T16311C	K	K_16224-16311
141	M	Adult	2004	No		petrous bone	K	T16093C G16129A T16224C T16311C	K1a11	K1_16093-16129-16224-16311
142		Adult	2004	No		tooth (premola	J1	C16096T T16126C C16193T C16278T	J2b	J2_16069-16126-16193-16278
143	M	Adult	2004	No		petrous bone	U5	5114A C16192T C16256T C16270T C1629	U5a2a2	U5_16114-16192-16256-16270-16294

Individuals with SNP and HVS-I data
Individuals with SNP data but partial HVS-1 sequence
Individuals with HVS-1 data
Individuals with inconsistencies
Individuals with no results

I.4. Résultats des SNPs mitochondriaux d'UN

	M*	N*	N1a	I	W	X	R*	HV*	H	H1(J1)	H3	V	J	T	U*	U4	U5	K	
	10400	10873	13780	10034	3505	6371	12705	14766	2706	3010	6776	4580	12612	1888	11467	11332	13617	10550	
Individual	**C/T**	**C/T**	**A/G**	**T/C**	**A/G**	**C/T**	**T/C**	**T/C**	**G/A**	**G/A**	**T/C**	**G/A**	**A/G**	**G/A**	**A/G**	**C/T**	**T/C**	**A/G**	**Hg**
4	C	T	A	T	A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
8	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**U5**
19-1	C	T	A		G	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**W**
20	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**U5**
30	C	T	A	T	A	C	C	C	G	G	T	A	A	G	A	C	T	A	**V**
37	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
39	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T		A	G	A	C	T	A	**H**
40-1	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
40-2	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
51	C		A								T				A				**nd**
52	C	T	G		A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a or I**
60	C	T	G		A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a or I**
69	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
74	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
78	C	T	A		A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
79	C	T	A		A	C	C	C		A	T		A		A	C	T	A	**H1**
83-bis	C	T	A		A	C	C	C	G	G	T	A	A	G	A	C	T	A	**V**
85	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
86	C	T	A	T	A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
87-A	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	A	A	C	T	A	**T**
87-B	C	T	A		A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
88	C		A		A	C		C	A	A	T		A		A		T		**H1**
89	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
91	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
93	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
95	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
96	C		A		A	C	C	C	A	G	T		A	G	A	C	T	A	**H**
98	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	A	A	C	T	A	**T**
99	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
100	CT	C	A		A	C	C	T	GA	G	T		A		A	C	T	A	**nd**
103	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	T	T	A	**U4**
105-A	C	T	A		A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
105-B	C	T				CT	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
106	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**U5**
107	C	T	A		A	C	C	C	A	G	C		A	G	A	C	T	A	**H3**
108	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A		A	C	T	A	**H**
113	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	A	A	C	T	A	**T**
114	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T		A		A	C	T	A	**H**
115																			
117																			
120	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	T	T	A	**U4**
122	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
123																			
124	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
125	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	G	**K**
128	C		A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	T	A	**U***
129	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
131			A		A			T	G	G	T					T			**U4**
XX nord = 70-A	C		A			C	T	TC	G	GA	T		A	G	A	C	T	A	**nd**
200	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**nd**
201	C		A				C	C	A	GA	T		AG		A	C		A	**nd**

A	ancestral allele
C	derived allele
nd	not determined

I.5. Résultats des SNPs du chromosome Y pour UN

			E	E1b1b	F	G	I	J	K	R	R1a	R1b	
			L537	M215	M213	M201	M170	M304	M9	M207	M511	M343	
Individual	**Anatomical description**	**Morphological sex**	**G/A**	**A/G**	**C/T**	**G/T**	**A/C**	**A/C**	**C/G**	**A/G**	**T/C**	**C/A**	**Hg**
4	**Tooth**	**M**	G	A		G	C	AC	G	G	T	CA	**R1b**
8	**Tooth**						C	C	G	G	T	C	**R***
19-1	**Tooth**		G	A		G	C	AC	G	G	T	CA	**R1b**
30	**Tooth**		G				C	C	G	G		CA	**R1b**
37	**Tooth**						C	C		G		CA	**R1b**
39	**Phalanx**		GA				C	C	G		T		
40-1	**Tooth**		G	A		G	C	C	G		T	C	
40-2	**Tooth**						C	C				C	
51	**Bone fragment**												
52	**Tooth**						C	C	G		T	C	
60	**Skull fragment**		G			T	C	AC				C	
69	**Petrous bone**		G		C		C	C		AG	T	CA	**R1b**
74	**Tooth**	**M**	G	A		G	C	C	G	G	T	CA	**R1b**
78	**Tooth**		G				C	C	G	G	T	CA	**R1b**
79	**Petrous bone**						C	AC	C			C	
83-bis	**Tooth**		G				C	C	G		T	C	
85	**Tooth**	**M**	G	A		G	C	C	G	G	T	CA	**R1b**
86	**Bone fragment**		G		C		C	C	G		T	C	
87-B	**Bone fragment**		G	G			C	C	G		T	C	
88	**Tooth**						C	AC				C	
89	**Tooth**		G				C	C				C	
91	**Bone fragment**		C				C	AC			T	C	
93	**Skull fragment**		G				C	C			T	C	
95	**Bone fragment**						C	C				C	
96	**Petrous bone**						C	C				C	
98	**Bone fragment**						C	AC				C	
99	**Phalanx**		G		C		C	C	G		T	CA	**R1b**
100	**Skull fragment**						C	C				C	
103	**Bone fragment**						C	C				C	
105-A	**Bone fragment, petrous bone**			A		G	C	C	G		T	C	
105-B	**Bone fragment, petrous bone**		G				C	C	G		T	CA	**R1b**
106	**Bone fragment**						C	AC				C	
107	**Bone fragment**						C	C	G			C	
108	**Tooth**		GA				C	C		G		C	**R* ?**
113	**Bone fragment**						C	AC	G		T	CA	**R1b**
114	**Bone fragment, petrous bone**				C		C	C				CA	
115	**Bone fragment**						C	AC				C	
117	**Bone fragment**						C	C	G			CA	
120	**Petrous bone**		G				C	AC	G		T	CA	**R1b**
122	**Petrous bone**		GA		C		C	C	G	G	T	C	**R***
123	**Petrous bone**		G				C	C	G			C	
124	**Petrous bone**		G				C	C	G	G	T	C	**R***
125	**Petrous bone**				C		C	C	G		T	C	
128	**Petrous bone**		G		C		C	C	G			C	
129	**Tooth**		G	A		G	AC	AC	G	G	T	CA	**R1b**
131	**Petrous bone**												
XX nord = 70-A	**Skull fragment**						C	AC			T	C	
200	**Petrous bone**												
201	**Petrous bone**												

A	ancestral allele
C	derived allele

I.6. Résultats des SNPs mitochondriaux de GLN

	M*	N*	N1a	I	W	X	R*	HV*	H	H1(J1)	H3	V	J	T	U*	U4	U5	K	
	10400	10873	13780	10034	3505	6371	12705	14766	2706	3010	6776	4580	12612	1888	11467	11332	13617	10550	
Individual	**C/T**	**C/T**	**A/G**	**T/C**	**A/G**	**C/T**	**T/C**	**T/C**	**G/A**	**G/A**	**T/C**	**G/A**	**A/G**	**G/A**	**A/G**	**C/T**	**T/C**	**A/G**	**Hg**
6-A	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
6-B	C		A		A		C			G	T			G		C		A	**R***
7	C		A		A	C		C	A	A	T			G	A	C	T		**H1**
9																			
10																			
13-A	C		A		A	C	C		A	A	T		A	G	A	C	T	A	**H1**
13-B	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T		A	G	A	C	T	A	**H**
14	CT				A	C	C	T	GA	G	T		A		A	C	T	A	
16-A	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	A	A	C	T	A	**T**
16-B	C		A		A	C	C	C	A	G	T			G	A	C	T		**H**
17	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	A	A	C	T	A	**T**
19-A	C		A		A		C		G	A	T			G	A	C	T	A	**J1**
19-B	C		A		A		C		A	GA	T				A		T		**H/H1**
21																			
23	C	T	A		A	C	C	C	G	G	T		A	A	A	C	T	A	**HV/T**
26	C	T	A		A	C	C	C	A	G	C	G	A	G	A	C	T	A	**H3**
27-A					A	C	C			G					A		T		
27-B	C		A		A	C	C	C	A	G	T				A	C	T	A	**H**
28	C	T	A		A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**J1**
29-A																			
29-B							C												
31	C	T	A	T	A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
32	C	T	A	T	A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
33																			
34	C	T	A		A	C	C	C	A	G	C		A	G	A	C	T	A	**H3**
119							C												
120 Dec																			
120 Gl	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	A	A	C	T	A	**T**
121						C	C	C		G									
122	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	A	A	C	T	A	**T**
123	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	C	A	**U5**
124	C	T	A		A	C	C	C	A	A	T	G	A		A	C	T	A	**H1**
125-A	C	T	A		A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
125-B																			
126	C	T	A		A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
127	C		A		A	C	C	C	A	G	T				A	C	T	A	**H**
139	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	CT	T	G	**K**
141	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
142	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	G		A	C	T	A	**J**
143	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	C	C	A	**U5**

A	ancestral allele
C	derived allele
nd	not determined

I.7. Résultats des SNPs du chromosome Y pour GLN

			E	E1b1b	F	G	I	J	K	R	R1a	R1b	
			L537	M215	M213	M201	M170	M304	M9	M207	M511	M343	
Individual	**Anatomical description**	**Morphological sex**	**G/A**	**A/G**	**C/T**	**G/T**	**A/C**	**A/C**	**C/G**	**A/G**	**T/C**	**C/A**	**Hg**
6-A	**petrous bone**	**M ?**					C	C	G			CA	
6-B	**petrous bone**						C	C	G			C	
7	**petrous bone**		G				C	C			T	CA	
9	**petrous bone**						C	C	G	G		C	**R***
10	**petrous bone**	**M**	G				C	C		G	T	CA	**R1b**
13-A	**tooth (molar)**		G		C	G	C	C	G	AG		C	**R***
13-B	**petrous bone**	**M**	G	A	C		C	C	G	G	T	CA	**R1b**
14	**petrous bone**	**F ?**	C										
16-A	**petrous bone**		G		C		C	C				C	
16-B	**petrous bone**		GA				C	C		G	T	C	
17	**tooth (premolar)**		G	G	C		C	C				C	
19-A	**tooth (molar)**		GA				C	C				C	
19-B	**petrous bone**		G		C		C	C			T	CA	
21	**tooth (molar)**		GA	A	C		C	C	G	G		CA	**R1b**
23	**tooth (molar)**		GA	A	C		C	C	G	AG	T	CA	**R1b**
26	**tooth (molar)**		GA		C		C	C	G	G	T	C	**R***
27-A	**petrous bone**		G	A		G	C	C				CA	
28	**petrous bone**	**M**	G	A			C	C	G	G	T	CA	**R1b**
29-A	**tooth (molar)**		G				C	C				C	
29-B	**petrous bone**						C	C				C	
31	**tooth (molar)**		G	A			C	C	G	G	T	CA	**R1b**
32	**tooth (molar)**	**M**	GA	A	C	G	C	C	C	AG	T	C	**R***
33	**petrous bone**	**M**					C	C	G	G		CA	**R1b**
34	**petrous bone**	**M**	G				C	C	G	G	T	CA	**R1b**
119	**tooth (molar)**		G				C	C	G	G		CA	**R1b**
120 Dec	**bone fragment (fibula)**		G				C	C				C	
120 GI	**bone fragment (MTT)**						C	C				C	
121	**petrous bone**		G				C	C	G	AG	T	CA	**R1b**
122	**tooth (molar)**	**F**											
123	**tooth (molar)**		GA	A	C	G	C	AC		G	T	CA	**R1b**
124	**tooth (molar)**	**M**	G		C		C	C	G	G		C	**R***
125-A	**tooth (molar)**	**M**	G	A	C		C	C	G	G	T	CA	**R1b**
125-B	**petrous bone**						C	AC				C	
127	**petrous bone**	**M**	G	A			C	C			T	C	
139	**tooth (molar)**						C	C	G			C	
141	**petrous bone**	**M**	G	A			C	AC	G	G		CA	**R1b**
142	**tooth (premolar)**		G		C		C	C	G	AG	T	C	**R***
143	**petrous bone**	**M**	G				C	AC			T	CA	

A	ancestral allele
C	derived allele

I.8. Diverité génétique

Pop	N	N Ht	Polymorphic sites	Gene diversity	Nucleotide diversity	Mean pairwise
UN	**43**	**26**	**32**	**0,9557 +/- 0,0197**	**0,040167+/-0,0221**	**5,020819+/-2,487635**
GLN	**22**	**13**	**22**	**0,8701 +/- 0,0662**	**0,035739+/-0,020423**	**4,467416+/-2,288106**
HGW	27	18	16	0,9430 +/- 0,0318	0.030958 +/-0.017866	3.869781 +/-2.005258
HGCN	55	26	26	0,9455 +/- 0,0153	0.040684 +/-0.022234	5.085543 +/-2.505224
HGS	9	6	9	0,8889 +/- 0,0910	0.027178 +/-0.017396	3.397295 +/-1.916735
EN_TransD	88	43	45	0,9673 +/- 0,0079	0.062775 +/-0.032672	7.846890 +/-3.686252
EN_EM_Germany_Alsace	125	43	39	0,9493 +/- 0,0085	0.058618 +/-0.030576	7.327299 +/-3.451992
Cardial	25	17	25	0,9433 +/- 0,0315	0.035588 +/-0.020227	4.448520 +/-2.268822
Epicardial	60	26	27	0,9181 +/- 0,0245	0.031795 +/-0.017892	3.974370 +/-2.016603
MN_France	67	39	32	0,9385+/-0,0210	0.035072 +/-0.019447	4.383976 +/-2.192590
Yamnaya	41	29	39	0,9805+/-0,0097	0.056595 +/-0.030119	7.074399 +/-3.389496
Catacombes	24	11	19	0,8913 +/- 0,0395	0.056595 +/-0.030119	4.403137 +/-2.251843
CH_Hungary	28	21	31	0,9630 +/- 0,0243	0.059072 +/-0.031704	7.383953 +/-3.559505
LN_Spain	68	38	37	0,9644 +/- 0,0106	0.049700 +/-0.026498	6.212502 +/-2.987771
MN_Germany	100	48	50	0,9638 +/- 0,0069	0.053726 +/-0.028298	6.715808 +/-3.193601
Neo_GB	36	21	25	0,9571 +/- 0,0178	0.045336 +/-0.024733	5.667014 +/-2.781510
BA_Armenia	33	26	39	0,9830 +-/ 0,0123	0.050790 +/-0.027470	6.348728 +/-3.087669
CH_Iberian	120	46	43	0,9332 +/- 0,0129	0.043666 +/-0.023438	5.458209 +/-2.645916
BBC_Spain	17	10	18	0,8971 +/- 0,0558	0.039939 +/-0.022859	4.992423 +/-2.553169
CWC	50	35	36	0,9829 +/- 0,0077	0.049103 +/-0.026355	6.137850 +/-2.968596
BBC_Germany	61	36	40	0,9448 +/- 0,0204	0.041329 +/-0.022504	5.166119 +/-2.536570
BBC_Great Britain	27	21	26	0,9829 +/- 0,0139	0.064236 +/-0.035004	8.029452 +/-3.912663
EBA_Great Britain	22	18	23	0,9784 +/- 0,0213	0.047607 +/-0.026342	5.950861 +/-2.951291
EBA_Spain	15	9	18	0,9048 +/- 0,0544	0.049311 +/-0.027849	6.163931 +/-3.104733
Unetice	106	69	46	0,9835 +/- 0,0046	0.062392 +/-0.032424	7.799015 +/-3.659663
BA_Scandinavia	6	6	14	1,0000 +/- 0,0926	0.066570 +/-0.041542	8.321206 +/-4.497003
IA_Scythes	19	19	29	1+/-0,0171	0.060904 +/-0.033220	7.613055 +/-3.715814
IA_Germany	11	9	15	0,9167 +/- 0,0920	0.043187 +/-0.026064	5.398425 +/-2.871795
IA_Spain	23	10	18	0,8063 +/- 0,0785	0.030132 +/-0.017577	3.766445 +/-1.970107

I.9. Fréquences des haplogroupes dans les populations anciennes

	H	HV	I	J	K	N	T	U4	U5a	U5b	U8	U_others	V	W	X	others	Contexte_2
Yamnaya	24,444	0,000	2,222	2,222	4,444	2,222	24,444	6,667	17,778	0,000	0,000	4,444	0,000	6,667	2,222	2,222	BA
Catacombe	28,000	0,000	4,000	12,000	0,000	0,000	0,000	24,000	16,000	0,000	0,000	8,000	0,000	0,000	0,000	8,000	BA
BA_Balkans	20,000	10,000	10,000	0,000	10,000	0,000	10,000	0,000	20,000	0,000	0,000	10,000	0,000	10,000	0,000	0,000	BA
BA_Armenia	18,182	6,061	3,030	3,030	18,182	0,000	18,182	6,061	0,000	0,000	3,030	12,121	0,000	3,030	0,000	9,091	BA
BBC_Spain	35,294	0,000	0,000	0,000	29,412	0,000	5,882	0,000	0,000	17,647	0,000	0,000	0,000	0,000	5,882	5,882	BBC
BBC_Germany	45,902	1,639	3,279	1,639	4,918	0,000	11,475	4,918	11,475	4,918	0,000	1,639	1,639	6,557	0,000	0,000	BBC
BBC_Great Britain	5,556	0,000	0,000	0,000	33,333	5,556	22,222	0,000	11,111	5,556	0,000	0,000	0,000	5,556	5,556	5,556	BBC
EBA_Great Britain	18,182	0,000	13,636	9,091	13,636	0,000	13,636	4,545	13,636	9,091	0,000	4,545	0,000	0,000	0,000	0,000	BA
EBA_Spain	25,000	3,571	0,000	21,429	21,429	0,000	3,571	0,000	0,000	17,857	0,000	0,000	3,571	0,000	3,571	0,000	BA
Unetice	20,190	1,920	13,460	5,700	8,650	0,000	8,650	1,920	13,460	2,880	2,880	7,690	2,880	4,800	4,800	0,000	BA
BA_Scandinavia	34,783	0,000	4,348	8,696	0,000	4,348	30,435	0,000	17,391	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	BA
CH_Balkans	20,000	6,667	0,000	13,333	33,333	6,667	6,667	6,667	0,000	6,667	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	CH
CH_Hungary	17,857	3,571	0,000	14,286	7,143	3,571	35,714	0,000	7,143	7,143	3,571	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	CH
CH_Iberia	22,293	3,185	0,000	15,924	24,204	0,000	8,280	1,911	2,548	11,465	0,000	1,274	3,822	0,000	4,459	0,637	CH
HGW	7,692	3,846	0,000	0,000	0,000	3,846	0,000	0,000	7,692	26,923	7,692	26,923	0,000	0,000	0,000	15,385	HG
HGCN	2,941	0,000	0,000	0,000	4,412	0,000	0,000	11,765	30,882	20,588	8,824	14,706	0,000	0,000	0,000	5,882	HG
HGS	22,220	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	22,220	55,550	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	HG
IA_Scythians	21,053	0,000	0,000	10,526	0,000	5,263	5,263	0,000	26,316	5,263	0,000	0,000	0,000	5,263	0,000	21,053	IA
IA_Germany	36,364	9,091	9,091	0,000	27,273	0,000	0,000	0,000	9,091	0,000	0,000	0,000	9,091	0,000	0,000	0,000	IA
IA_Spain	37,500	0,000	0,000	33,333	4,167	0,000	0,000	0,000	8,333	12,500	0,000	0,000	0,000	4,167	0,000	0,000	IA
UN	38,630	0,000	4,540	6,810	20,450	0,000	6,810	6,810	6,810	2,270	0,000	0,000	4,540	2,270	0,000	0,000	UN
GLN	58,600	3,450	0,000	10,340	6,900	0,000	13,800	0,000	6,900	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	GLN
EN_TransD	17,308	1,923	0,000	11,538	20,192	6,731	25,962	0,962	0,962	0,000	0,962	2,885	5,769	1,923	2,885	0,000	Neo
EN/MN_Germany_Alsace	17,647	5,882	0,000	11,765	20,588	11,029	23,529	0,000	1,471	0,735	0,000	0,735	3,676	2,206	0,735	0,000	Neo
Cardial	28,000	0,000	0,000	8,000	24,000	16,000	8,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	4,000	0,000	12,000	0,000	Neo
Epicardial	30,000	3,333	1,667	8,333	20,000	0,000	10,000	0,000	1,667	5,000	0,000	15,000	0,000	0,000	5,000	0,000	Neo
MN_France	38,158	0,000	0,000	13,158	22,368	5,263	6,579	1,316	0,000	3,947	0,000	1,316	2,632	1,316	3,947	0,000	Neo
LN_Spain	17,808	2,740	1,370	8,219	21,918	0,000	13,699	2,740	0,000	16,438	0,000	2,740	2,740	1,370	8,219	0,000	Neo
MN_Germany	22,857	2,857	0,000	11,429	20,000	3,810	13,333	0,000	1,905	6,667	1,905	3,810	1,905	4,762	4,762	0,000	Neo
Neo_Great Britain	22,222	2,778	0,000	11,111	25,000	0,000	8,333	0,000	8,333	8,333	2,778	2,778	2,778	2,778	2,778	0,000	Neo
Corded_Ware	20,690	1,724	1,724	10,345	17,241	0,000	15,517	6,897	6,897	6,897	0,000	5,172	0,000	1,724	5,172	0,000	Neo

I.10. Haplotypes partagés avec les populations anciennes

	Hg	Ht	Haplotype:	GLN	Urville	HGW	HGCN	HGS	EN_transdanubie	EN_MN_Germany	Cardial	Epicardial	MN_France	Yamnaya	Catacombe	CH_Hongrie	LN_Spain	MN_germany	Neo_GB	BA_Armenie	CH_Iberia	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	BA_scandinavie	IA_scythes	IA_germany	IA_Spain	Unetice	Total
Non Inf	H	CRS	Hap_2	8	8	6	8	2	9	17	5	15	15	3	1	5	6	11	5	0	23	5	3	13	1	2	4	0	1	0	10	3	189
	J1	16069 - 16126	Hap_5	1	3	0	0	0	5	13	1	3	6	0	0	1	4	7	2	0	11	0	4	1	0	2	3	0	1	0	2	0	70
	K	16224 - 16311	Hap_10	1	2	0	0	0	5	7	4	5	5	0	0	1	4	5	2	1	6	2	2	1	2	1	0	0	0	3	0	0	59
Inf	J2	16069 - 16126 - 16193 - 16278	Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	**1**	0	0	0	**1**	**1**	**1**	0	0	**3**	0	0	0	0	0	**1**	0	**1**	0	0	0	10
	H1	16129	Hap_3	2	0	0	0	0	0	0	**1**	**3**	**1**	0	0	0	0	**1**	0	0	0	0	0	**2**	0	0	0	0	0	0	0	0	10
	T2a1b	16126 - 16294- 16296 - 16324	Hap_6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**	0	0	1	0	0	0	**1**	0	0	0	0	**1**	0	0	0	0	0	0	6
	U5a2a	16114 - 16192 - 16256 - 16270 - 16294	Hap_13	1	0	0	0	**1**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**1**	0	0	0	3
Unique	H3	16172	Hap_1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	T2	16126 - 16294 - 16296	Hap_4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	H1	16092	Hap_7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	H1b1	16189 - 16356 16362	Hap_8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5a	16239 - 16256 - 16270 - 16399	Hap_9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	K1a	16093 - 16129 - 16224 - 16311	Hap_11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
			Total	22	43	27	55	9	88	125	25	60	67	41	24	28	68	100	36	33	120	17	50	61	18	22	15	6	19	9	23	106	1317
			N ind HT		13	6	8	3	19	37	11	27	27	4	1	8	16	25	9	1	44	7	9	17	3	6	8	0	4	3	12	3	
			N Ht inf		0	0	0	1	0	0	1	4	1	1	0	1	2	2	0	0	4	0	0	2	0	1	1	0	2	0	0	0	
			% inf/tot		0	0	0	11,111	0	0	4	6,6667	1,4925	2,439	0	3,5714	2,9412	2	0	0	3,3333	0	0	3,2787	0	4,5455	6,6667	0	10,526	0	0	0	
			% Ht part		30,233	22,222	14,545	33,333	21,591	29,6	44	45	40,299	9,7561	4,1667	28,571	23,529	25	25	3,0303	36,667	41,176	18	27,869	16,667	27,273	53,333	0	21,053	33,333	52,174	2,8302	
			% Ht non inf		30,233	22,222	14,545	22,222	21,591	29,6	40	38,333	38,806	7,3171	4,1667	25	20,588	23	25	3,0303	33,333	41,176	18	24,59	16,667	22,727	46,667	0	10,526	33,333	52,174	2,8302	
			Ht non inf		13	6	8	2	19	37	10	23	26	3	1	7	14	23	9	1	40	7	9	15	3	5	7	0	2	3	12	3	

	Hg	Ht	Haplotype:	UN	GLN	HGW	HGCN	HGS	EN_Transdanubia	EN_MN_Germany_Alsace	Cardial	MN_France	Yamnaya	Catacombe	CH_Hungary	LN_Spain	MN_Germany	Neo_GB	BA_Armenia	CH_Iberia	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	BA_Scandinavia	IA_Scythians	IA_Germany	IA_Spain	Unetice	Epicardial	Total
Non inf	H	CRS	Hap_2	8	8	6	8	2	9	17	5	15	3	1	5	6	11	5	0	23	5	3	14	3	2	4	0	1	0	10	3	15	192
	J1	16069 - 16126	Hap_1	3	1	0	0	0	5	13	1	6	0	0	1	4	7	2	0	11	0	4	1	2	2	3	0	1	0	2	0	3	72
	K1a	16093 - 16224 - 16311	Hap_24	1	0	0	0	0	5	12	0	1	0	0	1	9	6	5	1	15	3	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	6	71
	K	16224 - 16311	Hap_6	2	1	0	0	0	5	7	4	5	0	0	1	4	5	2	1	6	2	2	3	3	1	0	0	0	3	0	0	5	62
	V	16298	Hap_8	2	0	0	0	0	4	7	1	1	0	0	0	2	1	2	0	7	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	30
Inf	H5	16304	Hap_10	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	6	2	0	0	0	2	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	20
	U4	16356	Hap_19	2	0	0	3	0	1	0	0	0	1	6	0	1	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	20
	K1b	16093 - 16224 - 16311 - 1639	Hap_15	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	3	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	17
	H6/8	16362	Hap_22	2	0	0	0	0	0	0	1	0	2	5	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	15
	T1a	16126 - 16163 - 16186 - 16189 - 16294	Hap_17	1	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	13
	I1	16129 - 16223 - 16391	Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	3	0	0	0	0	0	0	1	9
	H3	16093	Hap_21	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
	H	16093 - 16129	Hap_9	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	H11	16293 - 16311	Hap_16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Unique	I	16111 - 16223	Hap_3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	W	16189 - 19292	Hap_4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5b	16174 - 16189 - 16270 - 16399	Hap_5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5a	16192 - 16256 - 16270 - 16293 - 16399	Hap_7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	H2a2b	16235 - 16291	Hap_11	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	K1a	16093 - 16172 - 16224 - 16300	Hap_13	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	T	16126 - 16186 - 16294	Hap_14	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	H ?	16086 - 16223	Hap_18	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5a	16192 - 16256 - 16291 - 16399	Hap_20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	T2	16126 - 16294 - 16296 - 16301	Hap_23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	K1a1ba1	16093 - 16136 - 16224 - 16234 - 16311	Hap_25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5a	16069 - 16256 - 16270	Hap_26	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
				43	22	27	55	9	88	125	25	67	41	24	28	68	100	36	33	120	17	50	61	18	22	15	6	19	9	23	106	60	1317
			N ind HT		10	6	11	2	37	60	12	29	9	12	8	28	39	20	6	65	10	20	28	14	10	11	1	3	3	13	7	32	
			N Ht inf		0	0	3	0	9	4	1	1	6	11	0	3	9	4	4	3	0	11	8	4	4	1	1	1	0	1	4	2	
			% inf/tot		0	0	5,4545	0	10,227	3,2	4	1,4925	14,634	45,833	0	4,4118	9	11,111	12,121	2,5	0	22	13,115	22,222	18,182	6,6667	16,667	5,2632	0	4,3478	3,7736	3,3333	
			% Ht part		45,455	22,222	20	22,222	42,045	48	48	43,284	21,951	50	28,571	41,176	39	55,556	18,182	54,167	58,824	40	45,902	77,778	45,455	73,333	16,667	15,789	33,333	56,522	6,6038	53,333	
			% Ht non inf		45,455	22,222	14,545	22,222	31,818	44,8	44	41,791	7,3171	4,1667	28,571	36,765	30	44,444	6,0606	51,667	58,824	18	32,787	55,556	27,273	66,667	0	10,526	33,333	52,174	2,8302	50	
			Ht non inf		10	6	8	2	28	56	11	28	3	1	8	25	30	16	2	62	10	9	20	10	6	10	0	2	3	12	3	30	

I.11. Table des FST

	GLN	UN	HGW	HGCN	HGS	I_Transdanub	N_Germany_	Cardial	MN_France	Yamnaya	Catacomb	CH_Hungaria	LN_Spain	MN_Germany	Neo_GB	BA_Armenia	CH_Iberia	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	A_Scandiniav	IA_Scythian	IA_Germany	IA_Spain	Unetice	Epicardial
GLN	0.00000	0.01145	0.07392	0.10103	0.14727	0.02072	0.02391	0.02160	0.00995	0.00793	0.02751	0.01278	0.02552	0.00896	0.02155	0.00904	0.01470	0.04211	0.00071	-0.00190	0.02953	-0.01411	0.02432	0.06467	0.01955	0.09238	0.02625	0.38277	0.01502
UN	0.01145	0.00000	0.08620	0.10462	0.13795	0.03183	0.02709	0.01318	0.00330	0.03622	0.04039	0.06822	0.00460	0.00589	-0.00457	-0.00169	0.00157	-0.00236	0.00267	0.01340	0.00518	0.00330	0.00456	0.11151	0.03143	0.02982	0.03138	0.38996	-0.00192
HGW	**0.07392**	**0.08620**	0.00000	0.03103	0.05051	0.11035	0.11999	0.07860	0.06774	0.05293	0.07418	0.13862	0.08371	0.07856	0.07285	0.09586	0.08023	0.09483	0.04954	0.03912	0.11490	0.04640	0.11150	0.18664	0.04027	0.15820	0.02443	0.39265	0.10938
HGCN	**0.10103**	**0.10462**	0.03103	0.00000	-0.02339	0.14636	0.14994	0.11644	0.10666	0.05566	0.08179	0.16107	0.10441	0.11000	0.08155	0.12627	0.10009	0.09832	0.07000	0.06667	0.12143	0.04679	0.11424	0.21651	0.04756	0.13591	0.05247	0.41176	0.13870
HGS	**0.14727**	**0.13795**	0.05051	-0.02339	0.00000	0.14677	0.15368	0.17675	0.14518	0.06283	0.14196	0.15337	0.11522	0.12099	0.10026	0.14303	0.12272	0.13789	0.08234	0.09432	0.12136	0.06310	0.13640	0.23577	0.04248	0.21378	0.09783	0.41914	0.19307
EN_Transdanubia	0.02072	**0.03183**	0.11035	0.14636	0.14677	0.00000	-0.00283	0.02885	0.04110	0.04275	0.07954	0.00973	0.02184	0.00726	0.02534	0.02136	0.03008	0.03745	0.02116	0.04110	0.00282	0.03322	0.03262	-0.01641	0.04441	0.08018	0.06594	0.38403	0.02821
EN_MN_Germany_Alsace	0.02391	**0.02709**	0.11999	0.14994	0.15368	-0.00283	0.00000	0.03123	0.03868	0.05345	0.08197	0.01882	0.02495	0.00795	0.02696	0.02454	0.02991	0.03319	0.03017	0.04606	0.00129	0.03289	0.03050	0.01387	0.05029	0.07363	0.06966	0.39703	0.02581
Cardial	0.02160	0.01318	0.07860	0.11644	0.17675	0.02885	0.03123	0.00000	0.01251	0.02926	0.04710	0.06894	0.01611	0.00592	0.02415	0.00885	0.01661	0.01680	0.01074	0.01752	0.02135	0.01885	0.04024	0.08505	0.01768	0.06311	0.02723	0.35489	0.01117
MN_France	0.00995	0.00330	0.06774	0.10666	0.14518	0.04110	0.03868	0.01251	0.00000	0.04589	0.04518	0.07277	0.01678	0.01094	0.00942	0.01942	0.00727	0.02554	0.00878	0.01873	0.03720	0.01728	0.01392	0.12280	0.03518	0.09234	0.01530	0.40554	0.01081
Yamnaya	0.00793	**0.03622**	0.05293	0.05566	0.06283	0.04275	0.05345	0.02926	0.04589	0.00000	0.02584	0.02615	0.04293	0.03154	0.03100	0.03660	0.04175	0.04876	0.00466	0.00418	0.02781	-0.01133	0.04272	0.02821	-0.00009	0.06517	0.02028	0.37536	0.05075
Catacomb	0.02751	**0.04039**	0.07418	0.08179	0.14196	0.07954	0.08197	0.04710	0.04518	0.02584	0.00000	0.08735	0.07136	0.05614	0.06526	0.04465	0.05207	0.07882	0.02644	0.02077	0.08263	0.02198	0.04979	0.15016	0.02379	0.11025	0.03083	0.40910	0.07574
CH_Hungaria	0.01278	**0.06822**	0.13862	0.16107	0.15337	0.00973	0.01882	0.06894	0.07277	0.02615	0.08735	0.00000	0.05414	0.02806	0.05727	0.04930	0.05760	0.08314	0.03430	0.04974	0.02976	0.02845	0.04695	-0.01895	0.04248	0.12630	0.08322	0.39691	0.06541
LN_Spain	**0.02552**	0.00460	0.08371	0.10441	0.11522	0.02184	0.02495	0.01611	0.01678	0.04293	0.07136	0.05414	0.00000	0.00053	-0.01108	0.01189	-0.00149	-0.01419	0.00246	0.02972	-0.01018	0.01425	0.00422	0.07988	0.02953	0.03949	0.04096	0.36893	0.00083
MN_Germany	0.00896	0.00589	0.07856	0.11000	0.12099	0.00726	0.00795	0.00592	0.01094	0.03154	0.05614	0.02806	0.00053	0.00000	0.00014	0.00747	0.00354	0.00564	0.00116	0.01793	-0.00102	0.01222	0.00583	0.03982	0.02032	0.05433	0.03085	0.37617	0.00011
Neo_GB	0.02155	-0.00457	0.07285	0.08155	0.10026	0.02534	0.02696	0.02415	0.00942	0.03100	0.06526	0.05727	-0.01108	0.00014	0.00000	0.00931	-0.00644	-0.00876	-0.00516	0.01941	-0.00861	0.00323	-0.00077	0.09859	0.02531	0.02895	0.03335	0.37487	0.00023
BA_Armenia	0.00904	-0.00169	0.09586	0.12627	0.14303	0.02136	0.02454	0.00885	0.01942	0.03660	0.04465	0.04930	0.01189	0.00747	0.00931	0.00000	0.01505	0.00962	0.00763	0.02672	0.00961	0.01752	0.01368	0.06381	0.03906	0.04407	0.04455	0.37869	0.00153
CH_Iberia	0.01470	0.00157	0.08023	0.10009	0.12272	0.03008	0.02991	0.01661	0.00727	0.04175	0.05207	0.05760	-0.00149	0.00354	-0.00644	0.01505	0.00000	-0.00254	0.00276	0.02260	0.01109	0.01002	-0.00720	0.09915	0.03190	0.04661	0.02530	0.39675	-0.00062
BBC_Spain	0.04211	-0.00236	0.09483	0.09832	0.13789	0.03745	0.03319	0.01680	0.02554	0.04876	0.07882	0.08314	-0.01419	0.00564	-0.00876	0.00962	-0.00254	0.00000	0.01329	0.02750	-0.01787	0.01391	0.01846	0.14077	0.03070	-0.00173	0.05350	0.34408	-0.00201
CWC	0.00071	0.00267	0.04954	0.07000	0.08234	0.02116	0.03017	0.01074	0.00878	0.00466	0.02644	0.03430	0.00246	0.00116	-0.00516	0.00763	0.00276	0.01329	0.00000	0.00274	0.01075	-0.00626	0.00283	0.04425	0.00297	0.05899	0.01351	0.36941	0.01046
BBC_Germany	-0.00190	0.01340	0.03912	0.06667	0.09432	0.04110	0.04606	0.01752	0.01873	0.00418	0.02077	0.04974	0.02972	0.01793	0.01941	0.02672	0.02260	0.02750	0.00274	0.00000	0.03031	-0.00718	0.04584	0.08055	-0.00035	0.07041	0.00693	0.39266	0.02583
BBC_GB	0.02953	0.00518	0.11490	0.12143	0.12136	0.00282	0.00129	0.02135	0.03720	0.02781	0.08263	0.02976	-0.01018	-0.00102	-0.00861	0.00961	0.01109	-0.01787	0.01075	0.03031	0.00000	0.00516	0.02162	0.03523	0.02025	0.00190	0.07128	0.35982	0.01166
EBA_GB	-0.01411	0.00330	0.04640	0.04679	0.06310	0.03322	0.03289	0.01885	0.01728	-0.01133	0.02198	0.02845	0.01425	0.01222	0.00323	0.01752	0.01002	0.01391	-0.00626	-0.00718	0.00516	0.00000	0.01349	0.05910	-0.01037	0.03424	0.01232	0.36277	0.02283
EBA_Spain	0.02432	0.00456	0.11150	0.11424	0.13640	0.03262	0.03050	0.04024	0.01392	0.04272	0.04979	0.04695	0.00422	0.00583	-0.00077	0.01368	-0.00720	0.01846	0.00283	0.04584	0.02162	0.01349	0.00000	0.09455	0.02808	0.06146	0.04183	0.37419	0.01554
BA_Scandiniava	0.06467	**0.11151**	0.18664	0.21651	0.23577	-0.01641	0.01387	0.08505	0.12280	0.02821	0.15016	-0.01895	0.07988	0.03982	0.09859	0.06381	0.09915	0.14077	0.04425	0.08055	0.03523	0.05910	0.09455	0.00000	0.04039	0.18182	0.15208	0.38472	0.13257
IA_Scythian	0.01955	**0.03143**	0.04027	0.04756	0.04248	0.04441	0.05029	0.01768	0.03518	-0.00009	0.02379	0.04248	0.02953	0.02032	0.02531	0.03906	0.03190	0.03070	0.00297	-0.00035	0.02025	-0.01037	0.02808	0.04039	0.00000	0.07004	0.01927	0.35143	0.05720
IA_Germany	**0.09238**	0.02982	0.15820	0.13591	0.21378	0.08018	0.07363	0.06311	0.09234	0.06517	0.11025	0.12630	0.03949	0.05433	0.02895	0.04407	0.04661	-0.00173	0.05899	0.07041	0.00190	0.03424	0.06146	0.18182	0.07004	0.00000	0.12365	0.34953	0.05275
IA_Spain	0.02625	**0.03138**	0.02443	0.05247	0.09783	0.06594	0.06966	0.02723	0.01530	0.02028	0.03083	0.08322	0.04096	0.03085	0.03335	0.04455	0.02530	0.05350	0.01351	0.00693	0.07128	0.01232	0.04183	0.15208	0.01927	0.12365	0.00000	0.38891	0.04346
Unetice	**0.38277**	**0.38996**	0.39265	0.41176	0.41914	0.38403	0.39703	0.35489	0.40554	0.37536	0.40910	0.39691	0.36893	0.37617	0.37487	0.37869	0.39675	0.34408	0.36941	0.39266	0.35982	0.36277	0.37419	0.38472	0.35143	0.34953	0.38891	0.00000	0.39496
Epicardial	0.01502	-0.00192	0.10938	0.13870	0.19307	0.02821	0.02581	0.01117	0.01081	0.05075	0.07574	0.06541	0.00083	0.00011	0.00023	0.00153	-0.00062	-0.00201	0.01046	0.02583	0.01166	0.02283	0.01554	0.13257	0.05720	0.05275	0.04346	0.39496	0.00000

	GLN	UN	HGW	HGCN	HGS	EN_Transdanubia	EN_MN_Germany_Alsace	Cardial	MN_France	Yamnaya	Catacomb	CH_Hungaria	LN_Spain	MN_Germany	Neo_GB	BA_Armenia	CH_Iberia	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	BA_Scandiniava	IA_Scythian	IA_Germany	IA_Spain	Unetice	Epicardial
GLN	*																												
UN	0.18555+-0.0120	*																											
HGW	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*																										
HGCN	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.04199+-0.0073	*																									
HGS	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.09668+-0.0102	0.70605+-0.0178	*																								
EN_Transdanubia	0.06836+-0.0074	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*																							
EN_MN_Germany_Alsace	0.06348+-0.0077	0.00879+-0.0032	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.65625+-0.0115	*																						
Cardial	0.08984+-0.0086	0.12402+-0.0100	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03320+-0.0057	0.03613+-0.0060	*																					
MN_France	0.16895+-0.0136	0.26270+-0.0130	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.13574+-0.0103	*																				
Yamnaya	0.23535+-0.0135	0.00195+-0.0014	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.02441+-0.0045	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.03125+-0.0046	0.00000+-0.0000	*																			
Catacomb	0.07520+-0.0101	0.00488+-0.0025	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00879+-0.0025	0.00000+-0.0000	0.04004+-0.0062	*																		
CH_Hungaria	0.17676+-0.0107	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.15137+-0.0097	0.07324+-0.0061	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.04297+-0.0058	0.00098+-0.0010	*																	
LN_Spain	0.04199+-0.0044	0.20312+-0.0113	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00684+-0.0023	0.00586+-0.0022	0.08887+-0.0089	0.01660+-0.0039	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	*																
MN_Germany	0.16699+-0.0106	0.14844+-0.0134	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.07129+-0.0075	0.06836+-0.0073	0.24023+-0.0111	0.03711+-0.0048	0.00098+-0.0010	0.00098+-0.0010	0.01465+-0.0044	0.34570+-0.0183	*															
Neo_GB	0.09082+-0.0109	0.57812+-0.0141	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00879+-0.0025	0.01270+-0.0037	0.01758+-0.0037	0.07129+-0.0075	0.10547+-0.0100	0.01270+-0.0031	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0023	0.93262+-0.0065	0.41211+-0.0129	*														
BA_Armenia	0.21191+-0.0144	0.46973+-0.0158	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03223+-0.0052	0.02441+-0.0047	0.20020+-0.0118	0.02148+-0.0049	0.00586+-0.0022	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.08691+-0.0092	0.15820+-0.0109	0.13477+-0.0143	*													
CH_Iberia	0.10742+-0.0096	0.31836+-0.0154	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.06250+-0.0081	0.08398+-0.0074	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.52930+-0.0150	0.15820+-0.0100	0.77441+-0.0125	0.04395+-0.0052	*												
BBC_Spain	0.05859+-0.0069	0.48047+-0.0143	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00684+-0.0023	0.03027+-0.0063	0.05469+-0.0064	0.15820+-0.0106	0.05859+-0.0088	0.00488+-0.0020	0.00293+-0.0016	0.00293+-0.0016	0.82715+-0.0103	0.27930+-0.0121	0.63770+-0.0155	0.20020+-0.0147	0.45312+-0.0157	*											
CWC	0.39355+-0.0195	0.31055+-0.0149	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00879+-0.0029	0.01367+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.13574+-0.0100	0.08398+-0.0092	0.23730+-0.0149	0.03516+-0.0055	0.00488+-0.0020	0.27441+-0.0138	0.34961+-0.0121	0.67188+-0.0131	0.15625+-0.0116	0.27734+-0.0142	0.16211+-0.0104	*										
BBC_Germany	0.45801+-0.0176	0.05273+-0.0064	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00684+-0.0023	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.05273+-0.0064	0.00195+-0.0014	0.24902+-0.0114	0.04004+-0.0072	0.00195+-0.0014	0.00293+-0.0016	0.00391+-0.0019	0.01953+-0.0043	0.00781+-0.0024	0.00293+-0.0016	0.04199+-0.0056	0.28125+-0.0127	*										
BBC_GB	0.09766+-0.0108	0.27344+-0.0131	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0024	0.34082+-0.0154	0.36426+-0.0150	0.14258+-0.0138	0.02051+-0.0036	0.06543+-0.0072	0.00098+-0.0010	0.08691+-0.0075	0.69727+-0.0135	0.43066+-0.0162	0.60059+-0.0123	0.21484+-0.0127	0.19043+-0.0109	0.71484+-0.0157	0.19141+-0.0177	0.03809+-0.0053	*									
EBA_GB	0.77051+-0.0111	0.30371+-0.0134	0.00977+-0.0026	0.01172+-0.0030	0.04785+-0.0062	0.01855+-0.0044	0.02832+-0.0046	0.12305+-0.0105	0.07227+-0.0107	0.77832+-0.0150	0.12695+-0.0115	0.05957+-0.0075	0.10645+-0.0102	0.12500+-0.0096	0.34375+-0.0129	0.07910+-0.0075	0.17285+-0.0115	0.26367+-0.0136	0.60059+-0.0158	0.67480+-0.0142	0.34277+-0.0108	*								
EBA_Spain	0.16797+-0.0129	0.30664+-0.0161	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00684+-0.0027	0.06152+-0.0078	0.07812+-0.0071	0.06445+-0.0078	0.15918+-0.0106	0.02539+-0.0045	0.03223+-0.0054	0.02441+-0.0059	0.32422+-0.0160	0.29785+-0.0113	0.42090+-0.0124	0.18164+-0.0093	0.58789+-0.0128	0.23340+-0.0127	0.37012+-0.0166	0.00586+-0.0022	0.16309+-0.0108	0.24023+-0.0138	*							
BA_Scandiniava	0.06738+-0.0077	0.02051+-0.0043	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.54395+-0.0155	0.27344+-0.0166	0.03906+-0.0065	0.00977+-0.0036	0.18066+-0.0112	0.00879+-0.0025	0.57031+-0.0142	0.04395+-0.0058	0.12598+-0.0098	0.02051+-0.0036	0.06641+-0.0080	0.02930+-0.0050	0.01270+-0.0034	0.08984+-0.0107	0.04199+-0.0071	0.20508+-0.0150	0.07520+-0.0078	0.03320+-0.0049	*						
IA_Scythian	0.12891+-0.0125	0.02832+-0.0058	0.02637+-0.0036	0.01953+-0.0046	0.08301+-0.0091	0.01074+-0.0036	0.01270+-0.0031	0.12500+-0.0108	0.00684+-0.0023	0.43750+-0.0117	0.11719+-0.0086	0.02734+-0.0062	0.03613+-0.0060	0.08301+-0.0079	0.07715+-0.0078	0.00879+-0.0029	0.01953+-0.0048	0.06738+-0.0083	0.35254+-0.0180	0.44336+-0.0158	0.16309+-0.0077	0.65332+-0.0111	0.11133+-0.0126	0.13281+-0.0108	*					
IA_Germany	0.00977+-0.0036	0.12109+-0.0104	0.00098+-0.0010	0.00586+-0.0026	0.00293+-0.0022	0.01855+-0.0048	0.02734+-0.0047	0.03516+-0.0056	0.00586+-0.0022	0.02734+-0.0043	0.01270+-0.0037	0.00488+-0.0020	0.05566+-0.0069	0.04980+-0.0055	0.14746+-0.0115	0.07227+-0.0075	0.07617+-0.0089	0.40430+-0.0129	0.02051+-0.0041	0.01660+-0.0044	0.42871+-0.0189	0.12793+-0.0097	0.07227+-0.0080	0.00195+-0.0014	0.02051+-0.0049	*				
IA_Spain	0.07324+-0.0067	0.02246+-0.0049	0.08594+-0.0095	0.00586+-0.0026	0.04004+-0.0049	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.05566+-0.0068	0.08203+-0.0089	0.07715+-0.0111	0.06152+-0.0080	0.00195+-0.0014	0.00781+-0.0024	0.01660+-0.0037	0.02832+-0.0058	0.00293+-0.0016	0.04492+-0.0061	0.02539+-0.0053	0.12012+-0.0100	0.18066+-0.0079	0.00293+-0.0016	0.20996+-0.0111	0.06641+-0.0068	0.01758+-0.0034	0.10742+-0.0097	0.00488+-0.0025	*			
Unetice	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*		
Epicardial	0.15234+-0.0125	0.50293+-0.0121	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00879+-0.0038	0.15625+-0.0112	0.06836+-0.0077	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.34375+-0.0146	0.36621+-0.0126	0.37109+-0.0142	0.31836+-0.0134	0.42773+-0.0185	0.45020+-0.0154	0.09766+-0.0086	0.00391+-0.0019	0.18066+-0.0131	0.06934+-0.0101	0.17285+-0.0086	0.01367+-0.0031	0.00293+-0.0016	0.05664+-0.0078	0.00391+-0.0019	0.00000+-0.0000	*

I.12. Haplotypes partagés avec les populations anciennes en fonction de l'enclos d'UN

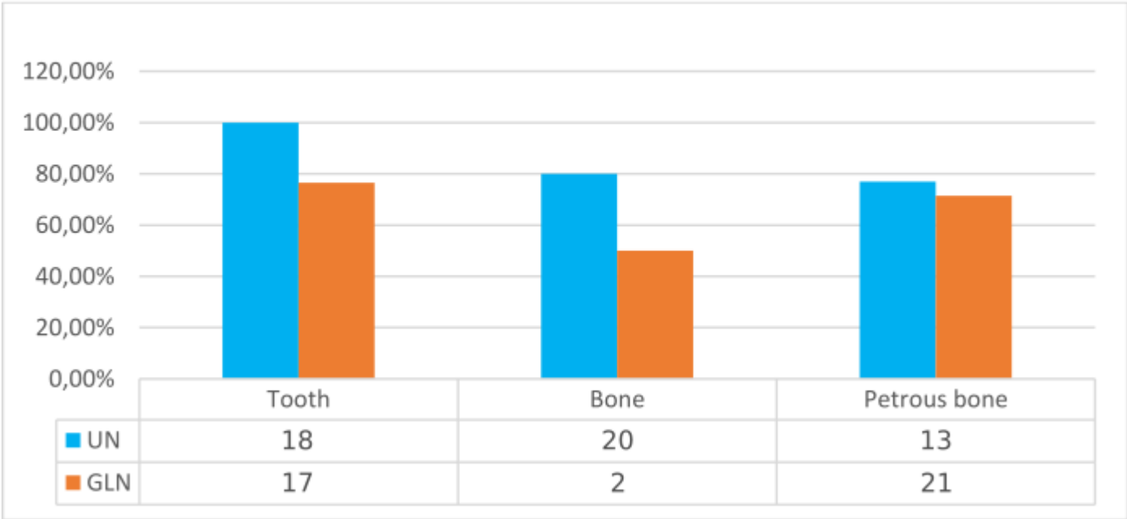
			Haplotype:	UN_extra_enclos	UN_intra_enclos	GLN	HGW	HGCN	HGS	En_transd	MN_germany	EN_MN_Germany_Alsace	Cardial	Epicardial	LN_spain	Neo_GB	MNF	Yamnaya	Catacombes	unetice	CH_hungaria	CH_iberia	BBC_Spain	BBC_germany	BBC_GB	CWC	BA_armenie	EBA_GB	EBA_Spain	BA_scandinavie	IA_scy	IA_germany	IA_Spain	
Non Inf	**H**	CRS	Hap_9	2	4	8	6	8	1	9	11	17	5	15	6	5	15	3	1	3	5	23	5	13	2	3	0	2	4	0	1	0	10	187
	J1	16069-16126	Hap_1	3	0	1	0	0	0	5	7	13	1	3	4	2	6	0	0	0	1	11	0	1	0	4	0	2	3	0	1	0	2	70
	K1a	16093 - 16224 - 16311	Hap_18	1	0	0	0	0	0	5	6	12	0	6	9	5	1	0	0	0	1	15	3	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	69
	K	16224-16311	Hap_4	1	1	1	0	0	0	5	5	7	4	5	4	2	5	0	0	0	1	6	2	1	2	2	1	1	0	0	0	3	0	59
	V	16298	Hap_8	1	1	0	0	0	0	4	1	7	1	1	2	2	1	0	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	30
Inf	**U4**	16356	Hap_14	1	1	0	0	3	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	6	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	20
	K1b1a	16093-16224-16311-16399	Hap_11	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	16
	H6/8	16362	Hap_16	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	5	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	15
	T1a	16126-16163-16186-16189-16294	Hap_13	1	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	13
	H3	16093	Hap_15	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9
	I1	16129-16223-16391	Hap_6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	6
	K1a	16093 - 16172 - 16224 - 16300	Hap_7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	H11	16293-16311	Hap_12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Unique	**W**	16189-16292	Hap_2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5b	16174 - 16189 - 16270 - 16399	Hap_3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	T	16126-16186-16294	Hap_10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	T2	16126-16294-16296-16301	Hap_17	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	K1a1b1a	16093-16136-16224-16234-16311	Hap_19	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5a	16069-16256-16270	Hap_20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
				24	19	22	27	55	8	88	100	125	25	60	68	36	67	41	24	106	28	120	17	61	18	50	33	22	15	6	19	9	23	
			N ind HT		9	10	6	11	1	35	32	58	12	32	28	18	29	9	12	7	8	65	10	19	5	18	6	10	11	1	2	3	13	
			N Ht inf		3	0	0	3	0	7	2	2	1	2	3	2	1	6	11	4	0	3	0	3	0	9	4	4	1	1	0	0	1	
			% inf/tot		15,79	0	0	5,455	0	7,955	2	1,6	4	3,333	4,412	5,556	1,493	14,63	45,83	3,774	0	2,5	0	4,918	0	18	12,12	18,18	6,667	16,67	0	0	4,348	
			% Ht part		47,37	45,45	22,22	20	12,5	39,77	32	46,4	48	53,33	41,18	50	43,28	22	50	6,604	28,57	54,17	58,82	31,15	27,78	36	18,18	45,45	73,33	16,67	10,53	33,33	56,52	
			% Ht non inf		31,58	45,45	22,22	14,55	12,5	31,82	30	44,8	44	50	36,76	44,44	41,79	7,317	4,167	2,83	28,57	51,67	58,82	26,23	27,78	18	6,061	27,27	66,67	0	10,53	33,33	52,17	
			Ht non inf		6	10	6	8	1	28	30	56	11	30	25	16	28	3	1	3	8	62	10	16	5	9	2	6	10	0	2	3	12	

			Haplotype:	UN_intra_enclos	UN_extra_enclos	GLN	HGW	HGCN	HGS	En_transd	MN_germany	EN_MN_Germany_Alsace	Cardial	Epicardial	LN_spain	Neo_GB	MNF	Yamnaya	Catacombes	unetice	CH_hungaria	CH_iberia	BBC_Spain	BBC_germany	BBC_GB	CWC	BA_armenie	EBA_GB	EBA_Spain	BA_scandinavie	IA_scy	IA_germany	IA_Spain	
Non inf	**H**	CRS	Hap_9	4	2	8	6	8	1	9	11	17	5	15	6	5	15	3	1	3	5	23	5	13	2	3	0	2	4	0	1	0	10	187
	K	16224-16311	Hap_4	2	1	1	0	0	0	5	5	7	4	5	4	2	5	0	0	0	1	6	2	1	2	2	1	1	0	0	0	3	0	59
	V	16298	Hap_8	1	1	0	0	0	0	4	1	7	1	1	2	2	1	0	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	30
Inf	**U4**	16356	Hap_14	1	1	0	0	3	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	6	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	20
	H5	16304	Hap_24	1	0	0	0	0	0	2	6	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	5	0	2	0	0	0	0	1	0	0	20
	K1b1a	16093-16224-16311-16399	Hap_11	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	3	0	1	1	0	0	0	0	16
	H1	16213	Hap_21	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	K1a	16093 - 16172 - 16224 - 16300	Hap_7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	H	tb 37	Hap_23	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Unique	**H2a2b**	16235-16291	Hap_25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	I	16111-16223	Hap_22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	U5a	16192 - 16256 - 16270 - 16293 - 16	Hap_5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	H ?	16086-16223	Hap_26	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
				19	24	22	27	55	8	88	100	125	25	60	68	36	67	41	24	106	28	120	17	61	18	50	33	22	15	6	19	9	23	
			N ind HT		8	9	6	11	1	22	24	33	10	22	14	13	21	4	7	6	6	39	7	22	4	11	2	4	6	0	2	3	10	
			N Ht inf		4	0	0	3	0	4	7	2	0	1	2	4	0	1	6	3	0	3	0	7	0	6	1	1	1	0	1	0	0	
			% inf/tot		16,67	0	0	5,455	0	4,545	7	1,6	0	1,667	2,941	11,11	0	2,439	25	2,83	0	2,5	0	11,48	0	12	3,03	4,545	6,667	0	5,263	0	0	
			% Ht part		33,33	40,91	22,22	20	12,5	25	24	26,4	40	36,67	20,59	36,11	31,34	9,756	29,17	5,66	21,43	32,5	41,18	36,07	22,22	22	6,061	18,18	40	0	10,53	33,33	43,48	
			% Ht non inf		16,67	40,91	22,22	14,55	12,5	20,45	17	24,8	40	35	17,65	25	31,34	7,317	4,167	2,83	21,43	30	41,18	24,59	22,22	10	3,03	13,64	33,33	0	5,263	33,33	43,48	
			Ht non inf		4	9	6	8	1	18	17	31	10	21	12	9	21	3	1	3	6	36	7	15	4	5	1	3	5	0	1	3	10	

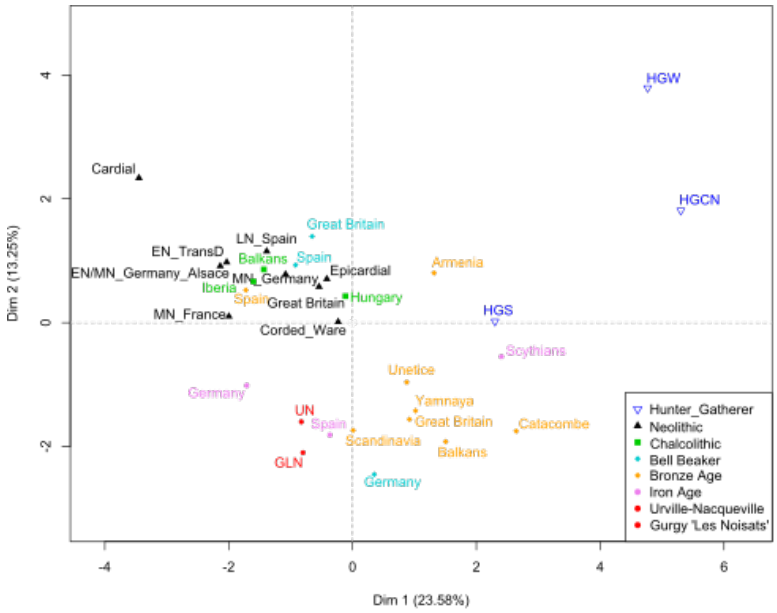
I.13. Table des FST

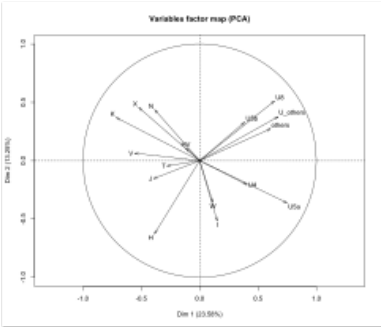
	UN_extra_enclos	UN_intra_enclos	GLN	HGW	HGCN	HGS	En_transd	EN_MN_Germany_Alsace	Cardial	MNF	Yamnaya	Catacombes	CH_hungaria	LN_spain	MN_germany	Neo_GB	BA_armenie	CH_iberia	BBC_Spain	CWC	BBC_germany	BBC_GB	EBA_GB	EBA_Spain	BA_scandinavie	IA_scy	IA_germany	IA_Spain	unetice	Epicardial
UN_extra_enclos	0.00000																													
UN_intra_enclos	0.01963	0.00000																												
GLN	0.01039	0.03139	0.00000																											
HGW	0.09502	0.09331	0.07392	0.00000																										
HGCN	0.10575	0.11188	0.10103	0.03103	0.00000																									
HGS	0.15043	0.22255	0.18243	0.07981	-0.01186	0.00000																								
En_transd	0.01863	0.04936	0.02072	0.11035	0.14636	0.16996	0.00000																							
EN_MN_Germany_Alsace	0.01716	0.04366	0.02391	0.11999	0.14994	0.17840	-0.00283	0.00000																						
Cardial	0.02078	0.01823	0.02160	0.07860	0.11644	0.21150	0.02885	0.03123	0.00000																					
MNF	0.00865	0.01431	0.00995	0.06774	0.10666	0.18111	0.04110	0.03868	0.01251	0.00000																				
Yamnaya	0.02755	0.04687	0.00793	0.05293	0.05566	0.08305	0.04275	0.05345	0.02926	0.04589	0.00000																			
Catacombes	0.04607	0.04848	0.02751	0.07418	0.08179	0.17575	0.07954	0.08197	0.04710	0.04518	0.02584	0.00000																		
CH_hungaria	0.04495	0.09678	0.01278	0.13862	0.16107	0.17480	0.00973	0.01882	0.06894	0.07277	0.02615	0.08735	0.00000																	
LN_spain	-0.00818	0.03057	0.02552	0.08371	0.10441	0.13987	0.02184	0.02495	0.01611	0.01678	0.04293	0.07136	0.05414	0.00000																
MN_germany	-0.00165	0.02274	0.00896	0.07856	0.11000	0.14742	0.00726	0.00795	0.00592	0.01094	0.03154	0.05614	0.02806	0.00053	0.00000															
Neo_GB	-0.01616	0.02396	0.02155	0.07285	0.08155	0.12620	0.02534	0.02696	0.02415	0.00942	0.03100	0.06526	0.05727	-0.01108	0.00014	0.00000														
BA_armenie	-0.00739	0.01375	0.00904	0.09586	0.12627	0.17103	0.02136	0.02454	0.00885	0.01942	0.03660	0.04465	0.04930	0.01189	0.00747	0.00931	0.00000													
CH_iberia	-0.00363	0.02099	0.01470	0.08023	0.10009	0.15208	0.03008	0.02991	0.01661	0.00727	0.04175	0.05207	0.05760	-0.00149	0.00354	-0.00644	0.01505	0.00000												
BBC_Spain	-0.00533	0.01848	0.04211	0.09483	0.09832	0.16641	0.03745	0.03319	0.01680	0.02554	0.04876	0.07882	0.08314	-0.01419	0.00564	-0.00876	0.00962	-0.00254	0.00000											
CWC	-0.00756	0.02440	0.00071	0.04954	0.07000	0.10726	0.02116	0.03017	0.01074	0.00878	0.00466	0.02644	0.03430	0.00246	0.00116	-0.00516	0.00763	0.00276	0.01329	0.00000										
BBC_germany	0.02127	0.01178	-0.00190	0.03912	0.06667	0.12557	0.04110	0.04606	0.01752	0.01873	0.00418	0.02077	0.04974	0.02972	0.01793	0.01941	0.02672	0.02260	0.02750	0.00274	0.00000									
BBC_GB	-0.01087	0.02992	0.02953	0.11490	0.12143	0.14074	0.00282	0.00129	0.02135	0.03720	0.02781	0.08263	0.02976	-0.01018	-0.00102	-0.00861	0.00961	0.01109	-0.01787	0.01075	0.03031	0.00000								
EBA_GB	-0.00045	0.01625	-0.01411	0.04640	0.04679	0.08671	0.03322	0.03289	0.01885	0.01728	-0.01133	0.02198	0.02845	0.01425	0.01222	0.00323	0.01752	0.01002	0.01391	-0.00626	-0.00718	0.00516	0.00000							
EBA_Spain	-0.01875	0.05009	0.02432	0.11150	0.11424	0.16130	0.03262	0.03050	0.04024	0.01392	0.04272	0.04979	0.04695	0.00422	0.00583	-0.00077	0.01368	-0.00720	0.01846	0.00283	0.04584	0.02162	0.01349	0.00000						
BA_scandinavie	0.07483	0.15645	0.06467	0.18664	0.21651	0.25224	-0.01641	0.01387	0.08505	0.12280	0.02821	0.15016	-0.01895	0.07988	0.03982	0.09859	0.06381	0.09915	0.14077	0.04425	0.08055	0.03523	0.05910	0.09455	0.00000					
IA_scy	0.02623	0.03475	0.01955	0.04027	0.04756	0.06063	0.04441	0.05029	0.01768	0.03518	-0.00009	0.02379	0.04248	0.02953	0.02032	0.02531	0.03906	0.03190	0.03070	0.00297	-0.00035	0.02025	-0.01037	0.02808	0.04039	0.00000				
IA_germany	0.01962	0.05592	0.09238	0.15820	0.13591	0.23624	0.08018	0.07363	0.06311	0.09234	0.06517	0.11025	0.12630	0.03949	0.05433	0.02895	0.04407	0.04661	-0.00173	0.05899	0.07041	0.00190	0.03424	0.06146	0.18182	0.07004	0.00000			
IA_Spain	0.04406	0.03615	0.02625	0.02443	0.05247	0.13682	0.06594	0.06966	0.02723	0.01530	0.02028	0.03083	0.08322	0.04096	0.03085	0.03335	0.04455	0.02530	0.05350	0.01351	0.00693	0.07128	0.01232	0.04183	0.15208	0.01927	0.12365	0.00000		
unetice	0.37393	0.38818	0.38277	0.39265	0.41176	0.42603	0.38403	0.39703	0.35489	0.40554	0.37536	0.40910	0.39691	0.36893	0.37617	0.37487	0.37869	0.39675	0.34408	0.36941	0.39266	0.35982	0.36277	0.37419	0.38472	0.35143	0.34953	0.38891	0.00000	
Epicardial	-0.00263	0.02173	0.01502	0.10938	0.13870	0.23012	0.02821	0.02581	0.01117	0.01081	0.05075	0.07574	0.06541	0.00083	0.00011	0.00023	0.00153	-0.00062	-0.00201	0.01046	0.02583	0.01166	0.02283	0.01554	0.13257	0.05720	0.05275	0.04346	0.39496	0.00000

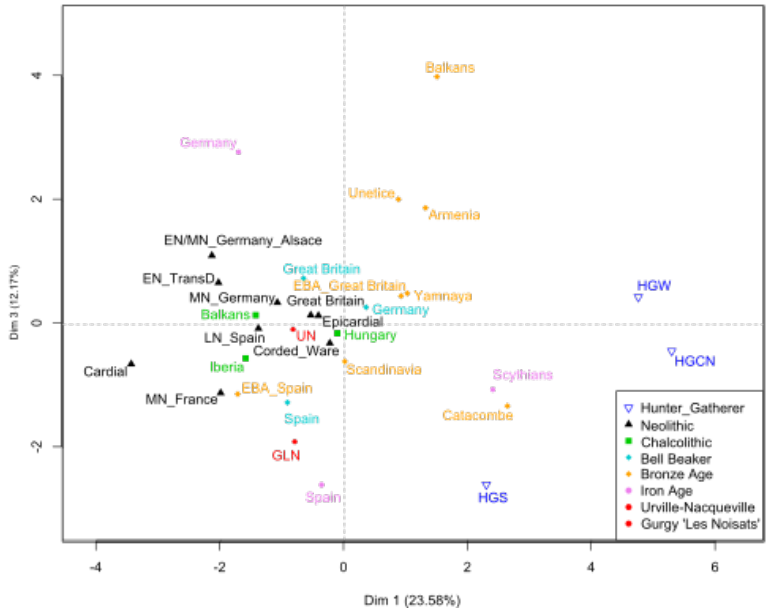
I.14. Taux de succès dans la récupération de l'ADN mitochondrial, selon le site et les éléments anatomiques. En bleu UN : Urville-Nacqueville et en GLN orange : Gurgy'Les Noisats

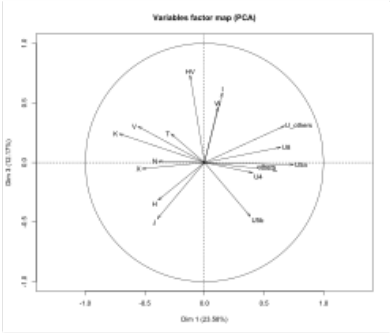


I.15. ACP prenant en compte les potentiels apparentements

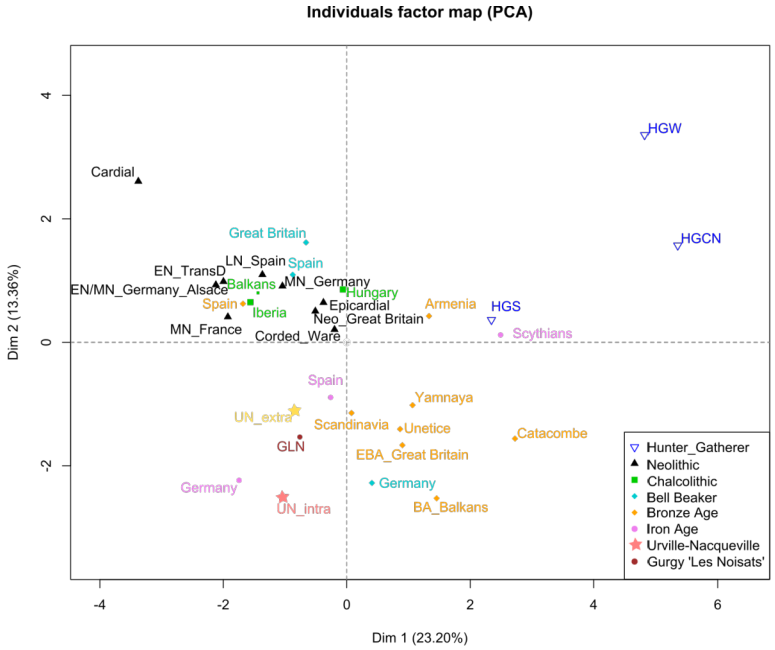


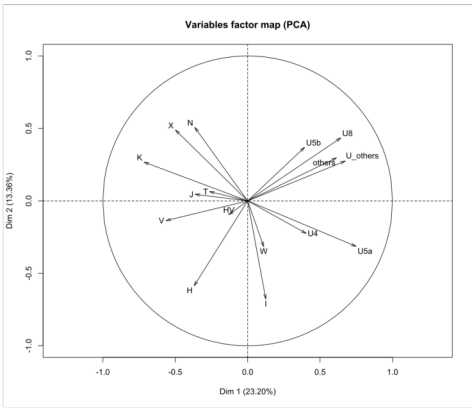


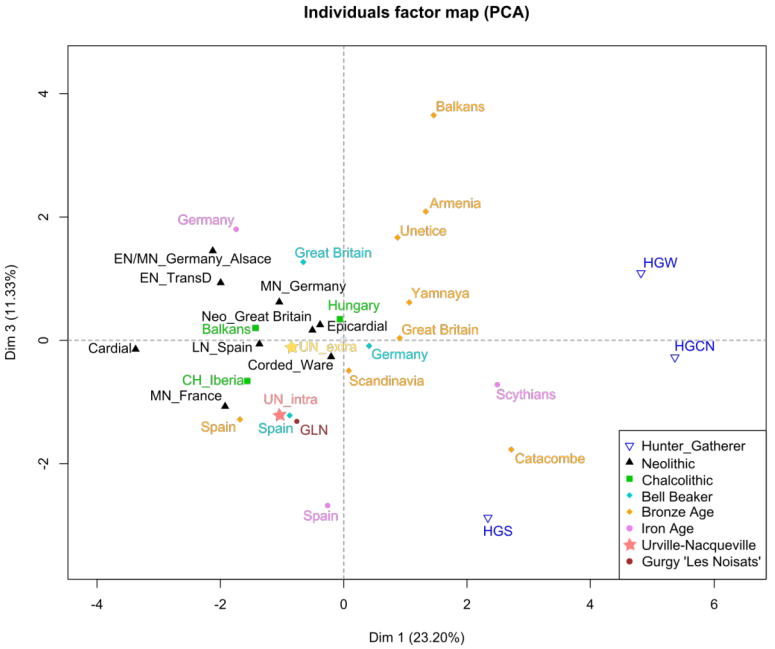


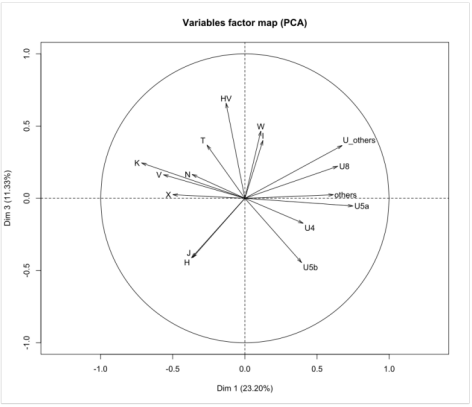


I.16. ACP considérant UN comme deux groupes (un groupe intra et un extra enclos)









II. Le site de Barbuise : fonctionnement et comparaisons diachroniques

II.1. Résultats des analyses sur le site de Barbuise

Individu	Sexe	Age	élement anatomique	SNP Hg	HVS-I sequence	HVS-1 Hg	Final HG-ht
1231			Pétreux	U4	CRS		U4_CRS
1236			Pétreux				
1237			Pétreux	H1 / J ?			
1238			Dent	H1			H1
1255		Adulte mature	Molaire	T			T
1257			Dent	N1a	16355-16356	N1a	N1a_16355-16356
1264			Dent	H	16311	H	H_16311
1265			Pétreux	I			I
1275			Dent	K	16224-16311	K	K_16224-16311
1281		4 ans +- 12 mois	Molaire	H1	16399	?	H1_16399
1328	**M**	adulte jeune	Molaire	H	16342	H	H_16342
1329		ND	Canine	H	16342	H	H_16342
1331			Pétreux	H			H
1332			Dent	K			K
1341				K	16093-16224-16311	K1a	K1a_16093-16224-16311
1345			Dent	H1			H1
1347			Dent	H			H
1348		immature	Dent	H	16093-16212	H	H_16093-16212
1351			Pétreux	U4	16134-16356	U4a1	U4a1_16134-16356
1352		12-15 ans	Dent	H/T ?	16126-16186-16189-16294	T1	T1_16126-16186-16189-16294
1355			Dent	U4			U4
1358		3-5 ans	Pétreux	H			H
1360			Dent	U4			U4
1361			Molaire	I	16129-16223-16391	I	I_16129-16223-16391
1363		Adulte mature	Molaire	U4	CRS		U4_CRS
1364			Pétreux	H/U4 ?			
1366			Dent	H/J ?			
1367			Pétreux	H	CRS		H_CRS
1368	**M**	Adulte mature	Molaire	K	16224-16311	K	K_16224-16311
1370		3 ans +- 12 mois	Pétreux	N1a/I	16129-16223-16391	I	I_16129-16223-16391
1371		Adulte mature	Pétreux	H			H
1372	**M**	Adulte mature	Molaire	H			H
1376	**M**	Adulte	MTC D	X/R ?	16189-16223-16248-16278	X2b	X2b_16189-16223-16248-16278
1377	**M**	Adulte	MTC	H	CRS		H_CRS
1379	**F**	adulte	Pétreux				
1397		Grand immature	Pétreux	H3	CRS		H3_CRS
1398	**M**	18-23 ans	Molaire				
1399			Pétreux	I	16129-16223-16391	I	I_16129-16223-16391
1400	**M**	Adulte mature	Molaire	H			H
1402			Pétreux				
1333-A		Adulte	Pétreux				
1333-B		7 ans +- 24 mois	Molaire	N1a/I	16172-16223-16355	N1a	N1a_16172-16223-16355
1349-A	**F**	adulte jeune	Molaire		16093-16212	H	H_16093-16212
1349-B	**F**	Adulte mature	Pétreux				T1a4 (genomic data)

II.2. Résultats des SNPs mitochondriaux

	M*	N*	N1a	I	W	X	R*	HV*	H	H1(J1)	H3	V	J	T	U*	U4	U5	K	
	10400	10873	13780	10034	3505	6371	12705	14766	2706	3010	6776	4580	12612	1888	11467	11332	13617	10550	
Individual	C/T	C/T	A/G	T/C	A/G	C/T	T/C	T/C	G/A	G/A	T/C	G/A	A/G	G/A	A/G	C/T	T/C	A/G	**Hg**
1231	C	T	A	T	A	C	C	CT	G	G	T	G	A	G	GA	CT	T	A	**U4**
1236	C	TC	A		A	C	C	CT	GA	G	T		A	G	GA	C	T	AG	
1237	C	TC	A	T	A	C	C	T	G	A	T	G	G	G	A	C	T	A	**H1/J ?**
1238	C	T	A	T	A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
1255	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T	G	A	A	A	C	T	A	**T**
1257	C	T	G	T	A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a**
1264	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1265	C	T	G	C	A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**I**
1275	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
1281	C	T	A	T	A	C	C	C	A	A	T	G	A	G	A	C	T	A	**H1**
1328	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1329	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1331	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A		A	C	T	A	**H**
1332	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
1341	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
1345	C	TC	A		A	C	C	C	A	A	T			G	A	C	T	A	**H1**
1347	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1348	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1351	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	T	T	A	**U4**
1352	C		A		A	C	C	C	A	A	T		A		A	C	T	A	**H**
1355	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	T	T	A	**U4**
1358	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T		A	G	A	C	T		**H**
1360	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	T	T	A	**U4**
1361	C	T	G	C	A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**I**
1363	C	T	A		A	C	C	T	G	G	T		A	G	G	T	T	A	**U4**
1364	C		A		A	C	C	T	GA	G	T				G	T	T	A	**H/U4 ?**
1366	C		A		A	C	C	CT	A	G	T		AG	G	A				**H/J ?**
1367	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1368	C	T	A	T	A	C	C	T	G	G	T	G	A	G	G	C	T	G	**K**
1370	C	T	G		A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a/I**
1371	C	T	A		A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1372	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1376	C	T	A		A	T	TC	T		G	T	G	A	GA	A	C	T	A	**X/R ?**
1377	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1379																			
1397	C	T	A		A	C	C	C	A	G	C	G	A	G	A	C	T	A	**H3**
1398																			
1399	C	T	A		A	T	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**X/R ?**
1400	C	T	A	T	A	C	C	C	A	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**H**
1402	C		A		A	C	TC	T	GA		T		A		A	C	T	A	
1333-A					A	C	C		G	GA				GA					
1333-B	C	T	G		A	C	T	T	G	G	T	G	A	G	A	C	T	A	**N1a/I**
1349-A																			
1349-B																			

II.3. Résultats des SNPs du chromosome Y

	E	E1b1b	F	G	I	J	K	R	R1a	R1b	
	L537	M215	M213	M201	M170	M304	M9	M207	M511	M343	
Individual	**G/A**	**A/G**	**C/T**	**G/T**	**A/C**	**A/C**	**C/G**	**A/G**	**T/C**	**C/A**	**Hg**
1231					C	C				C	
1236											
1237	G	A		G		CA	G	G	T	CA	**R1b**
1238					C	C		G		C	**R ?**
1257											
1264		A			C		G		T	CA	**R1b**
1265		A			C					C	
1275		A			C	CA			C	CA	**R1a/R1b ?**
1281		A			C	C	C			C	
1328					C	C				C	
1329											
1331					C	C				C	
1332											
1341					C	C				C	
1345					C		G			C	
1347	G	A		G			G	G	T	CA	**R1b**
1348											
1351	G	A		G	C	A	C	A	T	C	**I ?**
1352					C					C	
1355	G	A			C	CA				C	
1358											
1360	G	A			A	A		G	T	C	**R ?**
1361											
1363											
1364											
1366					C	A				C	
1367		A			C		G	G			**R ?**
1368		A					G	G	T	A	**R1a ?**
1370											
1371											
1372											
1376											
1377											
1379											
1397											
1398											
1399											
1400	G	A		G	C	C	G	G	T	CA	**R1b**
1402											

II.4. Base de données des populations anciennes

HGCN	Upper Paleolithic / Mesolithic	Central and Northern Europe	36000-5000	67 [2,5,7–16]
HGS	Upper Paleolithic / Mesolithic	Spain, Portugal	17000-5500	9 [12,17–20]
EN_TransD	Early Neolithic	Central Europe	6000-4900	103 [15,21,22]
EN/MN_Germany_Alsace	Early Neolithic + Middle Neolithic	Germany, Alsace	5500-4000	137 [13,22–29]
CARDIAL	Cardial	Spain	5475-4999	26 [19,24,30,31]
EPICARDIAL	Middle Neolithic	Spain	5200-3700	57 [18,30,32,33]
MN_France	Middle Neolithic	France	5000-3700	79 [34–36]
YAMNAYA	Yamnaya	Russia	5000-2143	43 [24,37,38]
CH_Balkans	Chalcolithic	Croatia, Romania	4725-1700	15 [22]
CAT	Catacombe (Early BA)	Russia	4700-4000	25 [37]
CH_Hungary	Chalcolithic	Hungary	4500-2850	28 [21]
MLN_Spain	Middle Late Neolithic	Spain	4365-2850	114 [19,39,40, 50]
MN_Germany	Middle Neolithic	Germany	4100-2650	109 [18,24–26]
Neo_Great_Britain	Neolithic	Great Britain	4000-2300	37 [41]
BA_Arménia	Bronze Age	Armenia	3039-855	33 [38,42]
CH_Ibérian	Chalcolithic	Iberian peninsula	3635-1700	205 [19,22,41,43,44, 50]
BBC_Spain	Bell Beaker	Spain	2900-1790	22 [41]
CWC	Corded Ware	Germany, Poland, Estonia	2880-2200	58 [24–26,38]
BBC_Germany	Bell Beaker	Germany	2500-2000	61 [24–26,41,45]
BBC_Great_Britain	Bell Beaker	Great Britain	2500-1400	27 [41]
EBA_Great_Britain	Early Bronze Age	Great Britain	2500-1200	18 [41]
BA_Spain	Bronze Age	Spain	2200-1200	82 [19, 50]
UNE	Unetice	Germany, Poland, Hungary	2200-1575	104 [24–26,38]
BA_Scandinavia	Bronze Age	Scandinavia	2100-400	23 [38,46]
IA_Scythes	Iron Age, Scythes	Black Sea (Moldaviea, Ukrainia)	700-200	20 [47]
IA_Germany	Iron Age (Late Halstatt / Early La Tene)	Germany	600-400	11 [48]
IA_La Hoya	Iron Age	Spain	400-300	24 [49]
IA_Spain	Iron Age	Spain	600-100	23 [50]
IA_Italy	Iron Age	Italy	800-600	10 [53]
IA_UN	Iron Age	France (Normandy)	120-80	43 [51, 52]
IA_GLN	Iron Age	France (Yonne)	300-100	28 [52]

1. Benazzi S, Slon V, Talamo S, Negrino F, Peresani M, Bailey SE, et al. Archaeology. The makers of the Protoaurignacian and implications for Neandertal extinction. Science [Internet]. 2015 May 15 [cited 2018 Mar 13];348(6236):793–6. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25908660

2. Posth C, Renaud G, Mittnik A, Drucker DG, Rougier H, Cupillard C, et al. Pleistocene mitochondrial genomes suggest a single major dispersal of non-africans and a late glacial population turnover in Europe. Curr Biol. 2016;26(6):827–33.

3. Caramelli D, Milani L, Vai S, Modi A, Pecchioli E, Girardi M, et al. A 28,000 Years Old Cro-Magnon mtDNA Sequence Differs from All Potentially Contaminating Modern Sequences. Harpending H, editor. PLoS One [Internet]. 2008 Jul 16 [cited 2018 Mar 13];3(7):e2700. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0002700

4. Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2003 May 27 [cited 2018 Mar 13];100(11):6593–7. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12743370

5. Fu Q, Mittnik A, Johnson PLF, Bos K, Lari M, Bollongino R, et al. Article A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. 2013;23:553–9.

6. Di Benedetto G, Nasidze IS, Stenico M, Nigro L, Krings M, Lanzinger M, et al. Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. Eur J Hum Genet [Internet]. 2000 Sep [cited 2018 Mar 13];8(9):669–77. Available from: http://www.nature.com/articles/5200514

7. Krause J, Briggs AW, Kircher M, Maricic T, Zwyns N, Derevianko A, et al. A Complete mtDNA Genome of an Early Modern Human from Kostenki, Russia. Curr Biol [Internet]. 2010 Feb 9 [cited 2018 Mar 13];20(3):231–6. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982209021393

8. Seguin-Orlando A, Korneliussen TS, Sikora M, Malaspinas A-S, Manica A, Moltke I, et al. Paleogenomics. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. Science [Internet]. 2014;346(6213):1113–8. Available from: http://science.sciencemag.org/content/early/2014/11/05/science.aaa0114.abstract

9. Bramanti B, Thomas MG, Haak W, Unterlaender M, Jores P, Tambets K, et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. Science [Internet]. 2009 Oct 2 [cited 2018 Mar 13];326(5949):137–40. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19729620

10. Jones ER, Gonzalez-Fortes G, Connell S, Siska V, Eriksson A, Martiniano R, et al. Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians. Nat Commun [Internet]. 2015;6:8912. Available from: http://www.nature.com/ncomms/2015/151116/ncomms9912/full/ncomms9912.html

11. Bollongino R, Nehlich O, Richards MP, Orschiedt J, Thomas MG, Sell C, et al. 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. Science [Internet]. 2013 Oct 25 [cited 2018 Mar 13];342(6157):479–81. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24114781

12. González-Fortes G, Jones ER, Lightfoot E, Bonsall C, Lazar C, Grandal-d'Anglade A, et al. Paleogenomic Evidence for Multi-generational Mixing between Neolithic Farmers and Mesolithic Hunter-Gatherers in the Lower Danube Basin. Curr Biol. 2017;27(12):1801–1810.e10.

13. Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S, Sudmant PH, et al. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. Nature [Internet]. 2014;513(7518):409–13. Available from: http://biorxiv.org/content/early/2013/12/23/001552.abstract

14. Der Sarkissian C, Balanovsky O, Brandt G, Khartanovich V, Buzhilova A, Koshel S, et al. Ancient DNA Reveals Prehistoric Gene-Flow from Siberia in the Complex Human Population History of North East Europe. PLoS Genet. 2013;9(2).

15. Szécsényi-nagy A, Brandt G, Keerl V, Jakucs J, Haak W. Tracing the genetic origin of Europe â€TM s first farmers reveals insights into their social organization Tracing the genetic origin of Europe ' s first farmers reveals insights into their social organization. 2014;0–38.

16. Skoglund P, Malmstrom H, Omrak A, Raghavan M, Valdiosera C, Gunther T, et al. Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers. Science (80-) [Internet]. 2014;344(6185):747–50. Available from: http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1253448

17. de-la-Rua C, Izagirre N, Alonso S, Hervella M. Ancient DNA in the Cantabrian fringe populations: A mtDNA study from Prehistory to Late Antiquity. Quat Int [Internet]. 2015 Apr 7 [cited 2018 Mar 13];364:306–11. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1040618215000580

18. Hervella M, Izagirre N, Alonso S, Fregel R, Alonso A, Cabrera VM, et al. Ancient DNA from Hunter-Gatherer and Farmer Groups from Northern Spain Supports a Random Dispersion Model for the Neolithic Expansion into Europe. Hofreiter M, editor. PLoS One [Internet]. 2012 Apr 25 [cited 2018 Mar 13];7(4):e34417. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0034417

19. Szécsényi-Nagy A, Roth C, Brandt G, Rihuete-Herrada C, Tejedor-Rodríguez C, Held P, et al. The maternal genetic make-up of the Iberian Peninsula between the Neolithic and the Early Bronze Age. Sci Rep. 2017;7(1):1–15.

20. Sánchez-Quinto F, Schroeder H, Ramirez O, Ávila-Arcos MC, Pybus M, Olalde I, et al. Genomic affinities of two 7,000-year-old Iberian hunter-gatherers. Curr Biol. 2012;22(16):1494–9.

21. Lipson M, Szécsényi-Nagy A, Mallick S, Pósa A, Stégmár B, Keerl V, et al. Parallel ancient genomic transects reveal complex population history of early European farmers. bioRxiv [Internet]. 2017;114488. Available from: http://biorxiv.org/content/early/2017/03/06/114488

22. Mathieson I, Roodenberg SA, Posth C, Szécsényi- A, Rohland N, Mallick S, et al. The Genomic H istory of Southeaste rn Europe. 2017;(1).

23. Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, Adler CJ, et al. Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities. PLoS Biol. 2010;8(11).

24. Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. Nature. 2015;522(7555):207–11.

25. Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Karimnia S, et al. Ancient DNA reveals key stages in the formation of central European mitochondrial genetic diversity. Science [Internet]. 2013 Oct 11 [cited 2016 Oct 13];342(6155):257–61. Available from: http://science.sciencemag.org/content/342/6155/257.abstract

26. Brotherton P, Haak W, Templeton J, Brandt G, Soubrier J, Jane Adler C, et al. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans. Nat Commun [Internet]. 2013;4:1764. Available from: http://www.nature.com/doifinder/10.1038/ncomms2656

27. Bramanti B. Ancient DNA : genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. Anthropologie. 2008;153–60.

28. Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, et al. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nat Commun. 2014;5:5257.

29. Rivollat M, Reveillas H, Mendisco F, Pemonge M-H, Justeau P, Couture C, et al. Ancient mitochondrial DNA from the middle neolithic necropolis of Obernai extends the genetic influence of the LBK to west of the Rhine. Am J Phys Anthropol [Internet]. 2016;161(January):1–8. Available from: http://doi.wiley.com/10.1002/ajpa.23055

30. Gamba C, FernÚndez E, Tirado M, Deguilloux MF, Pemonge MH, Utrilla P, et al. Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. Mol Ecol. 2012;21(1):45–56.

31. Olalde I, Schroeder H, Sandoval-Velasco M, Vinner L, Lobón I, Ramirez O, et al. A common genetic origin for early farmers from mediterranean cardial and central european LBK cultures. Mol Biol Evol. 2015;32(12):3132–42.

32. Lacan M, Keyser C, Ricaut F-X, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, et al. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. Proc Natl Acad Sci U S A. 2011 Jun 14;108(24):9788–91.

33. Diaz N., Solorzano E., Montiel R., Garcia C., Yanez C. MA. Colloques du Groupement des Anthropologistes de Langue Française (GALF). In 2004 [cited 2018 Mar 13]. Available from: http://www.didac.ehu.es/antropo/7/7-4/Diaz.pdf

34. Rivollat M, Mendisco F, Pemonge M-HH, Safi A, Saint-Marc D, Brémond A, et al. When the waves of European Neolithization met: first paleogenetic evidence from early farmers in the southern Paris Basin. PLoS One [Internet]. 2015 Jan 30 [cited 2016 Oct 13];10(4):e0125521. Available from: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0125521

35. Keller A, Graefen A, Ball M, Matzas M, Boisguerin V, Maixner F, et al. New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. Nat Commun [Internet]. 2012;3:698. Available from: http://dx.doi.org/10.1038/ncomms1701

36. Beau A, Rivollat M, Réveillas H, Pemonge MH, Mendisco F, Thomas Y, et al. Multi-scale ancient DNA analyses confirm the western origin of Michelsberg farmers and document probable practices of human sacrifice. PLoS One. 2017;12(7):1–16.

37. Wilde S, Timpson A, Kirsanow K, Kaiser E, Kayser M, Unterländer M, et al. Direct evidence for positive selection of skin, hair, and eye pigmentation in Europeans during the last 5,000 y. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2014;111(13):4832–7. Available from: http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3977302&tool=pmcentrez&rendertype=abstract

38. Allentoft ME, Sikora M, Sjögren KG, Rasmussen S, Rasmussen M, Stenderup J, et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. Nature. 2015;522(7555):167–72.

39. Alt KW, Zesch S, Garrido-Pena R, Knipper C, Szécsényi-Nagy A, Roth C, et al. A Community in Life and Death: The Late Neolithic Megalithic Tomb at Alto de Reinoso (Burgos, Spain). Halcrow SE, editor. PLoS One [Internet]. 2016 Jan 20 [cited 2018 Mar 13];11(1):e0146176. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0146176

40. Sampietro ML, Lao O, Caramelli D, Lari M, Pou R, Martí M, et al. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. Proceedings Biol Sci [Internet]. 2007 Sep 7 [cited 2018 Mar 13];274(1622):2161–7. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17609193

41. Olalde I, Brace S, Allentoft ME, Armit I, Kristiansen K, Booth T, et al. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. Nature. 2018;2.

42. Margaryan A, Derenko M, Hovhannisyan H, Malyarchuk B, Heller R, Khachatryan Z, et al. Eight Millennia of Matrilineal Genetic Continuity in the South Caucasus. Curr Biol [Internet]. 2017;27(13):2023–2028.e7. Available from: http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.087

43. Gómez-Sánchez D, Olalde I, Pierini F, Matas-Lalueza L, Gigli E, Lari M, et al. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) Reveals the Heterogeneity of Chalcolithic Populations. Hofreiter M, editor. PLoS One [Internet]. 2014 Aug 12 [cited 2018 Mar 13];9(8):e105105. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0105105

44. Günther T, Valdiosera C, Malmström H, Ureña I, Rodriguez-Varela R, Sverrisdóttir ÓO, et al. Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques. Proc Natl Acad Sci U S A [Internet]. 2015;112(38):11917–22. Available from: http://www.pnas.org/content/112/38/11917

45. Lee EJ, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Rinne C, Müller J, et al. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. J Archaeol Sci [Internet]. 2014 Nov 1 [cited 2018 Mar 13];51:174–80. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305440312003883

46. Mittnik A, Wang C-C, Pfrengle S, Daubaras M, Zariņa G, Hallgren F, et al. The genetic prehistory of the Baltic Sea region. Nat Commun. 2018;9(1):442.

47. Juras A, Krzewińska M, Nikitin AG, Ehler E, Chyleński M, Łukasik S, et al. Diverse origin of mitochondrial lineages in Iron Age Black Sea Scythians. Sci Rep. 2017;7(October 2016):1–10.

48. Knipper C, Meyer C, Jacobi F, Roth C, Fecher M, Stephan E, et al. Social differentiation and land use at an Early Iron Age "princely seat": Bioarchaeological investigations at the Glauberg (Germany). J Archaeol Sci. 2014;41:818–35.

49. Núñez C, Baeta M, Cardoso S, Palencia-Madrid L, García-Romero N, Llanos A, et al. Mitochondrial DNA Reveals the Trace of the Ancient Settlers of a Violently Devastated Late Bronze and Iron Ages Village. Calafell F, editor. PLoS One. 2016 May 13;11(5):e0155342.

50. Olalde I, Mallick S, Patterson N, Rohland N, Villalba-Mouco V, Silva M, et al. The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years. Science (80-) [Internet]. 2019 Mar 15 [cited 2019 Mar 19];363(6432):1230–4. Available from: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30872528

51. Fischer C-E, Lefort A, Pemonge M-H, Couture-Veschambre C, Rottier S, Deguilloux M-F. The multiple maternal legacy of the Late Iron Age group of Urville-Nacqueville (France, Normandy) documents a long-standing genetic contact zone in northwestern France. Calafell F, editor. PLoS One [Internet]. 2018 Dec 6 [cited 2018 Dec 7];13(12):e0207459. Available from: http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0207459

52. Fischer C-E, Pemonge M-H, Santos F, Houzelot H, Couture-Veschambre C, Lefort A, et al. Multi-scale archaeogenetic study of two French Iron Age communities: From internal social- to broad-scale population dynamics. J Archaeol Sci Reports [Internet]. 2019 Oct 1 [cited 2019 Jul 24];27:101942. Available from: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2352409X19302834?dgcid=author

53. Serventi P, Panicucci C, Bodega R, De Fanti S, Sarno S, Fondevila Alvarez M, et al. Iron Age Italic population genetics: the Piceni from Novilara (8th–7th century BC). Ann Hum Biol [Internet]. 2018 Jan 2;45(1):34–43. Available from: https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/03014460.2017.1414876

II.5. Fréquence des haplogroupes dans les populations anciennes

	H	H1	HV	I	J	K	N1a	N*	T	U4	U5a	U5b	U8	U_others	V	W	X	others	Total
BA_Armenie	18,182	0,000	6,061	3,030	3,030	18,182	0,000	0,000	18,182	6,061	0,000	0,000	3,030	12,121	0,000	3,030	0,000	9,091	100,000
BA_GB	5,556	11,111	0,000	16,667	11,111	11,111	0,000	0,000	11,111	0,000	16,667	11,111	0,000	5,556	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
BA_Scandinavia	20,833	12,500	0,000	4,167	8,333	4,167	4,167	0,000	29,167	0,000	16,667	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
BA_Spain_Total	6,098	19,512	6,098	0,000	20,732	19,512	1,220	0,000	4,878	0,000	1,220	15,854	0,000	0,000	2,439	0,000	2,439	0,000	100,000
BBC_GB	11,111	3,704	0,000	0,000	0,000	25,926	3,704	0,000	14,815	0,000	22,222	3,704	0,000	0,000	0,000	3,704	3,704	7,407	100,000
BBC_Germany	32,787	13,115	1,639	3,279	1,639	4,918	0,000	0,000	11,475	4,918	11,475	4,918	0,000	1,639	1,639	6,557	0,000	0,000	100,000
BBC_Spain	13,636	18,182	0,000	0,000	0,000	36,364	0,000	0,000	4,545	0,000	0,000	18,182	0,000	0,000	0,000	0,000	4,545	4,545	100,000
Cardial	23,077	3,846	0,000	0,000	7,692	23,077	3,846	11,538	7,692	0,000	0,000	0,000	0,000	3,846	3,846	0,000	11,538	0,000	100,000
Catacombes	28,000	0,000	0,000	4,000	12,000	0,000	0,000	0,000	0,000	24,000	16,000	0,000	0,000	8,000	0,000	0,000	0,000	8,000	100,000
CH_Balkans	13,333	6,667	6,667	0,000	13,333	33,333	0,000	6,667	6,667	6,667	0,000	6,667	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
CH_Hungary	14,286	3,571	3,571	0,000	14,286	7,143	3,571	0,000	35,714	0,000	7,143	7,143	3,571	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
CH_Iberique_Total	11,707	11,707	3,415	0,000	16,585	22,439	0,000	0,000	8,293	1,463	2,927	12,683	0,000	0,976	3,415	0,000	3,415	0,976	100,000
CWC	18,966	1,724	1,724	1,724	10,345	17,241	0,000	0,000	15,517	6,897	6,897	6,897	0,000	5,172	0,000	1,724	5,172	0,000	100,000
EN/MN_Alsace_Germany	14,599	2,920	5,839	0,000	11,679	20,438	9,489	1,460	23,358	0,000	1,460	0,730	0,000	1,460	3,650	2,190	0,730	0,000	100,000
EN_TransD	17,476	0,000	1,942	0,000	10,680	20,388	6,796	0,000	26,214	0,971	0,971	0,000	0,971	2,913	5,825	1,942	2,913	0,000	100,000
Epicardial	31,579	0,000	3,509	1,754	8,772	21,053	0,000	0,000	10,526	0,000	0,000	3,509	0,000	14,035	0,000	0,000	5,263	0,000	100,000
HGCN	2,985	0,000	0,000	0,000	0,000	4,478	0,000	0,000	0,000	11,940	31,343	20,896	8,955	14,925	0,000	0,000	0,000	4,478	100,000
HGS_total	33,333	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	11,111	55,556	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
HGW	7,407	0,000	3,704	0,000	0,000	0,000	0,000	3,704	0,000	0,000	7,407	29,630	7,407	25,926	0,000	0,000	0,000	14,815	100,000
IA_GDF	37,143	5,714	0,000	14,286	0,000	11,429	5,714	0,000	8,571	14,286	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	2,857	0,000	100,000
IA_Germany	36,364	0,000	9,091	9,091	0,000	27,273	0,000	0,000	0,000	0,000	9,091	0,000	0,000	0,000	9,091	0,000	0,000	0,000	100,000
IA_GLN	32,143	25,000	3,571	0,000	10,714	7,143	0,000	0,000	14,286	0,000	7,143	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
IA_Iberia	17,391	26,087	8,696	4,348	21,739	4,348	0,000	0,000	4,348	0,000	0,000	4,348	0,000	4,348	0,000	0,000	4,348	0,000	100,000
IA_Italie	40,000	20,000	10,000	0,000	20,000	10,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000
IA_Scythian	20,000	0,000	0,000	0,000	10,000	0,000	0,000	5,000	5,000	0,000	25,000	5,000	0,000	0,000	0,000	5,000	0,000	25,000	100,000
IA_Spain_LH	12,000	24,000	0,000	0,000	36,000	4,000	0,000	0,000	0,000	0,000	8,000	12,000	0,000	0,000	0,000	4,000	0,000	0,000	100,000
IA_UN	39,535	0,000	0,000	4,651	6,977	20,930	0,000	0,000	6,977	4,651	6,977	2,326	0,000	0,000	4,651	2,326	0,000	0,000	100,000
MLN_Spain	11,111	6,944	2,778	1,389	8,333	22,222	0,000	0,000	13,889	2,778	0,000	16,667	0,000	2,778	1,389	1,389	8,333	0,000	100,000
MLN_Spain	7,143	9,524	2,381	0,000	19,048	19,048	0,000	0,000	7,143	0,000	2,381	21,429	0,000	0,000	2,381	0,000	9,524	0,000	100,000
MLN_Spain_Total	9,649	7,895	2,632	0,877	12,281	21,053	0,000	0,000	11,404	1,754	0,877	18,421	0,000	1,754	1,754	0,877	8,772	0,000	100,000
MN_France	22,785	13,924	0,000	0,000	12,658	21,519	5,063	0,000	6,329	1,266	2,532	5,063	0,000	1,266	2,532	1,266	3,797	0,000	100,000
MN_Germany	22,018	3,670	2,752	0,000	11,009	19,266	3,670	0,000	12,844	0,000	1,835	6,422	1,835	3,670	1,835	4,587	4,587	0,000	100,000
Neo_GB	8,108	13,514	2,703	0,000	10,811	24,324	0,000	0,000	8,108	0,000	8,108	8,108	2,703	5,405	2,703	2,703	2,703	0,000	100,000
Unetice	20,192	0,000	1,923	13,462	5,769	8,654	0,000	0,000	8,654	1,923	13,462	2,885	2,885	7,692	2,885	4,808	4,808	0,000	100,000
Yamnaya	25,581	0,000	0,000	2,326	2,326	4,651	2,326	0,000	25,581	6,977	18,605	0,000	0,000	0,000	0,000	6,977	2,326	2,326	100,000

II.6. Haplotypes partagés avec les populations anciennes

		Haplotype:	GDF	UN	GLN	HGW	HGCN	HGS	EN_transD	EN_MN_All_Als	Cardial	MN_France	Yamnaya	Catacombes	CH_Hongrie	LN_spain	MN_Allemagne	Neo_GB	BA_armenie	Ch_Iberia	BBC_Spain	CWC	BBC_Germany	BBC_Great Britain	EBA_Great Britain	EBA_Spain	BA Scandinavia	IA_Scythes	IA_Germany	IA_La Hoya	Unetice	Epicardial	IA_Italia	IA_Spain	
H	CRS	Hap_1	5	8	8	6	8	2	9	17	5	15	3	1	5	11	11	5	0	33	5	3	13	1	2	12	0	1	0	10	3	15	2	8	227
K1a	16093-16224-16311	Hap_13	1	1	0	0	0	0	5	12	0	1	0	0	1	12	6	5	1	21	3	0	0	1	1	4	0	0	0	0	0	6	0	1	82
K	16224-16311	Hap_2	2	2	1	0	0	0	5	7	4	5	0	0	1	6	5	2	1	6	2	2	1	2	1	2	0	0	3	0	0	5	1	0	66
H	16311	Hap_12	1	0	0	0	0	0	1	4	1	0	1	2	1	0	3	0	3	2	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	3	0	1	28
I	16129-16223-16391	Hap_7	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	10
U4	161634-16356	Hap_5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
H	16342	Hap_3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
H	16093-16212	Hap_4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
T	16126-16186-16189-16294	Hap_6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
X2b	16189-16223-16248-16278	Hap_8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
N1a	16172-16223-16355	Hap_9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
H	16093-16212	Hap_10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
T1a4	16126-16163-16169-16186-16189-16248-16263-16294	Hap_11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
			22	43	22	27	55	10	88	125	25	67	41	24	28	111	100	36	33	168	17	50	61	18	22	63	6	19	9	23	106	60	10	23	1512

total ht	12	9	6	8	2	20	40	10	21	6	3	8	29	26	12	5	62	10	7	15	5	9	19	0	1	4	10	3	30	3	10	
ht inf	1	0	0	0	0	1	4	1	0	3	2	1	0	4	0	3	2	0	2	1	1	5	1	0	0	1	0	0	4	0	1	
ht non inf	11	9	6	8	2	19	36	9	21	3	1	7	29	22	12	2	60	10	5	14	4	4	18	0	1	3	10	3	26	3	9	
% inf	2,33	0,00	0,00	0,00	0,00	1,14	3,20	4,00	0,00	7,32	8,33	3,57	0,00	4,00	0,00	9,09	1,19	0,00	4,00	1,64	5,56	22,73	1,59	0,00	0,00	11,11	0,00	0,00	6,67	0,00	4,35	
% total	27,91	40,91	22,22	14,55	20,00	22,73	32,00	40,00	31,34	14,63	12,50	28,57	26,13	26,00	33,33	15,15	36,90	58,82	14,00	24,59	27,78	40,91	30,16	0,00	5,26	44,44	43,48	2,83	50,00	30,00	43,48	

II.7. Table des FST avec les populations anciennes

	GDF	UN	GLN	HGW	HGCN	HGS	EN_transD	EN_MN_All_Als	Cardial	MN_France	Yamnaya	Catacombes	CH_Hongrie	LN_spain	MN_Allemagne	Neo_GB	BA_armenie	Ch_Iberia	BBC_spain	cwc	bbc_germany	bbc_gb	eba_gb	eba_spain	ba_scandinavie	ia_scythes	ia_allemagne	IA_la_hoya	unetice	Epicardial	IA_italie	IA_spain
GDF	0.00000																															
UN	0.01041	0.00000																														
GLN	0.02275	0.01145	0.00000																													
HGW	0.08721	0.08620	0.07392	0.00000																												
HGCN	0.12953	0.10462	0.10103	0.03103	0.00000																											
HGS	0.13622	0.11486	0.11574	0.03490	-0.01479	0.00000																										
EN_transD	0.03564	0.03183	0.02072	0.11035	0.14636	0.11930	0.00000																									
EN_MN_All_Als	0.03504	0.02709	0.02391	0.11999	0.14994	0.12074	-0.00283	0.00000																								
Cardial	-0.00436	0.01318	0.02160	0.07860	0.11644	0.12801	0.02885	0.03123	0.00000																							
MN_France	0.02077	0.00330	0.00995	0.06774	0.10666	0.11791	0.04110	0.03868	0.01251	0.00000																						
Yamnaya	0.03951	0.03622	0.00793	0.05293	0.05566	0.04776	0.04275	0.05345	0.02926	0.04589	0.00000																					
Catacombes	0.07012	0.04039	0.02751	0.07418	0.08179	0.11000	0.07954	0.08197	0.04710	0.04518	0.02584	0.00000																				
CH_Hongrie	0.08106	0.06822	0.01278	0.13862	0.16107	0.12765	0.00973	0.01882	0.06894	0.07277	0.02615	0.08735	0.00000																			
LN_spain	0.02996	0.00762	0.01972	0.07230	0.09302	0.08850	0.02565	0.02819	0.01678	0.01339	0.03942	0.05975	0.04880	0.00000																		
MN_Allemagne	0.01455	0.00589	0.00896	0.07856	0.11000	0.09871	0.00726	0.00795	0.00592	0.01094	0.03154	0.05614	0.02806	0.00285	0.00000																	
Neo_GB	0.03013	-0.00457	0.02155	0.07285	0.08155	0.08575	0.02534	0.02696	0.02415	0.00942	0.03100	0.06526	0.05727	-0.00813	0.00014	0.00000																
BA_armenie	0.00777	-0.00169	0.00904	0.09586	0.12627	0.11986	0.02136	0.02454	0.00885	0.01942	0.03660	0.04465	0.04930	0.01773	0.00747	0.00931	0.00000															
Ch_Iberia	0.03521	0.00466	0.01285	0.08073	0.10135	0.10881	0.03215	0.03161	0.01932	0.00862	0.04321	0.05041	0.05445	-0.00157	0.00543	-0.00260	0.01789	0.00000														
BBC_spain	0.02226	-0.00236	0.04211	0.09483	0.09832	0.10569	0.03745	0.03319	0.01680	0.02554	0.04876	0.07882	0.08314	-0.00769	0.00564	-0.00876	0.00962	0.00059	0.00000													
cwc	0.01697	0.00267	0.00071	0.04954	0.07000	0.06886	0.02116	0.03017	0.01074	0.00878	0.00466	0.02644	0.03430	0.00134	0.00116	-0.00516	0.00763	0.00479	0.01329	0.00000												
bbc_germany	0.02194	0.01340	-0.00190	0.03912	0.06667	0.07706	0.04110	0.04606	0.01752	0.01873	0.00418	0.02077	0.04974	0.02612	0.01793	0.01941	0.02672	0.02425	0.02750	0.00274	0.00000											
bbc_gb	0.02915	0.00518	0.02953	0.11490	0.12143	0.08966	0.00282	0.00129	0.02135	0.03720	0.02781	0.08263	0.02976	-0.00135	-0.00102	-0.00861	0.00961	0.01425	-0.01787	0.01075	0.03031	0.00000										
eba_gb	0.02141	0.00330	-0.01411	0.04640	0.04679	0.04581	0.03322	0.03289	0.01885	0.01728	-0.01133	0.02198	0.02845	0.01070	0.01222	0.00323	0.01752	0.01112	0.01391	-0.00626	-0.00718	0.00516	0.00000									
eba_spain	0.04058	0.00550	0.01842	0.07549	0.09218	0.08680	0.03693	0.03450	0.02688	0.00911	0.04491	0.04601	0.05714	0.00105	0.00900	-0.00195	0.02014	-0.00287	0.01024	0.00546	0.03215	0.02248	0.01393	0.00000								
ba_scandinavie	0.08039	0.11151	0.06467	0.18664	0.21651	0.15854	-0.01641	0.01387	0.08505	0.12280	0.02821	0.15016	-0.01895	0.07509	0.03982	0.09859	0.06381	0.09764	0.14077	0.04425	0.08055	0.03523	0.05910	0.09735	0.00000							
ia_scythes	0.03539	0.03143	0.01955	0.04027	0.04756	0.02498	0.04441	0.05029	0.01768	0.03518	-0.00009	0.02379	0.04248	0.02324	0.02032	0.02531	0.03906	0.03175	0.03070	0.00297	-0.00035	0.02025	-0.01037	0.02798	0.04039	0.00000						
ia_allemagne	0.07118	0.02982	0.09238	0.15820	0.13591	0.16016	0.08018	0.07363	0.06311	0.09234	0.06517	0.11025	0.12630	0.04563	0.05433	0.02895	0.04407	0.05106	-0.00173	0.05899	0.07041	0.00190	0.03424	0.05703	0.18182	0.07004	0.00000					
IA_la_hoya	0.04983	0.03138	0.02625	0.02443	0.05247	0.06583	0.06594	0.06966	0.02723	0.01530	0.02028	0.03083	0.08322	0.02934	0.03085	0.03335	0.04455	0.02568	0.05350	0.01351	0.00693	0.07128	0.01232	0.02370	0.15208	0.01927	0.12365	0.00000				
unetice	0.34719	0.38996	0.38277	0.39265	0.41176	0.40451	0.38403	0.39703	0.35489	0.40554	0.37536	0.40910	0.39691	0.37366	0.37617	0.37487	0.37869	0.40325	0.34408	0.36941	0.39266	0.35982	0.36277	0.38562	0.38472	0.35143	0.34953	0.38891	0.00000			
Epicardial	0.01808	-0.00192	0.01502	0.10938	0.13870	0.16673	0.02821	0.02581	0.01117	0.01081	0.05075	0.07574	0.06541	0.00345	0.00011	0.00023	0.00153	0.00154	-0.00201	0.01046	0.02583	0.01166	0.02283	0.01075	0.13257	0.05720	0.05275	0.04346	0.39496	0.00000		
IA_italie	0.02981	-0.01029	-0.01158	0.06085	0.07764	0.09652	0.02546	0.02570	0.00385	-0.01593	0.00831	-0.02181	0.03442	0.00374	-0.00031	0.00378	-0.00519	-0.00955	0.03242	-0.01493	-0.00061	0.03383	-0.01250	-0.01684	0.09091	0.00722	0.08046	-0.01415	0.39095	0.01072	0.00000	
IA_spain	0.02578	0.01248	0.00521	0.08580	0.13203	0.13783	0.01941	0.02225	0.01274	0.00965	0.03869	0.04153	0.03080	0.00587	0.00133	0.01406	0.01071	0.00036	0.02860	0.00526	0.02256	0.03238	0.01829	-0.00029	0.06192	0.02472	0.08011	0.02775	0.36610	0.00508	-0.02465	0.00000

	GDF	UN	GLN	HGW	HGCN	HGS	EN_transD	EN_MN_All_Als	Cardial	MN_France	Yamnaya	Catacombes	CH_Hongrie	LN_spain	MN_Allemagne	Neo_GB	BA_armenie	Ch_Iberia	BBC_spain	cwc	bbc_germany	bbc_gb	eba_gb	eba_spain	ba_scandinavie	ia_scythes	ia_allemagne	IA_la_hoya	unetice	Epicardial	IA_italie	IA_spain
GDF	*																															
UN	0.16895+-0.0124	*																														
GLN	0.07812+-0.0102	0.14551+-0.0106	*																													
HGW	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*																												
HGCN	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03613+-0.0050	*																											
HGS	0.00098+-0.0010	0.00195+-0.0014	0.00195+-0.0014	0.12500+-0.0105	0.65137+-0.0149	*																										
EN_transD	0.01758+-0.0037	0.00684+-0.0034	0.06738+-0.0075	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	*																									
EN_MN_All_Als	0.01855+-0.0044	0.00879+-0.0032	0.06738+-0.0092	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0019	0.67676+-0.0165	*																								
Cardial	0.53711+-0.0133	0.12305+-0.0102	0.09375+-0.0096	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03516+-0.0049	0.03027+-0.0061	*																							
MN_France	0.05273+-0.0078	0.26562+-0.0121	0.15625+-0.0116	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.10156+-0.0101	*																						
Yamnaya	0.01465+-0.0034	0.00195+-0.0014	0.20605+-0.0119	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.04199+-0.0057	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.02734+-0.0051	0.00000+-0.0000	*																					
Catacombes	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.07324+-0.0084	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00879+-0.0032	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00488+-0.0020	0.00000+-0.0000	0.04102+-0.0062	*																				
CH_Hongrie	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.19922+-0.0120	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.17383+-0.0118	0.06152+-0.0078	0.00586+-0.0026	0.00000+-0.0000	0.03125+-0.0059	0.00000+-0.0000	*																			
LN_spain	0.01855+-0.0041	0.13379+-0.0122	0.05859+-0.0084	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.06738+-0.0087	0.01758+-0.0037	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.00098+-0.0010	*																		
MN_Allemagne	0.10547+-0.0109	0.16113+-0.0134	0.18359+-0.0107	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0023	0.08008+-0.0106	0.05859+-0.0063	0.23340+-0.0136	0.03125+-0.0062	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.01855+-0.0041	0.20215+-0.0118	*																	
Neo_GB	0.03809+-0.0053	0.56543+-0.0136	0.09277+-0.0095	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0024	0.02051+-0.0029	0.01660+-0.0039	0.07031+-0.0091	0.12305+-0.0090	0.01172+-0.0030	0.00293+-0.0016	0.00098+-0.0010	0.87988+-0.0082	0.40430+-0.0160	*																
BA_armenie	0.24219+-0.0123	0.47656+-0.0211	0.19043+-0.0102	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.03906+-0.0057	0.02441+-0.0047	0.18262+-0.0107	0.02148+-0.0040	0.00391+-0.0019	0.00391+-0.0019	0.00684+-0.0023	0.02539+-0.0047	0.15234+-0.0138	0.16016+-0.0130	*															
Ch_Iberia	0.01758+-0.0046	0.18359+-0.0106	0.11230+-0.0109	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.04883+-0.0080	0.05664+-0.0057	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.59961+-0.0148	0.06152+-0.0080	0.56445+-0.0158	0.03223+-0.0064	*														
BBC_spain	0.13379+-0.0104	0.44824+-0.0176	0.03711+-0.0056	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00684+-0.0023	0.03613+-0.0057	0.04395+-0.0067	0.18164+-0.0129	0.05664+-0.0074	0.01270+-0.0034	0.00000+-0.0000	0.00098+-0.0010	0.62109+-0.0191	0.28906+-0.0098	0.58691+-0.0157	0.20508+-0.0114	0.40820+-0.0143	*													
cwc	0.09570+-0.0093	0.32617+-0.0159	0.40820+-0.0113	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.01074+-0.0033	0.01074+-0.0026	0.00195+-0.0014	0.15723+-0.0096	0.08594+-0.0088	0.24707+-0.0110	0.03223+-0.0058	0.00781+-0.0024	0.34180+-0.0177	0.38477+-0.0161	0.64258+-0.0132	0.16406+-0.0126	0.18457+-0.0138	0.16406+-0.0131	*												
bbc_germany	0.04590+-0.0069	0.04102+-0.0054	0.47852+-0.0154	0.00293+-0.0016	0.00000+-0.0000	0.00977+-0.0029	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.06250+-0.0069	0.00977+-0.0026	0.22656+-0.0164	0.05469+-0.0085	0.00195+-0.0014	0.00000+-0.0000	0.00293+-0.0016	0.03027+-0.0042	0.00781+-0.0028	0.00293+-0.0016	0.04102+-0.0068	0.27441+-0.0121	*											
bbc_gb	0.09375+-0.0104	0.25391+-0.0142	0.10645+-0.0113	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.01758+-0.0044	0.33496+-0.0178	0.35645+-0.0144	0.13867+-0.0103	0.02246+-0.0040	0.07227+-0.0082	0.00000+-0.0000	0.08008+-0.0085	0.46387+-0.0182	0.43359+-0.0122	0.58203+-0.0151	0.20117+-0.0137	0.13672+-0.0089	0.73633+-0.0165	0.17871+-0.0106	0.04492+-0.0066	*										
eba_gb	0.13770+-0.0112	0.32031+-0.0127	0.75195+-0.0127	0.00781+-0.0034	0.02246+-0.0040	0.06934+-0.0086	0.02832+-0.0046	0.02441+-0.0050	0.14844+-0.0118	0.08105+-0.0113	0.82520+-0.0123	0.10059+-0.0110	0.07910+-0.0086	0.15039+-0.0123	0.11621+-0.0097	0.34277+-0.0145	0.09863+-0.0085	0.14355+-0.0093	0.18945+-0.0124	0.65918+-0.0125	0.68848+-0.0143	0.32031+-0.0111	*									
eba_spain	0.00488+-0.0025	0.23535+-0.0117	0.08984+-0.0091	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.01074+-0.0030	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.03418+-0.0064	0.08496+-0.0075	0.00000+-0.0000	0.00781+-0.0024	0.00195+-0.0014	0.34473+-0.0179	0.07324+-0.0069	0.48438+-0.0136	0.02637+-0.0044	0.68262+-0.0138	0.20410+-0.0113	0.20508+-0.0123	0.00098+-0.0010	0.10156+-0.0095	0.14648+-0.0113	*								
ba_scandinavie	0.08203+-0.0073	0.01074+-0.0026	0.07520+-0.0081	0.00195+-0.0014	0.00195+-0.0014	0.00879+-0.0025	0.53516+-0.0131	0.28027+-0.0134	0.04883+-0.0059	0.00879+-0.0032	0.19434+-0.0109	0.00879+-0.0032	0.55469+-0.0172	0.05371+-0.0068	0.11914+-0.0093	0.02930+-0.0060	0.06738+-0.0073	0.02441+-0.0053	0.01270+-0.0034	0.10840+-0.0105	0.03516+-0.0055	0.20898+-0.0148	0.08105+-0.0089	0.03223+-0.0063	*							
ia_scythes	0.02344+-0.0041	0.02148+-0.0040	0.13672+-0.0101	0.02832+-0.0051	0.01074+-0.0033	0.13965+-0.0125	0.01172+-0.0036	0.00879+-0.0038	0.11816+-0.0095	0.00879+-0.0029	0.43164+-0.0147	0.11719+-0.0104	0.02734+-0.0063	0.04492+-0.0067	0.06445+-0.0070	0.07715+-0.0073	0.01074+-0.0033	0.02930+-0.0052	0.06348+-0.0071	0.32812+-0.0142	0.42383+-0.0178	0.15137+-0.0093	0.68652+-0.0175	0.04102+-0.0078	0.12402+-0.0108	*						
ia_allemagne	0.03223+-0.0051	0.11133+-0.0091	0.01074+-0.0036	0.00000+-0.0000	0.00586+-0.0022	0.00293+-0.0016	0.02246+-0.0044	0.03809+-0.0064	0.03320+-0.0062	0.00195+-0.0014	0.03516+-0.0066	0.00879+-0.0029	0.00586+-0.0026	0.04980+-0.0072	0.03809+-0.0069	0.16406+-0.0103	0.05762+-0.0065	0.04590+-0.0067	0.42188+-0.0182	0.03027+-0.0056	0.02344+-0.0039	0.43164+-0.0149	0.12207+-0.0110	0.04199+-0.0056	0.00391+-0.0019	0.01758+-0.0039	*					
IA_la_hoya	0.00195+-0.0014	0.04395+-0.0048	0.07324+-0.0082	0.09375+-0.0097	0.00684+-0.0027	0.04395+-0.0071	0.00098+-0.0010	0.00000+-0.0000	0.06445+-0.0083	0.09766+-0.0099	0.07031+-0.0072	0.05762+-0.0063	0.00098+-0.0010	0.02246+-0.0051	0.01758+-0.0042	0.05078+-0.0082	0.00391+-0.0019	0.02930+-0.0046	0.02246+-0.0054	0.10449+-0.0093	0.20605+-0.0142	0.00293+-0.0016	0.19141+-0.0100	0.05176+-0.0063	0.01465+-0.0034	0.12891+-0.0111	0.01172+-0.0036	*					
unetice	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	*				
Epicardial	0.09570+-0.0082	0.50781+-0.0151	0.14648+-0.0113	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00391+-0.0023	0.00391+-0.0019	0.13965+-0.0124	0.05957+-0.0065	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.21777+-0.0119	0.40039+-0.0133	0.38672+-0.0155	0.33301+-0.0147	0.32031+-0.0175	0.43262+-0.0145	0.09863+-0.0100	0.00195+-0.0014	0.20215+-0.0114	0.07031+-0.0081	0.08301+-0.0074	0.01465+-0.0042	0.00293+-0.0016	0.05273+-0.0063	0.00586+-0.0026	0.00000+-0.0000	*			
IA_italie	0.14258+-0.0110	0.61523+-0.0177	0.64062+-0.0162	0.03516+-0.0068	0.02148+-0.0055	0.02148+-0.0040	0.12305+-0.0093	0.13770+-0.0113	0.37305+-0.0183	0.74414+-0.0110	0.28418+-0.0117	0.74219+-0.0147	0.11816+-0.0104	0.37012+-0.0156	0.36035+-0.0107	0.35938+-0.0141	0.54004+-0.0151	0.55664+-0.0181	0.11133+-0.0089	0.73633+-0.0162	0.39648+-0.0168	0.12695+-0.0074	0.59570+-0.0185	0.68555+-0.0128	0.03711+-0.0059	0.32910+-0.0154	0.03711+-0.0050	0.60840+-0.0143	0.00000+-0.0000	0.24805+-0.0135	*		
IA_spain	0.06152+-0.0072	0.12793+-0.0121	0.30664+-0.0161	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.00000+-0.0000	0.06641+-0.0089	0.05762+-0.0071	0.19434+-0.0103	0.15625+-0.0105	0.01074+-0.0026	0.02441+-0.0050	0.04590+-0.0048	0.25000+-0.0138	0.35449+-0.0149	0.16113+-0.0118	0.17188+-0.0117	0.38867+-0.0165	0.08789+-0.0088	0.24414+-0.0122	0.02637+-0.0048	0.05371+-0.0054	0.12793+-0.0106	0.40820+-0.0191	0.07812+-0.0099	0.06738+-0.0052	0.01172+-0.0033	0.06445+-0.0070	0.00000+-0.0000	0.29297+-0.0154	0.84180+-0.0096	*

PARTIE 3 CHAPITRE 3 : APPROCHE PALÉOGÉNOMIQUE

Sample Name	# of Raw Reads prior Clip & Merge (C&M)	# reads after C&M prior mapping	# of Merged Reads	% Merged Reads	# mapped reads prior RMDup	# of Duplicates removed	Mapped Reads after RMDup	Endogenous DNA (%)	Cluster Factor	# of reads on mitochondrium	MT/NUC Ratio	DMG 1st Base 3'	DMG 2nd Base 3'	DMG 1st Base 5'	DMG 2nd Base 5'	average fragment length	median fragment length	Element anatomique
UN_A334_20	1 216 658	789 301	383 187	48,55	34 829	1 643	33 186	4,41		31,00	189,58	0.0264	0.0199	0.0699	0.0462	84,86	75	Dent
UN_A335_30	99 100	26 180	10 006	38,22	497	314	183	1,90		4,00	5 030,75	0.0	0.0101	0.12	0.0	76,85	74	Dent
UN_A336_37	246 140	74 125	34 723	46,84	856	471	385	1,16		9,00	5 494,42	0.0039	0.0077	0.0417	0.0	70,27	69	Dent
UN_A337_40-2	104 248	30 014	11 172	37,22	295	150	145	0.983		5,00	11 263,81	0.0081	0.0161	0.0	0.0	68,90	67	Dent
UN_A338_52	470 780	57 187	16 950	29,64	2 603	1 492	1 111	4,55		15,00	3 134,71	0.0093	0.003	0.0392	0.0133	71,33	70	Dent
UN_A339_60	2 381 556	1 333 577	369 183	27,68	6 273	4 775	1 498	0.470		18,00	3 111,04	0.0051	0.0061	0.0574	0.0316	63,83	64	Os
UN_A340_74	141 524	39 634	14 411	36,36	8 912	1 090	7 822	22,49		3,00	88,69	0.0336	0.0209	0.0534	0.0337	84,64	75	Dent
UN_A341_79	941 002	618 192	304 529	49,26	1 397	466	931	0.226		0	0.0	0.0258	0.0095	0.1034	0.0761	71,13	73	Pétreux
UN_A342_85	3 309 058	1 128 627	253 641	22,47	37 613	10 265	27 348	3,33		28,00	206,33	0.0408	0.0232	0.0875	0.0483	85,72	75	Dent
UN_A343_88	93 364	22 442	4 951	22,06	169	85	84	0.753		1,00	4 682,50	0.0	0.0	0.0	0.0	67,57	70	Dent
UN_A345_96	243 966	149 669	58 772	39,27	856	232	624	0.572		1,00	492,41	0.0317	0.0175	0.0826	0.0543	77,84	75	Pétreux
UN_A346_98	444 210	296 650	142 213	47,94	1 637	975	662	0.552		2,00	676,06	0.049	0.0221	0.1134	0.0541	77,27	75	Os
UN_A347_103	423 272	297 126	96 814	32,58	9 564	3 803	5 761	3,22		4,00	128,13	0.0449	0.0225	0.0829	0.0435	86,50	75	Os
UN_A348_106	408 106	265 721	120 060	45,18	8 526	6 330	2 196	3,21		5,00	476,26	0.0191	0.0144	0.0872	0.0214	78,94	75	Os
UN_A349_113	224 826	136 428	66 953	49,08	461	202	259	0.338		2,00	2 190,99	0.0045	0.0	0.0	0.0	59,73	63	Os
UN_A351_120	20 202	15 606	3 821	24,48	53	16	37	0.340		0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	61,43	69	Pétreux
UN_A352_124	460 714	373 714	84 002	22,48	1 386	761	625	0.371		0	0.0	0.002	0.0039	0.0172	0.0233	59,81	60	Pétreux
UN_A422_19-A	619 418	368 973	150 781	40,87	63 918	1 739	62 179	17,32		80,00	237,40	0.1358	0.0876	0.3005	0.12	94,41	92	Dent
UN_A426_87-A	1 201 590	823 870	372 886	45,26	3 199	690	2 509	0.388		8,00	694,77	0.0351	0.0283	0.0947	0.0622	79,58	75	Os
UN_A427_87-B	511 560	355 866	126 117	35,44	926	371	555	0.260		1,00	470,77	0.0131	0.0	0.2264	0.0444	64,65	64	Os
UN_A219_105-A	451 726	36 953	11 123	30,10	3 783	3 365	418	10,24	9,05	9,00	5 757,34	0.0236	0.0274	0.2059	0.0323	62,80	68	Pétreux
UN_A220_105-B	246 610	38 556	7 423	19,25	1 620	1 219	401	4,20	4,04	9,00	5 080,50	0.0104	0.0	0.0182	0.0204	73,57	75	Pétreux
UN_A332_4	1 709 550	943 473	275 720	29,22	21 071	5 913	15 158	2,23	1,39	25,00	337,73	0.0438	0.0279	0.0811	0.0495	81,47	75	Dent
UN_A333_8	3 242 714	1 845 474	519 468	28,15	8 925	7 975	950	0.484	9,40	201,00	68 929,91	0.0576	0.0219	0.0886	0.0522	67,96	74	Dent
GDF_A390_1349-B	1 512 092	833 348	422 181	50,66	303 503	7 070	296 433	36,42	1,02	140,00	88,73	0.1782	0.1335	0.2218	0.163	84,28	75	Pétreux
GDF_A393_1370	731 162	422 442	213 091	50,44	4 401	603	3 798	1,04	1,16	3,00	207,76	0.1034	0.0723	0.1599	0.0974	77,83	75	Dent
GDF_A395_1371	676 066	394 708	171 978	43,57	4 403	1 613	2 790	1,12	1,58	6,00	422,02	0.1803	0.0737	0.2593	0.1151	73,48	74	Pétreux
GDF_A386_1329	582 946	323 244	156 721	48,48	4 626	788	3 838	1,43	1,21	4,00	223,37	0.0856	0.0527	0.2041	0.1079	80,70	75	Dent
GDF_A438_1372	535 204	272 886	89 492	32,79	3 993	2 153	1 840	1,46	2,17	6,00	757,26	0.0831	0.0412	0.19	0.1638	80,08	75	Pétreux
GDF_A391_1358	1 004 756	601 366	258 648	43,01	9 204	4 173	5 031	1,53	1,83	0	0.0	0.0541	0.039	0.0683	0.0407	82,94	75	Pétreux
GDF_A387_1333-A	144 132	88 019	33 438	37,99	1 524	1 087	437	1,73	3,49	4,00	2 533,68	0.0969	0.0437	0.2405	0.1071	70,52	74	Pétreux
GDF_A385_1328	634 822	360 673	165 233	45,81	7 029	4 964	2 065	1,95	3,40	21,00	2 157,26	0.1148	0.0732	0.1575	0.1313	74,14	74	Dent
GDF_A215_1376	1 875 660	570 764	322 649	56,53	15 885	9 022	6 863	2,78	2,32	61,00	1 786,81	0.1105	0.0902	0.1566	0.1287	81,39	75	Dent
GDF_A439_1377	565 972	330 679	120 165	36,34	770	525	245	0.233	3,14	11,00	11 583,12	0.019	0.0132	0.1143	0.0526	69,75	73	Os
GDF_A392_1363	1 110 140	623 069	348 182	55,88	2 363	1 297	1 066	0.379	2,22	5,00	968,26	0.1297	0.0606	0.268	0.1545	75,76	75	Dent
GDF_A434_1331	723 658	439 128	126 359	28,77	1 939	779	1 160	0.442	1,67	0	0.0	0.1093	0.0528	0.1567	0.0698	75,03	75	Dent
GDF_A436_1364	615 706	338 432	111 766	33,02	1 607	1 170	437	0.475	3,68	0	0.0	0.0083	0.0087	0.0714	0.0417	68,43	72	Dent
GDF_A435_1352	418 050	249 236	71 751	28,79	1 197	669	528	0.480	2,27	34,00	13 765,56	0.0255	0.0315	0.0889	0.0617	74,62	75	Dent
GDF_A384_1257	680 266	377 086	145 705	38,64	1 847	1 454	393	0.490	4,70	0	0.0	0.0239	0.0081	0.1364	0.0256	63,98	68	Dent
GDF_A441_1399	631 890	373 752	116 667	31,22	2 192	1 134	1 058	0.586	2,07	2,00	320,10	0.0843	0.0453	0.2353	0.1189	77,84	75	Dent
GDF_A383_1255	554 498	315 081	131 950	41,88	2 205	1 674	531	0.700	4,15	0	0.0	0.0181	0.0117	0.1	0.0566	70,45	73	Pétreux
GDF_A437_1366	589 044	305 754	71 283	23,31	2 184	1 538	646	0.714	3,38	1,00	303,73	0.0714	0.0201	0.1402	0.1538	71,52	74	Pétreux
GDF_A389_1349-A	516 642	294 179	160 395	54,52	2 343	430	1 913	0.796	1,23	2,00	300,58	0.236	0.1415	0.2668	0.1716	68,92	70	Dent
GDF_A388_1333-B	594 990	346 660	152 045	43,86	2 808	2 302	506	0.810	5,55	42,00	20 137,86	0.0357	0.034	0.1429	0.1231	72,68	74	Dent
GDF_A216_1397	862 024	468 008	248 526	53,10	3 908	1 025	2 883	0.835	1,36	190,00	14 290,21	0.1378	0.0843	0.2009	0.1403	81,79	75	Dent
GDF_A443_1402	2 096 050	1 128 785	383 915	34,01	9 908	5 863	4 045	0.878	2,45	25,00	1 280,76	0.0755	0.0456	0.1491	0.0974	77,96	75	Dent
GLN_A187_32	367 962	50 017	22 004	43,99	14 044	1 988	12 056	28,08	1,17	27,00	433,82	0.0723	0.048	0.2088	0.0909	81,30	75	Dent
GLN_A292_121	162 874	97 502	43 103	44,21	485	187	298	0.497	1,63	0	0.0	0.0885	0.05	0.1935	0.0556	73,35	74	Pétreux
GLN_A294_127	1 647 954	953 959	368 241	38,60	14 722	3 034	11 688	1,54	1,26	9,00	134,86	0.1621	0.1024	0.2105	0.1149	81,86	75	Pétreux
GLN_A295_16-B	839 272	484 547	208 377	43,00	4 041	1 053	2 988	0.834	1,35	0	0.0	0.0946	0.0856	0.2089	0.1178	80,43	75	Pétreux
GLN_A310_7	176 290	85 214	22 599	26,52	1 789	1 222	567	2,10	3,16	0	0.0	0.0485	0.0444	0.2105	0.0897	71,08	74	Pétreux
GLN_A313_13-B	283 100	41 961	12 427	29,62	9 483	6 032	3 451	22,60	2,75	2,00	137,91	0.0885	0.0667	0.1296	0.1277	79,62	75	Pétreux
GLN_A314_16-A	146 612	55 137	11 355	20,59	4 630	3 098	1 532	8,40	3,02	2,00	189,54	0.0876	0.0517	0.1661	0.1516	78,97	75	Pétreux
GLN_A318_120	474 540	244 877	116 439	47,55	2 026	1 115	911	0.827	2,22	0	0.0	0.0141	0.0063	0.057	0.009	75,02	75	Os
GLN_A375_13-A	129 906	83 706	28 708	34,30	1 123	756	367	1,34	3,06	0	0.0	0.0959	0.0602	0.1698	0.2	73,25	74	Dent
GLN_A377_29-A	10 298 256	5 746 215	2 977 280	51,81	3 808 249	145 973	3 662 276	66,27	1,04	1 429,00	73,92	0.0416	0.0107	0.0464	0.0104	83,47	75	Dent
GLN_A378_31	480 842	295 325	128 900	43,65	41 996	18 014	23 982	14,22	1,75	67,00	572,65	0.0903	0.0472	0.1516	0.0779	80,70	75	Dent
GLN_A380_123	493 276	264 243	121 640	46,03	3 163	939	2 224	1,20	1,42	14,00	1 177,76	0.1938	0.1288	0.3193	0.1823	74,84	74	Dent
GLN_A381_141	683 658	392 197	210 150	53,58	69 032	13 222	55 810	17,60	1,24	30,00	101,44	0.2522	0.1797	0.2812	0.209	83,72	76	Pétreux

Sample Name	# of Raw Reads prior Clip & Merge (C&M)	# reads after C&M prior mapping	# of Merged Reads	% Merged Reads	# mapped reads prior RMDup	# of Duplicates removed	Mapped Reads after RMDup	Endogenous DNA (%)	Cluster Factor	Mean Coverage	std. dev. Coverage	# of reads on mitochondrium	AVG Coverage on mitochondrium	MT/NUC Ratio	'DMG 1st Base 3'''	'DMG 2nd Base 3'''	'DMG 1st Base 5'''	'DMG 2nd Base 5'''	average fragment length	median fragment length	GC content in %
GDF_A390_1349-B	267 328 030	144 502 626	75 399 050	52.18	53 371 282	4 402 748	48 968 534	**36.934**	1.090	**1.3188**	4.6123	**19 322,00**	**102.32**	77.62	0.1839	0.1339	0.249	0.1919	84.49	76.0	41.45
GLN_A187_32	63 706 222	12 827 074	5 703 392	44.46	3 488 103	792 517	2 695 586	**27.193**	1.294	**0.0704**	0.5207	**5 208,00**	**26.11**	371.46	0.0785	0.0554	0.2182	0.109	81.97	76.0	39.4
GLNA37831	42 457 304	26 505 837	10 616 912	40.05	2 009 368	1 875 839	133 529	**7.581**	*15.048*	**0.0033**	0.0936	**335,00**	**1.65**	510.86	0.1045	0.0657	0.2183	0.1326	76.44	76.0	40.71
GLN_A381_141	42 719 460	24 599 629	13 267 237	53.93	4 322 046	3 910 561	411 485	**17.570**	*10.504*	**0.0102**	0.1712	**202,00**	**0.95**	93.37	0.2097	0.1434	0.2971	0.2322	77.92	76.0	41.01
UN_A340_74	4 473 868	1 370 679	339 655	24.78	340 712	276 377	64 335	**24.857**	*5.296*	**0.0016**	0.0549	**34,00**	**0.16**	101.01	0.026	0.0179	0.0799	0.0519	77.54	76.0	41.73
UN_A422_19-A	22 823 028	12 729 589	4 168 637	32.75	2 554 698	165 432	2 389 266	**20.069**	1.069	**0.0664**	0.4988	**2 614,00**	**13.95**	210.43	0.1113	0.0722	0.3014	0.1333	87.17	80.0	44.01

Sample Name	# of Raw Reads prior Clip & Merge (C&M)	# reads after C&M prior mapping	# of Merged Reads	% Merged Reads	# mapped reads prior RMDup	# of Duplicates removed	Mapped Reads after RMDup	Endogenous DNA (%)	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	DMG 1st Base 3'	DMG 2nd Base 3'	DMG 1st Base 5'	DMG 2nd Base 5'	average fragment length	median fragment length	GC content in %
A262_GLN_143	1 988 004	957 042	829 058	86.63	19 714	2 260	17 454	2.060	1.129	0.0003	0.0221	0.03	0,00	0,00	0,00	0,00	341,00	1.2258765312896023	4150.9	0.0759	0.0203	0.0845	0.0198	54.24	51.0	39.17
A263_GLN_126	1 619 544	781 236	644 542	82.5	244 952	8 015	236 937	**31.354**	1.034	0.004	0.0772	0.39	0.01	0,00	0,00	0,00	738,00	2.5839719992758434	644.12	0.0831	0.0197	0.0813	0.0171	53.3	50.0	41.78
A278_UN_129	1 337 048	680 026	562 879	82.77	613 087	14 132	598 955	**90.156**	1.024	0.0125	0.1689	1.19	0.03	0.01	0,00	0,00	99,00	0.38754450546134817	30.92	0.0524	0.0139	0.0565	0.0116	65.65	64.0	43.82
A286_GLN_17	987 836	483 720	409 041	84.56	1 629	1 248	381	0.337	4.276	0,00	0.0103	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	0.007663991310120089	1186.26	0.0134	0.0093	0.0377	0.0444	53.49	48.0	71.54
A296_GLN_19-B	1 198 656	625 882	471 029	75.26	76 080	13 760	62 320	**12.156**	1.221	0.0011	0.0427	0.1	0,00	0,00	0,00	0,00	70,00	0.23028181763321465	217.45	0.1149	0.0153	0.1232	0.0127	53.37	50.0	45.5
A315GLN19-A	1 985 150	962 544	746 485	77.55	20 028	18 906	1 122	2.081	17.850	0,00	0.0222	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	0.009112304628569 98	553.1	0.0268	0.0127	0.1091	0.0316	46.14	41.0	77.8
A340_UN_74	50	30	15	50.0	10	0	10	**33.333**	1.000	0.00	0.0005	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	NaN	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	67.9	74.5	37.7
A345_UN_96	974 832	556 252	322 571	57.99	4 805	1 814	2 991	0.864	1.606	0.0001	0.0138	0.01	0,00	0,00	0,00	0,00	20,00	0.08629533522418684	1465.3	0.045	0.0089	0.0631	0.0053	62.24	59.0	48.28
A378_GLN_31	1 970 308	863 754	767 186	88.82	56 069	3 262	52 807	6.491	1.062	0.001	0.0363	0.09	0,00	0,00	0,00	0,00	298,00	1.0170176814917626	1055.53	0.0598	0.0123	0.0612	0.0117	57.56	52.0	44.3
A381_GLN_141	2 592 366	1 316 080	1 080 134	82.07	256 469	27 836	228 633	**19.487**	1.122	0.0044	0.0844	0.42	0.01	0,00	0,00	0,00	179,00	0.5959205841530384	135.8	0.0765	0.0164	0.0813	0.0138	60.25	56.0	43.01
A385_GDF_1328	503 212	235 277	197 944	84.13	4 300	2 084	2 216	1.828	1.940	0,00	0.0147	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	18,00	0.07464848228833504	2098.6	0.049	0.0117	0.0754	0.0078	50.91	45.0	54.65
A394_GDF_1376	92 937 360	40 115 720	35 887 962	89.46	215 467	74 807	140 660	0.537	1.532	0.0027	0.0848	0.25	0.01	0,00	0,00	0,00	5 958,00	23.36660430873212	9171.34	0.0638	0.0164	0.068	0.0153	59.57	55.0	44.54
A422_UN_19-A	1 773 774	1 052 113	587 020	55.79	315 071	7 107	307 964	**29.946**	1.023	0.0069	0.1058	0.67	0.01	0,00	0,00	0,00	347,00	1.493512763261119	215.67	0.0498	0.012	0.0575	0.0101	70.63	71.0	42.3
A429_UN_108	905 790	546 653	246 261	45.05	15 437	14 766	671	2.824	23.006	0,00	0.0201	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	NaN	0.0	0.0062	0.0197	0.0	0.0	49.72	42.0	84.79
A443_GDF_1402	1 631 350	782 616	622 565	79.55	4 046	1 495	2 551	0.517	1.586	0.0001	0.0142	0.01	0,00	0,00	0,00	0,00	36,00	0.14748657292861023	2641.09	0.0315	0.0182	0.0612	0.0204	69.62	73.0	45.4
A4_UN_85	1 349 332	811 389	443 169	54.62	145 259	3 439	141 820	**17.903**	1.024	0.0031	0.0655	0.3	0,00	0,00	0,00	0,00	130,00	0.46207229497314584	147.75	0.0342	0.0072	0.0394	0.0078	69.24	71.0	37.41
A643_GDF_1231	2 639 560	1 378 947	1 105 571	80.18	797 713	34 042	763 671	**57.849**	1.045	0.0148	0.1923	1.41	0.03	0.01	0,00	0,00	560,00	1.8961438657896326	128.1	0.0722	0.0131	0.0744	0.0108	60.85	57.0	45.01
A645_GDF_1237	156 828	76 555	66 511	86.88	23 480	421	23 059	**30.671**	1.018	0.0004	0.021	0.04	0,00	0,00	0,00	0,00	17,00	0.053828978335646614	133.07	0.0576	0.0128	0.1089	0.0119	55.07	51.0	46.73
A646_GDF_1264	3 018 856	1 499 126	1 312 810	87.57	984 672	17 126	967 546	**65.683**	1.018	0.0149	0.1576	1.42	0.04	0.01	0,00	0,00	603,00	1.9575161426588619	131.57	0.087	0.0139	0.087	0.0121	48.28	45.0	52.11
A652_GDF_1341	2 923 996	1 364 247	1 233 210	90.39	215 275	5 247	210 028	**15.780**	1.025	0.004	0.0777	0.39	0.01	0,00	0,00	0,00	144,00	0.4926679138253576	122.75	0.0643	0.014	0.0673	0.0125	59.99	56.0	45.18
A660_GDF_1367	3 685 760	1 737 346	1 573 129	90.55	4 579	2 641	1 938	0.264	2.363	0,00	0.0149	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	39,00	0.14108985577213204	4095.01	0.0288	0.0139	0.0693	0.0096	56.96	53.0	51.99
A665_GDF_1348	3 933 418	1 949 145	1 749 032	89.73	997 112	15 603	981 509	**51.156**	1.016	0.0163	0.1748	1.54	0.04	0.01	0,00	0,00	328,00	1.0560617947015871	64.91	0.099	0.0189	0.098	0.0171	52.02	48.0	51.14