



Ascendance génomique et dynamique sociale des derniers chasseurs-cueilleurs de la France atlantique

Luciana G. Simões¹, Rita Peyroteo-Stjerna^{a,b,c,d,1}, Grégor Marchande², Carolina Bernhardsson^a, Amélie Viale^f, Darshan Chetty^g et Erkin Alaçamlı^h, Hanna Edlund^h, Denis Bouquini^j, Christian Dinakⁱ, Nicolas Garmondjⁱ, Torsten Günther^h, Mattias Jakobsson^{a,3}

Édité par T. Douglas Price, Université du Wisconsin-Madison, Middleton, WI ; reçu le 3 juillet 2023 ; accepté le 13 novembre 2023

Depuis le début de l'Holocène, l'Europe occidentale et centrale était habitée par un groupe génétiquement distinct de chasseurs-cueilleurs occidentaux (WHGs). Ce groupe a finalement été remplacé et assimilé par les agriculteurs néolithiques arrivants. La façade ouest-atlantique abritait certains des derniers sites mésolithiques d'Europe continentale, représentés par les sites emblématiques de plein air d'Hoedic et de Téviec dans le sud de la Bretagne, en France. Ces sites sont connus pour leurs sépultures exceptionnellement bien préservées et riches. Les études génomiques des chasseurs-cueilleurs mésolithiques européens se sont limitées à un ou quelques individus par site et notre compréhension de la dynamique sociale des derniers chasseurs-cueilleurs mésolithiques d'Europe et de leurs interactions avec les agriculteurs arrivants est limitée. Nous avons séquencé et analysé les génomes complets de 10 individus des sites mésolithiques tardifs d'Hoedic, Téviec et Champigny, en France, dont quatre séquencés entre 23 et

et une couverture génomique de 8 fois. L'analyse des données génomiques, chronologiques et alimentaires a révélé que les populations du Mésolithique tardif de Bretagne maintenaient des unités sociales distinctes au sein d'un réseau d'échange de partenaires. Cela a entraîné une faible parenté biologique intra-groupe qui a empêché l'accouplement consanguin, malgré la petite taille de la population des groupes du Mésolithique tardif. Nous n'avons trouvé aucune ascendance génétique d'agriculteurs néolithiques chez les chasseurs-cueilleurs analysés, même si certains d'entre eux ont pu coexister avec les premiers groupes agricoles des régions voisines. Ainsi, contrairement aux conclusions précédentes basées sur des données isotopiques stables des mêmes sites, la communauté de chasseurs-cueilleurs du Mésolithique tardif était limitée dans l'échange de partenaires aux groupes de chasseurs-cueilleurs voisins, à l'exclusion des agriculteurs néolithiques.

Mésolithique | génomique | paléogénomique | cueilleurs

François Le début de l'Holocène, il y a environ 11 700 ans (1), a apporté des conditions climatiques favorables qui ont eu un impact sur les chasseurs-cueilleurs de cette époque en Europe. Cette période est caractérisée par des changements importants dans les pratiques socioculturelles, comme en témoignent les nouveaux modes d'établissement, la technologie, la subsistance, les pratiques mortuaires et les visions du monde, qui définissent la transition du Paléolithique au Mésolithique en termes archéologiques (2). Des études paléogénomiques d'anciens restes humains ont montré que plusieurs groupes génétiquement distincts existaient à travers l'Europe pendant le Paléolithique (3, 4). En Europe occidentale, un groupe ancestral associé à la culture magdalénienne du Paléolithique supérieur (environ 20 000 à 14 000 cal BP, par exemple représenté par l'individu Goyet Q2 (3, 5), et appelé le groupe ancestral « magdalénien ») était prédominant pendant le Dernier Maximum Glaciaire. Ce groupe a été largement remplacé par le groupe ancestral dit des « chasseurs-cueilleurs d'Europe occidentale » (WHG) (4, 6–8), au début de l'Holocène, sauf dans la péninsule ibérique et dans une certaine mesure dans le sud-ouest de la France (4, 5, 9, 10).

Pendant plusieurs millénaires, les WHG ont été le groupe le plus répandu dans la majeure partie de l'Europe, jusqu'à l'arrivée des agriculteurs néolithiques (6–8). La période de coexistence des WHG et des agriculteurs néolithiques est étroite en Europe occidentale et les interactions entre les chasseurs-cueilleurs (HG) et les populations agricoles entrantes ont été difficiles à déchiffrer, en partie parce que la chronologie précise des derniers HG a été difficile (11–13). Dans le sud de la Bretagne, le mode de vie mésolithique semble avoir pris fin vers 6 750 cal BP (14, 15), les premiers sites néolithiques en Bretagne datant d'entre 6 950 et 6 650 cal BP (16).

La néolithisation du nord de la Bretagne a commencé vers 6 850 av. J.-C. (17), soit environ 200 ans plus tard que dans d'autres régions de France, comme en Normandie voisine ou dans le Bassin parisien (18).

Il est évident dans les archives archéologiques que l'arrivée des populations néolithiques a changé les pratiques socioculturelles des HG établies de longue date dans toute l'Europe. En termes génétiques, il est maintenant clair que les populations néolithiques ont assimilé les HG dans une certaine mesure (10, 19–21). On ne sait pas comment ce processus s'est produit, en partie parce que les données génétiques de certains des sites clés du Mésolithique tardif manquent encore. Il existe de plus en plus de preuves de nuances régionales ou même locales de contact et de mélange (21–23). Par exemple, en Sicile, à Grotta dell'Uzzo, il y a

Importance

Depuis le début de l'Holocène, l'Europe occidentale et centrale était habitée par un groupe génétiquement distinct de chasseurs-cueilleurs. Nous avons généré différents types de données biomoléculaires, notamment le séquençage complet du génome à couverture profonde, à partir de restes squelettiques humains enterrés dans les sites emblématiques de Téviec et Hoedic en Bretagne, représentant quelques-uns des derniers chasseurs-cueilleurs d'Europe occidentale. Les données montrent que ces derniers chasseurs-cueilleurs faisaient partie d'un réseau de personnes qui entretenaient des pratiques exogames. Ces dynamiques socioculturelles ont contribué à éviter la consanguinité. Certains individus chasseurs-cueilleurs se sont chevauchés dans le temps avec l'arrivée du Néolithique agriculteurs vers les régions voisines. Cependant, nous n'avons trouvé aucune ascendance associée aux agriculteurs chez les chasseurs-cueilleurs analysés et les réseaux d'échange de partenaires semblent être exclusifs au groupe des chasseurs-cueilleurs.

Contributions des auteurs : LGS, RP-S., TG et MJ ont conçu la recherche ; LGS, RP-S., GM, AV, HE et MJ ont effectué la recherche ; GM, AV, DB, CD et NG ont apporté de nouveaux réactifs/outils d'analyse ; LGS, RP-S., CB, DC, EA et TG ont analysé les données ; et LGS, RP-S., GM, TG et MJ ont rédigé l'article.

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

Cet article est une soumission directe de PNAS.

Copyright © 2024 les auteurs. Publié par PNAS.

Cet article en libre accès est distribué sous [licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 \(CC BY-NC-ND\)](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

¹LGS et RP-S. ont contribué de manière égale à ce travail.

²Décédé le 1er juin 2023.

³À qui la correspondance peut-elle être adressée ? E-mail : mattias.jakobsson@ebc.uu.se.

Cet article contient des informations complémentaires en ligne à l'adresse <https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.2310545121/-/DCSupplémentaire>.

Publié le 26 février 2024.

Il existe des indices d'interactions entre les agriculteurs et les HG en fonction des habitudes alimentaires (24). Cependant, il n'est pas certain que le flux génétique se soit également produit des agriculteurs vers les populations actuelles du Mésolithique tardif (ce qui n'a pas encore été signalé), une question à laquelle on ne peut répondre qu'en étudiant les génomes des HG vivant à la même époque que les agriculteurs.

Les études génomiques des HG anciens se sont principalement concentrées sur les processus démographiques qui ont façonné leurs modèles de diversité génétique (par exemple, références 4-7 et 10). Seules quelques études ont généré des ensembles de données génomiques de groupes sociaux HG, pour lesquels plusieurs individus avec une coexistence chronologique et spatiale confirmée sont analysés. De tels ensembles de données offrent des opportunités uniques pour étudier la dynamique sociale des sociétés HG (25). Les amas coquilliers de Hoedic et Tévéc dans le sud de la Bretagne, en France, sur la façade atlantique de l'Europe, sont parmi les sites mésolithiques les plus importants de France, en raison du grand nombre de sépultures humaines riches et exceptionnellement bien préservées qui restent sans équivalent dans la région (26, 27). Avec les sites funéraires du Mésolithique tardif du Portugal et du sud de la Scandinavie (28, 29), Hoedic et Tévéc apportent des témoignages importants sur la vie et la mort des derniers chasseurs-cueilleurs d'Europe occidentale jusqu'à la transition néolithique (11). Pour étudier les ancêtres génétiques et la dynamique sociale de certains des derniers HG mésolithiques d'Europe occidentale, nous avons séquencé et analysé les génomes de 10 individus du Mésolithique tardif de Tévéc et Hoedic dans le nord-ouest de la France et du Mont Saint-Pierre, Champigny dans le nord-est (Fig. 1), et avons intégré les nouvelles preuves génomiques aux données alimentaires précédemment publiées et à une nouvelle analyse chronologique à haute résolution.

Résultats

Chronologie de l'activité funéraire. Nous avons obtenu des données fiables sur le radiocarbone (^{14}C) et les isotopes stables du carbone (^{13}C) et de l'azote (^{15}N) pour quatre des individus séquencés de Hoedic (hoe002, 004-006) et avons utilisé des mesures publiées précédemment pour Tévéc (tev001, 003), Hoedic (hoe001) et Champigny (spt001) (Tableau 1 et [ensemble de données S1](#)). Deux individus séquencés (tev002, hoe003) ne sont pas datés en raison de difficultés à obtenir du collagène bien préservé ([annexe SI, note complémentaire 2](#) et [ensembles de données S1](#) et [S2](#)). Pour une analyse chronologique complète, nous avons intégré les individus datés de l'ensemble de données de séquence (tableau 1) avec toutes les datations au radiocarbone publiées d'individus non échantillonnés pour les analyses génétiques. Étant donné le niveau trophique élevé des individus étudiés, indiquant une consommation substantielle de fruits de mer, nous avons corrigé les datations C^{14} pour un effet de réservoir marin ([Annexe SI, Note complémentaire 2.1](#)). La chronologie révisée de l'activité funéraire à Tévéc et Hoedic ([Annexe SI, Fig. S8 et S9](#)) est conforme à ce qui était déjà connu (11, 15) mais démontre en outre que les phases ultérieures de l'activité funéraire à Hoedic [par exemple, J(11)-hoe005, J(7)-hoe004, C-2(2)-[hoe001, C-3-hoe002, B(1)], vers 7 200/7 100 à 6 650 cal BP, a pu chevaucher dans le temps les agriculteurs du Néolithique ancien qui se sont installés dans les régions voisines, et peut-être en Bretagne (Fig. 1 et [Annexe SI, Fig. S9](#)).

Les tombes à sépultures multiples sont relativement fréquentes à Tévéc et Hoedic. Les trois individus de Tévéc analysés génomiquement ont été enterrés dans la même tombe (K) à différentes profondeurs ([Annexe SI, Note complémentaire 1](#)). À Hoedic, nous avons étudié la tombe J qui contenait un adulte et un enfant [J(7)hoe004, J(11)-hoe005], ainsi que la tombe C avec les restes de plusieurs enfants (dont C3-hoe002) et un adulte [C2(2)-hoe001].

Les données au radiocarbone et les relations stratigraphiques de chaque tombe indiquent que les individus enterrés dans la même tombe ont coexisté dans le temps ou sont issus de générations consécutives ([annexe SI, notes supplémentaires 1 et 2](#)).

Protéines marines dans l'alimentation. Les personnes enterrées à Hoedic et à Tévéc montrent une consommation importante de fruits de mer. La majeure partie de leur apport en protéines provenait d'aliments marins à haut niveau trophique, comme les gros poissons, par rapport à des aliments à faible niveau trophique, comme les crustacés ([annexe SI, note complémentaire 2](#)). Plus précisément, des données nouvelles et déjà publiées de Hoedic montrent que les échantillons de collagène humain présentent des valeurs isotopiques stables comprises entre $-15,1\text{‰}$ et $-13,0\text{‰}$ ($-13,9 \pm 0,7\text{‰}$, moyenne \pm écart type, $n = 10$) pour le carbone et $13,9$ à $15,5\text{‰}$ ($14,6 \pm 0,5\text{‰}$, $n = 7$) pour l'azote. Ces valeurs indiquent que les individus enterrés à Hoedic ont obtenu une proportion exceptionnellement élevée de leurs protéines à partir d'aliments marins pêchés ($57 \pm 9\%$ à $78 \pm 9\%$), supérieure à la plupart des niveaux trophiques rapportés pour les HG enregistrés historiquement/préhistoriques (30). Français Les individus enterrés à Tévéc montrent également une forte consommation d'aliments marins ($38 \pm 9\%$ à $60 \pm 13\%$) mais avec une consommation de protéines d'origine terrestre considérablement plus élevée que celle rapportée à Hoedic. Les mesures disponibles des valeurs isotopiques du carbone varient entre $-16,6\text{‰}$ et $-14,6\text{‰}$ ($-15,5 \pm 0,6\text{‰}$, $n = 8$), et $11,7$ à $15,2\text{‰}$ ($13,4 \pm 1,8\text{‰}$, $n = 3$) pour l'azote, indiquant la consommation d'un mélange d'aliments marins et terrestres à Tévéc.

Sur les deux sites, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 2) et $\delta^{15}\text{N}$ fluctuent dans le temps et ne suivent aucune tendance particulière ([Dataset S1](#)). Bien qu'il n'y ait pas de biais chronologique ou d'âge et de sexe apparents en ce qui concerne les sources de protéines consommées, nous observons une certaine variation intra-site. Notamment, à Hoedic, la femme et la fillette de 4 à 7 ans enterrées ensemble dans la tombe J (hoe004 et hoe005) présentent une consommation plus équilibrée d'aliments marins et terrestres (environ $56 \pm 9\%$) contrairement aux régimes à prédominance marine d'autres individus enterrés sur le site, y compris ceux enterrés à la même période dans la tombe C (hoe001 et hoe002, environ $69 \pm 9\%$).

Données d'ADN ancien. Nous avons généré des données de séquençage du génome entier à partir de bibliothèques traitées à l'uracile-ADN glycosylase (UDG) pour 10 individus provenant de trois sites du Mésolithique tardif de la France actuelle (Fig. 1, Tableau 1 et [Annexe SI, Tableau S1](#)), après une enquête initiale sur les dommages post-mortem sur les bibliothèques non traitées par UDG et la fragmentation typique de l'ADN ancien (aADN). Français Les estimations de contamination mitochondriale et du chromosome X étaient systématiquement très faibles ($< 3\%$, tableau 1). La préservation de l'ADN était exceptionnelle pour la plupart des individus, permettant une profondeur de séquençage génomique moyenne (sur 10 individus) de $8,25\times$ (allant de $0,03\times$ à $22,88\times$, tableau 1). Nous avons comparé les séquences génomiques générées avec les données génétiques précédemment publiées provenant d'individus anciens pertinents ([Dataset S5](#)) ainsi que des populations actuelles d'Eurasie occidentale (du Simons Genome Diversity Project, SGDP) (31) et du panel Human Origins (32).

Similarités génétiques avec les groupes contemporains. Les HG du Mésolithique tardif de la France actuelle étaient génétiquement très similaires aux autres WHG (Fig. 3A et 4), suggérant une population à long terme et géographiquement stable. Les haplogroupes mitochondriaux et du chromosome Y sont respectivement U5 et I2a1 (Tableau 1), qui sont typiques des WHG du Mésolithique tardif (8, 11, 12). De plus, les individus enterrés à Tévéc et Hoedic se situent à l'extrémité nord du cline de deux lignées du Pléistocène tardif - l'ascendance associée au Magdalénien et l'ascendance liée au WHG Villabruna - précédemment observées pour d'autres HG du Mésolithique de l'Europe de l'Ouest atlantique ([Annexe SI, Note supplémentaire 4](#)). Bien qu'ils soient contemporains des premiers agriculteurs du nord-ouest de la France, aucun des individus de Tévéc et Hoedic ne présente de signe de mélange avec des groupes néolithiques (Fig. 3A et [annexe SI, note complémentaire 5](#)). Les individus de Tévéc et Hoedic présentent une plus grande similarité génétique entre eux par rapport aux autres WHG de la France actuelle, comme Champigny (stp001, Fig. 4).

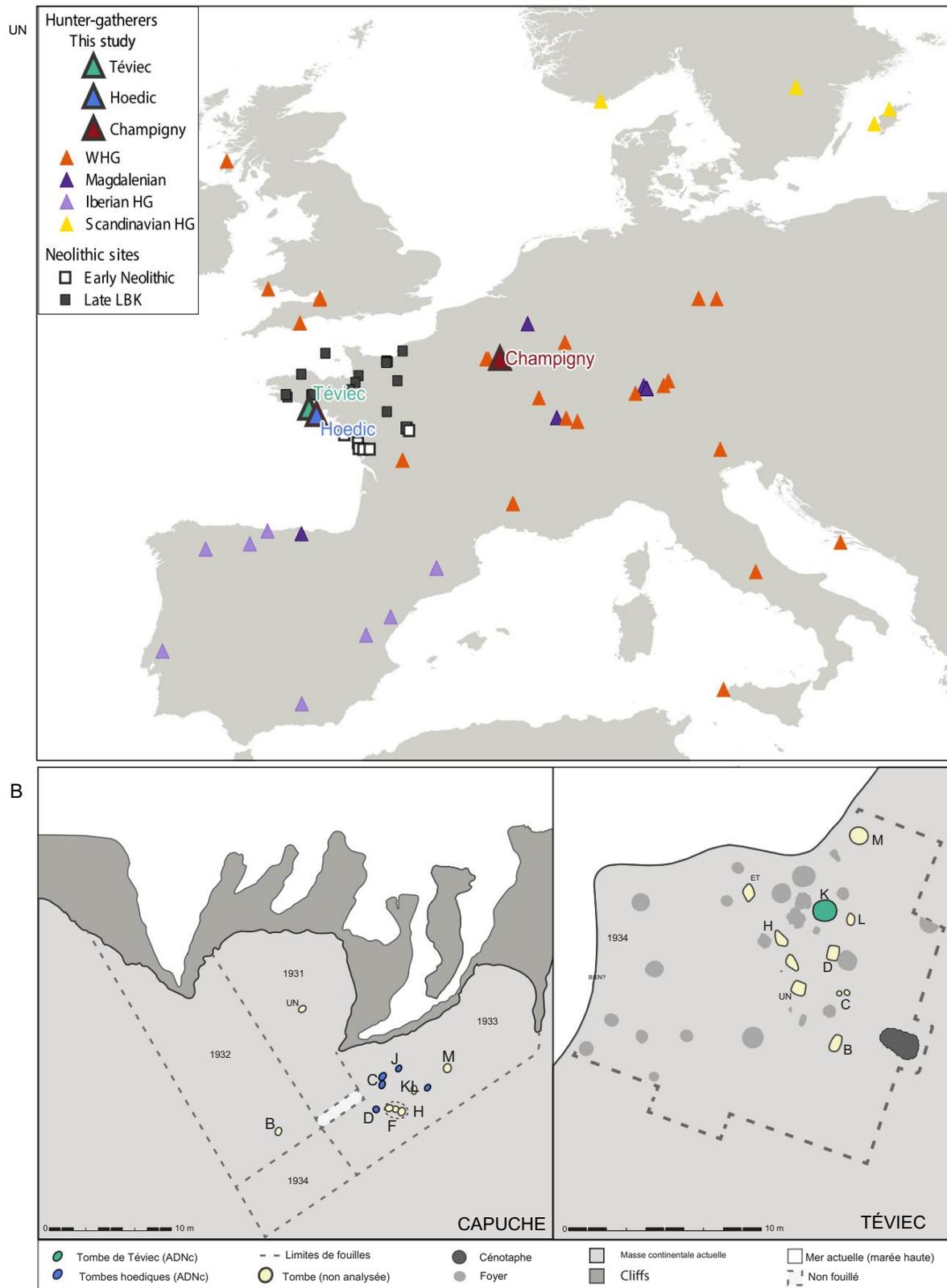


Fig. 1. Localisation des individus et des sépultures évoqués dans le texte. (A) Carte indiquant la localisation des sites paléolithiques et mésolithiques utilisés pour l'analyse génétique comparative, mettant en évidence la localisation des sites étudiés dans cette étude et l'occupation néolithique, pour laquelle il n'existe pas de données génétiques disponibles. (B) Représentation schématique des sépultures fouillées dans les amas coquilliers de Téviéc et Hoedic d'après la carte de terrain de M. Péquart et S.-J. Péquart (26, 27).

Du point de vue phénotypique, nous trouvons une certaine diversité au cours du Mésolithique tardif en France. Nous observons que si la plupart des individus portent la peau foncée et les yeux bleus caractéristiques des WHG, D(4)-hoe003 et J(11)-hoe005 avaient probablement une pigmentation cutanée pâle à intermédiaire ([annexe S1, tableau S11](#)).

Structure sociale et parenté biologique. Pour mieux comprendre les tailles de population effectives et les niveaux de consanguinité, nous avons calculé des séries d'homozygotie (RoH) pour les quatre HG du Mésolithique tardif à couverture plus élevée (stp001, hoe003, hoe005 et tev003) et un panel d'individus comparatifs anciens et modernes. Nous observons

Tableau 1. Individu mésolithique séquencés dans cette étude

ID du laboratoire ADNA	Identification de l'individu	Archéologique site	Âge	14C cal BP (95,4%)	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	Génome couverture	Biologie sexe	mt haplogroupe	Haplogroupe Y chr.	Pollution (X chr.)	Pollution (mt)
stp001	F528	Mont S:t Pierre	Adulte	8 300 à 8 015	n / A	n / A	17.53	XY	U5b2	I2a1 (L460)	0,009	0,001
		Champigny										
vous001	K1(8)	Téviéc	Adulte	7 320 à 7 065	-15,6 AMS	n / A	2.16	XY	U5b	I2a1 (L460)	0,011	0,002
tev002	K3 (9)	Téviéc	Adulte	n / A	n / A	n / A	0,21	XX	U5b	-	-	0,019
tev003	K6(16)	Téviéc	Adulte	7 425 à 7 180	-15,4	13.4	22.43	XY	U5b1	I2a1 (L460)	0,009	0,0001
houe001	C-2 (2)	Hoëdic	Adulte	7 160 à 6 760	-14,0	14.2	0,20	XX	U5b	-	-	0,009
comment002	C-3	Hoëdic	Enfant de 2 à 7 ans	7 155 à 6 790	-13,6	14.7	3.82	XY	U5b	I2a1 (L460)	0,007	0,0007
hoe003 D (4)		Hoëdic	Adulte	n / A	n / A	n / A	22,87	XY	U5b2b	I2a1 (L460)	0,026	0,002
houe004	J (7)	Hoëdic	Adulte	7 240 à 6 885	-15,1	15,5	4.92	XX	U5b1	-	-	0,0006
houe005 J (11)		Hoëdic	Enfant de 3 à 7 ans	7 260 à 6 950	-14,9	14.6	8.32	XX	U5a2	-	-	0,001
houe006 L (10)		Hoëdic	Adulte	7 910 à 7 575	-13,0	15.1	0,03	XX	U5a2	-	-	0,023

Des échantillons ont été prélevés sur les restes osseux de 10 individus provenant de trois sites archéologiques en France. Voir l'annexe SI pour des informations détaillées sur chaque échantillon et mesures. Les abréviations suivantes sont utilisées dans le tableau : Années (y), mitochondries (mt), chromosome (chr.), biologique (biol.).

Les HG et stp001 de Bretagne présentent des RoH longs et fréquents, ce qui est cohérent avec une petite taille de population effective. Contrairement à ce que l'on pourrait attendre de leur isolement géographique et temporel, les HG français du Mésolithique tardif présentent des RoH similaires, mais légèrement inférieurs, à ceux observés dans d'autres génomes à couverture élevée des WHG, tels que Loschbour [ca. 8 000 ans, Luxembourg (6)] et SRA62 [ca. 8 000 ans, Irlande (33)]. Il est intéressant de noter que nous ne trouvons aucune preuve de consanguinité en Bretagne mésolithique [comme un excès de longs fragments de RoH au lieu d'une augmentation proportionnelle de la longueur totale de la somme des RoH et du nombre de segments de RoH (Fig. 3B)].

Étant donné leur large contemporanéité (Annexe SI, Fig. S8 et S9), nous avons étudié le degré de parenté biologique entre les individus Téviéc et Hoëdic, avec des méthodes qui permettent l'inférence de relation jusqu'au deuxième et au quatrième degré pour les données d'ADNA (34-36). Les individus de la Bretagne mésolithique sont majoritairement non apparentés, et aucune parenté au premier degré n'a été identifiée (Fig. 5 et Annexe SI,

Note complémentaire 6). À Téviéc, où tous les individus analysés proviennent de la même tombe, deux paires d'individus (tev001-tev003 et tev002-tev003) ont été déduites comme étant des parents au deuxième ou au troisième degré (Fig. 5 et annexe SI, note supplémentaire 6). Ces liens de parenté se manifestent également dans le regroupement génétique plus serré au sein du site de Téviéc (Fig. 4). Tous les autres couples d'individus ont des liens de parenté au troisième degré ou plus, même ceux enterrés ensemble.

Il est à noter que la femelle adulte (hoe004) et la fillette de 4 à 7 ans (hoe005) enterrées ensemble dans la tombe J n'étaient pas biologiquement apparentées, conformément aux différentes apparences phénotypiques.

Discussion

La dynamique des interactions sociales entre les populations HG passées est peu étudiée génétiquement, en partie à cause de la rareté des restes humains et, par conséquent, des données de séquences d'ADN. Pour remédier à cela,

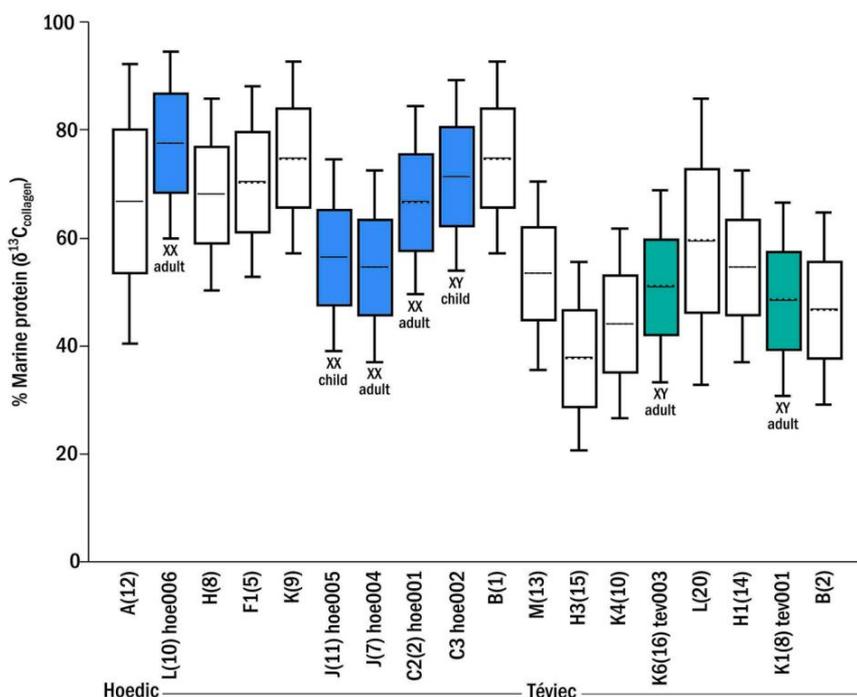


Fig. 2. Estimation des protéines marines basée sur tout le collagène $\delta^{13}C$ disponible mesuré sur des échantillons d'os humains de Hoëdic et Téviéc, modélisé à l'aide de FRUITS v. 3.1. Les individus sont classés chronologiquement au sein de chaque site (les plus anciens sont à gauche). Les échantillons contenant des données génomiques produits dans cette étude sont ombrés en bleu (Hoëdic) et en vert (Téviéc). Les autres individus n'ont pas été échantillonnés pour l'analyse génétique, mais leurs isotopes précédemment publiés sont utilisés ici à des fins de comparaison (30).

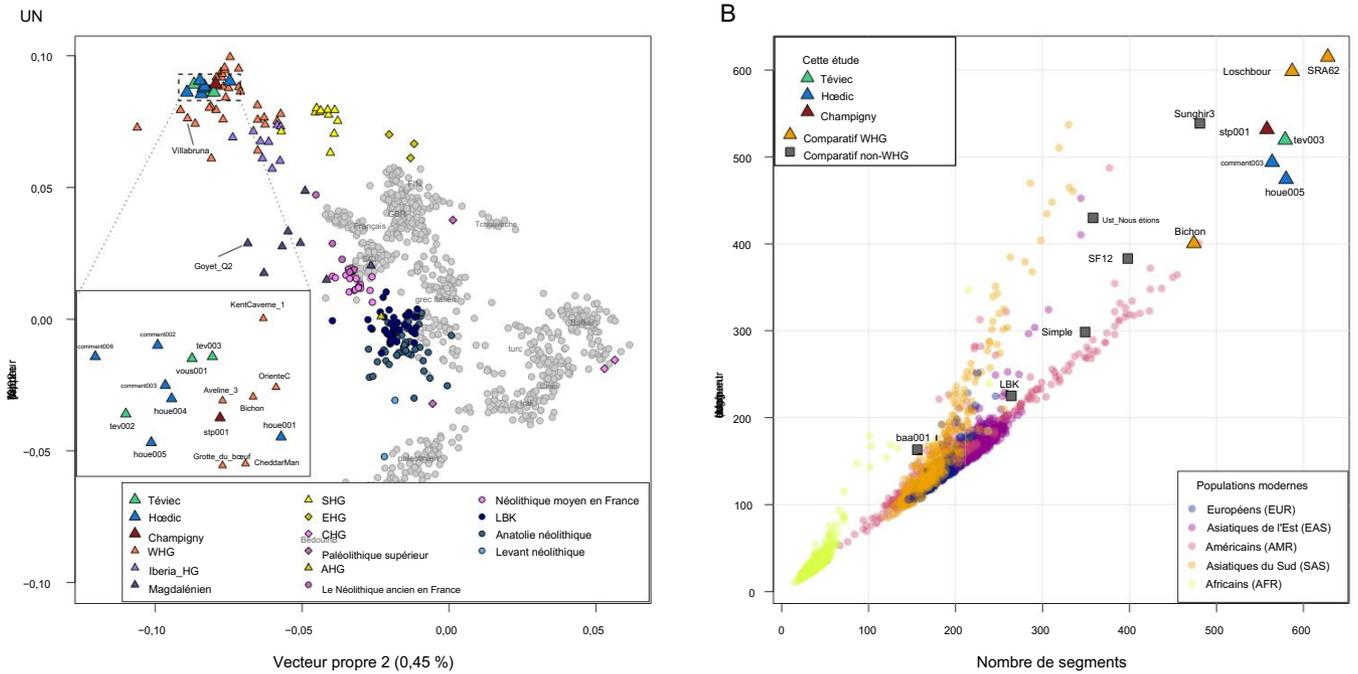


Fig. 3. (A) Analyse en composantes principales (ACP) des Eurasiens occidentaux actuels génotypés sur l'ensemble de données Human Origins (points gris), et des anciens chasseurs-cueilleurs du Paléolithique supérieur et du Mésolithique et des populations néolithiques (ensemble de données S5) (B) Séries d'homozygotie pour 13 individus anciens à couverture élevée, dont quatre chasseurs-cueilleurs mésolithiques nouvellement signalés en France et un total de neuf chasseurs-cueilleurs mésolithiques européens, ainsi que des populations modernes du panel génomique 1000 .

Nous avons généré des données génomiques complètes sur les HG du Mésolithique tardif et confirmé, grâce à de nouvelles datations au radiocarbone calibrées sur du collagène osseux humain, que les individus enterrés à Téviéc et Hoedic étaient non seulement à proximité spatiale, mais étaient également largement contemporains, formant une population biologique, éventuellement sous-structurée en différents groupes ou clans. Cela a fourni une opportunité sans précédent d'étudier la structure démographique et la dynamique socioculturelle des HG du Mésolithique, en intégrant les données génomiques, le radiocarbone, les isotopes stables et archéologiques, même si nous tenons compte des biais de préservation archéologique et de la sélection possible des individus pour l'inhumation.

Bien que notre analyse génétique confirme que les personnes enterrées à Téviéc et Hoedic étaient génétiquement plus apparentées entre elles qu'avec d'autres WHG, les isotopes stables montrent des stratégies de subsistance relativement distinctes sur chaque site [Fig. 2, (11)]. La forte consommation de fruits de mer sur les deux sites indique que les deux groupes dépendaient fortement de filets, les pièges, les hameçons et les lignes (30). L'apport extrêmement élevé de ressources

Françaises sur l'exploitation des ressources marines. Cela n'est pas surprenant étant donné que les deux sites sont situés dans une petite région sur la côte et que les régimes alimentaires des HG sont systématiquement liés aux conditions environnementales (30), qui étaient comparables à Téviéc et Hoedic, impliquant une disponibilité des ressources alimentaires similaire (14). Cependant, chaque groupe avait des préférences différentes en matière d'exploitation des ressources. Au Mésolithique tardif, le niveau de la mer était de 5 à 15 m plus bas qu'aujourd'hui, et alors que l'île actuelle d'Hoedic est le résultat de la division d'une île plus grande, Téviéc était au bord de la mer (37, 38). Cela a peut-être permis un accès plus facile aux aliments terrestres aux chasseurs-cueilleurs de Téviéc. Les données alimentaires sur les populations de HG enregistrées historiquement indiquent que très peu de groupes dans le monde dépendent des ressources marines pour plus de 50 % de leur alimentation (par exemple, Alsea, Haida, Makah et Inuit), peut-être en raison du coût technologique initial associé à l'utilisation intensive des ressources aquatiques, notamment les bateaux, les

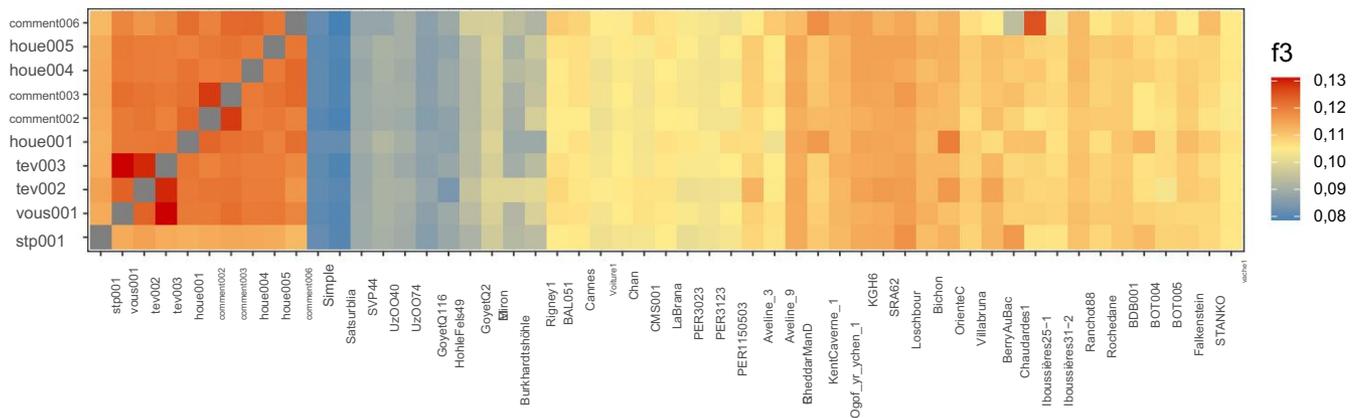


Fig. 4. Carte thermique des distances génétiques entre les individus HG mésolithiques de la France actuelle rapportés ici (axe Y) et les HG européens du Mésolithique/Paléolithique supérieur inférieur (axe X, > 20 000 SNP), mesurées par des statistiques f3-outgroup de la forme f3(France HG 1, Eurasian HG 2 ; Mbuti). Veuillez consulter l'annexe SI, note complémentaire 3 pour plus d'informations sur les individus comparatifs. Les couleurs plus chaudes correspondent à des valeurs f3 plus élevées et indiquent une dérive génétique partagée plus élevée entre des paires d'individus anciens.

LIRE les estimations de parenté

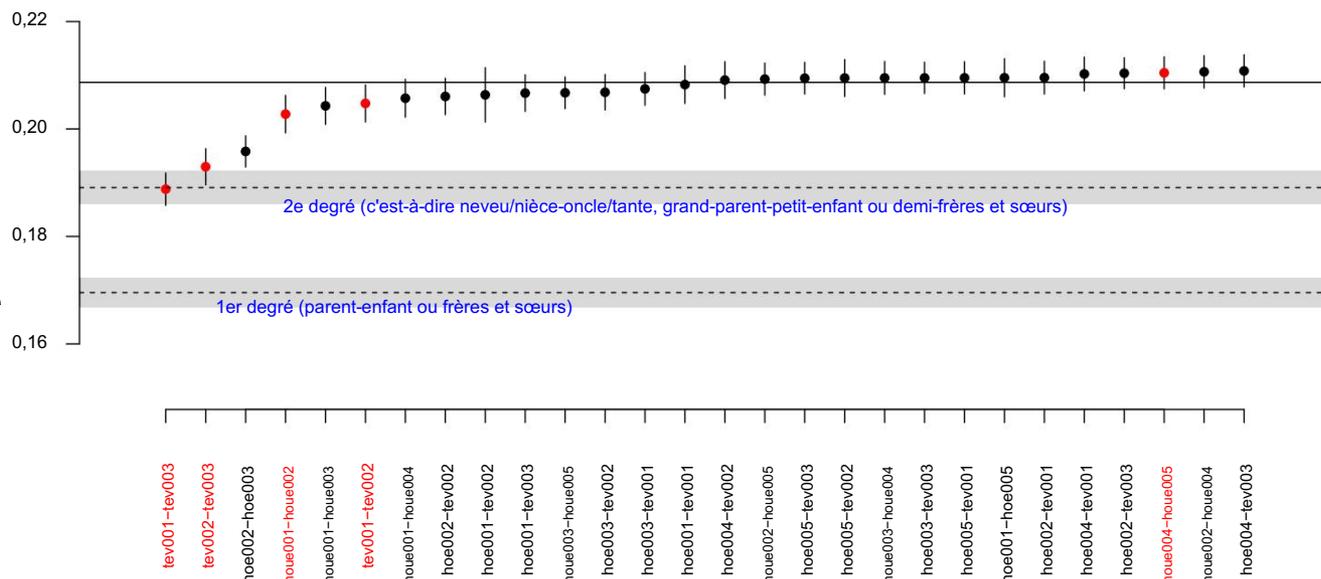


Fig. 5. Résultats de l'analyse de parenté biologique à l'aide de READ (34). Les individus enterrés dans la même tombe ou à proximité immédiate sont surlignés en rouge (tous les individus échantillonnés à Tévéc ont été enterrés dans la même tombe ; hoe004 et hoe005 correspondent à l'enterrement simultané d'une femme adulte et d'un enfant placé sur l'adulte).

Les protéines retrouvées chez les inhumés à Hoedic indiquent que la pêche était leur principale activité de subsistance, alors que les individus inhumés à Tévéc passaient probablement relativement plus de temps à chasser et à cueillir des aliments terrestres (11). Les habitudes alimentaires spécifiques de chaque site indiquent qu'ils vivaient en unités sociales distinctes.

Nous observons une faible parenté génétique intra-site, suggérant que les HG du Mésolithique en Bretagne avaient des systèmes sociaux en place qui éviteraient la consanguinité entre parents immédiats, similaire à ce qui a été observé chez certains HG du Paléolithique supérieur tardif (25). Ce schéma est conforme aux populations HG enregistrées historiquement, pour lesquelles les groupes résidentiels ont moins de 10% de parents primaires (39, 40). Il est intéressant de noter que, contrairement à ce qui était attendu, les individus enterrés ensemble n'avaient pas de liens de parenté biologique étroits. Une exception à ce schéma est l'individu enterré au fond de la tombe K à Tévéc [K6(16)-tev003], qui avait des liens de parenté biologique plus étroits avec au moins deux (échantillonnés sur un total de cinq) des individus enterrés au-dessus de lui, alors que ceux-ci n'étaient pas étroitement liés entre eux. Cette découverte corrobore l'importance et la singularité que K6(16)-tev003 aurait pu avoir en fonction de la disposition de la tombe et du matériel archéologique associé. De plus, l'analyse ostéologique a révélé deux armatures microlithiques, probablement issues d'une arme à projectile, perforées dans les sixième et onzième vertèbres dorsales, dont la première a pu entraîner une mort immédiate en sectionnant l'aorte (1). Son mandibule portait également une ancienne fracture bien cicatrisée, ce qui a été suggéré comme preuve d'un mode de vie marqué par une certaine violence (26).

Conformément à l'analyse de parenté biologique, qui montre que les unités sociales de Tévéc et Hoedic n'étaient généralement pas basées sur des parents biologiques proches, les modèles RoH montrent une parenté accrue en raison de la petite taille des populations plutôt que de la consanguinité directe (41, 42). Cette observation est similaire à celle d'autres populations du Mésolithique tardif en Europe occidentale et le phénomène semble être plus prononcé en Europe occidentale [Fig. 3, (4)] qu'en Europe orientale, septentrionale et méridionale [Fig. 3, (4, 24, 43)]. Dans les populations actuelles, la consanguinité est plus répandue dans les zones où la consanguinité est favorisée culturellement, comme en

L'homosexualité est une pratique courante dans certaines régions d'Asie de l'Ouest et du Sud, mais elle est aussi le résultat d'une faible population et de l'endogamie, même si les accouplements sont aléatoires (41). Les habitants de Tévéc et d'Hoedic semblent avoir mis en œuvre des stratégies pour éviter les accouplements consanguins, comme les échanges entre groupes. Le paysage mésolithique plus vaste de Bretagne pourrait avoir facilité la mobilité, le contact et l'échange de partenaires entre les petits groupes HG.

Des pratiques exogamiques ont déjà été proposées pour les sites du Mésolithique tardif en Bretagne sur la base d'isotopes alimentaires. L'analyse isotopique de Schulting et Richards (11) sur un grand nombre d'individus a indiqué que le régime alimentaire des jeunes femmes enterrées à Tévéc et Hoedic avait tendance à dépendre davantage des protéines terrestres que la moyenne des sites, se déplaçant vers les valeurs marines-terrestres du groupe à des âges plus avancés (11). Ce changement de régime alimentaire suggère un comportement exogamique patrilocal, où des femmes d'autres groupes plus à l'intérieur des terres ont migré vers ces communautés côtières. Le chevauchement chronologique possible entre ces dernières communautés HG et les premiers groupes néolithiques des régions voisines a donné lieu à l'idée que les jeunes femmes de Hoedic et Tévéc, étant donné leur régime alimentaire plus à l'intérieur des terres, venaient des groupes d'agriculteurs néolithiques (11). Nous confirmons maintenant le chevauchement chronologique des phases ultérieures de l'activité funéraire à Hoedic et montrons que ces femmes (illustrées dans cette étude par hoe004 et hoe005) ne proviennent pas de populations néolithiques, car elles se situent dans la variation génétique HG et ne présentent aucune trace d'ascendance liée aux agriculteurs néolithiques (Fig. 3 et 4). Bien que le profil alimentaire de cette femme et de son enfant enterrés dans la tombe J à Hoedic diffère de la moyenne observée sur le site et s'aligne sur celui de Tévéc, leur origine reste inconnue, mais une possible origine étrangère commune pourrait expliquer leur inhumation conjointe sans lien de parenté.

Les données ethnographiques montrent que dans les sociétés humaines, et en particulier dans les communautés de cueilleurs, les soins aux enfants sont souvent multiples. La densité des communautés de cueilleurs est souvent plus élevée que dans celles des agriculteurs, et plusieurs membres du groupe participent donc à l'éducation des enfants (44). La non-relation biologique dans les tombes avec des femmes adultes et des enfants n'est pas rare dans d'autres contextes et

périodes (45) et bien que ces problèmes ne soient pas universels dans toutes les sociétés, nos résultats soutiennent que les liens sociaux (parenté) ont été établis au-delà de la parenté biologique et qu'une certaine signification sociale a été attribuée à ces liens, post-mortem.

Français L'absence d'ascendance liée aux agriculteurs dans les HG analysés, en particulier ceux de la phase tardive à Hoedic, éclaire la dynamique d'interaction entre ces populations et, en fin de compte, le destin des populations HG mésolithiques. Dans toute l'Europe, le flux génétique directionnel des HG vers les populations d'agriculteurs a été démontré par la découverte constante d'ascendance associée aux HG dans des contextes agricoles. En France, il a été montré que les agriculteurs du Néolithique ancien portaient des lignées de chasseurs-cueilleurs du Pléistocène tardif, suggérant de multiples événements de mélange, avant et après l'arrivée des groupes néolithiques en France (10, 21). De plus, les preuves d'un mélange tardif HG-agriculteur dans le sud de la France, survenant seulement plusieurs générations après l'arrivée initiale de l'agriculture en même temps que le développement des traditions potières locales, ont été interprétées comme une adoption locale d'aspects du package néolithique par les groupes HG (21, 46, 47). En Sicile, un individu d'ascendance HG a montré un régime alimentaire similaire à celui des agriculteurs siciliens du Néolithique ancien, ce qui soulève l'idée d'interactions entre groupes (24). Cependant, les données génétiques des HG ayant coexisté avec les agriculteurs restent rares. Ici, nous confirmons que certains des derniers événements funéraires à Hoedic (Annexe SI, Fig. S9) sont contemporaines des sites agricoles voisins de Bretagne, tels que Pluvignon, Kervouric et Kervouyec (Annexe SI, Note complémentaire 5.1). Nous observons que cette population HG est restée intacte tout au long d'une période temporelle qui chevauche l'arrivée des populations néolithiques dans la région. Malgré le manque de données génétiques sur les premiers agriculteurs de Bretagne, les agriculteurs portaient une ascendance liée à HG dans d'autres régions de France (10, 21). Pris ensemble, ces résultats montrent que le flux génétique entre les cueilleurs et les agriculteurs était généralement unidirectionnel et résultait de l'adhésion d'individus d'ascendance HG à des groupes d'agriculteurs et non l'inverse. En échantillonnant des groupes HG qui chevauchent chronologiquement les premiers agriculteurs au lieu de groupes HG antérieurs à l'arrivée des agriculteurs néolithiques, nous excluons le biais d'échantillonnage comme explication de l'absence d'ascendance mixte liée aux agriculteurs. Bien qu'un tel modèle d'interaction entre les groupes HG et les agriculteurs soit clair en Bretagne, un flux génétique dans la direction opposée aurait pu se produire dans d'autres contextes et régions.

Conclusion

Notre révision de la chronologie de l'activité funéraire à Téviec et Hoedic fournit une interprétation plus robuste de la fin du Mésolithique en Bretagne, en plaçant Hoedic comme le dernier site mésolithique connu en France. Les individus de Téviec et Hoedic vivaient à la limite de la distribution géographique et chronologique des groupes HG du Mésolithique occidental européen. Ces circonstances ont pu acculer ces groupes à une dérive génétique sévère en raison de la taille extrêmement réduite de leur population, ne laissant aucune alternative à la consanguinité et à ses conséquences délétères. En intégrant les résultats génétiques, radiocarbone et isotopes stables, nous observons que ces groupes ont mis en œuvre des stratégies pour éviter la consanguinité, ce qui indique le maintien de réseaux de mariages mixtes entre différents sous-groupes HG. Ces pratiques ont probablement été actives jusqu'à la fin de l'existence de ces groupes HG, lorsqu'ils ont finalement été assimilés ou remplacés par les agriculteurs néolithiques. De telles stratégies pourraient être ancrées dans les pratiques des chasseurs-cueilleurs depuis le début du Paléolithique supérieur, époque à laquelle l'exogamie et les échanges réguliers entre groupes semblaient avoir évité la consanguinité (25). En combinant des analyses génétiques et alimentaires, nous mettons au jour la complexité des systèmes socioculturels des chasseurs-cueilleurs, qui s'expriment également dans leurs pratiques funéraires.

Matériels et méthodes

Matériel archéologique. Les individus de Téviec et Hoedic ont été échantillonnés conformément à un permis (HDL.EF.2017.201) délivré par Henry de Lumley, directeur de l'Institut de Paléontologie Humaine, Fondation Albert Ier, Prince de Monaco, à Paris. Le Mont Saint-Pierre, Champigny a été échantillonné en accord avec le Service archéologique de la Communauté Urbaine du Grand Reims, autorisé par Nicolas Garmond, responsable de la fouille archéologique menée en 2017.

Radiocarbone et isotopes stables du carbone et de l'azote. Nous avons utilisé des mesures précédemment publiées et nouvellement produites du ^{14}C et de l'isotope stable du carbone (^{13}C) et de l'azote (^{15}N) sur le collagène osseux humain et avons effectué une évaluation complète de toutes les mesures pour évaluer la fiabilité, ce qui a abouti au rejet de plusieurs mesures principalement en raison d'une mauvaise conservation du collagène osseux. Dans certains cas, nous avons testé la fiabilité des mesures en traitant plusieurs échantillons du même os dans différents laboratoires de radiocarbone (Uppsala, Oxford) (annexe SI, note supplémentaire 2 et tableaux S1 et (S2).

Nous avons utilisé un modèle chronologique bayésien implémenté dans le progiciel OxCal v.4.4 pour estimer la durée de vie de chaque individu étudié, qui comprenait une correction alimentaire pour l'effet du réservoir de radiocarbone marin à l'aide du logiciel FRUITS (48, 49) (Annexe SI, Note supplémentaire 2).

Les âges calendaires sont indiqués sous la forme « cal BP » (BP, où Présent est 1950 CE). Toutes les plages calibrées sont données avec une probabilité de 95,4 % et arrondies aux 5 ans les plus proches, car les résultats modélisés varient d'une exécution à l'autre.

ADN ancien. Les données génomiques ont été générées dans des installations dédiées à l'ADN ancien au laboratoire d'évolution humaine de l'université d'Uppsala, en suivant une procédure similaire à celle de la référence 50. L'ADN a été extrait, à l'aide de versions adaptées des références 51 et 52, de morceaux d'os de la partie interne de l'os pétreux et de racines dentaires (53-55). Les extraits d'ADN ont ensuite été convertis en bibliothèques Illumina double brin. Une partie du premier extrait de chaque échantillon a été utilisée pour construire des bibliothèques de séquençage afin d'observer la désamination et la taille des fragments typiques des dommages post-mortem à l'ADN (56). Les bibliothèques double brin suivantes ont été construites à l'aide de l'enzyme USER pour éliminer la désamination. Les bibliothèques ont été amplifiées avec une amorce indexée unique (57). Après contrôle qualité, les bibliothèques ont été regroupées et le génome entier a été séquencé en shotgun sur Illumina HiSeq X (échantillons Téviec et Hoedic) ou sur NovaSeq 6000 sur la plateforme technologique SNP & SEQ d'Uppsala.

Après démultiplexage de la séquence, les lectures appariées avant et arrière ont été coupées et fusionnées lorsqu'un chevauchement d'au moins 11 pb a été trouvé. Les lectures fusionnées ont été cartographiées par rapport au génome humain de référence à l'aide de BWA aln 0.7.13 (58).

Les fragments avec des positions de début et de fin identiques ont été regroupés en séquences consensus. Toutes les lectures inférieures à 35 pb, avec > 10 % d'incompatibilités avec le génome de référence ou une qualité de cartographie < 30 ont été supprimées. Pour chaque bibliothèque, nous avons fusionné les fichiers bam résultant de tous les cycles de reséquençage à l'aide de samtools merge v1.5. Les données de toutes les bibliothèques traitées par USER ont été fusionnées par individu.

Nous avons utilisé la méthode décrite dans la référence 59 pour la détermination biologique du sexe. La contamination a été estimée sur la base de signaux contradictoires dans les mitochondries (60) et, pour les individus identifiés comme des hommes, dans le chromosome X (61). L'haplogroupe mitochondrial a été attribué à l'aide de Haplogrep v. 2.1.16 (62) et Phylotree 17. L'haplogroupe du chromosome Y a été déterminé sur les positions SNP informatives de Phylotree (version 9 mars 2016) ou ISOGG (v.11, avril 2016) avec samtools mpileup v1.3.

Deux ensembles de données pseudo-haploïdes ont été générés en tirant au hasard une lecture par SNP à partir des données anciennes nouvellement générées et d'individus anciens précédemment publiés issus de populations pertinentes : le panel de 1 240 k SNP (3), fusionné avec les populations modernes du Simons Genome Diversity Panel (31) et du panel Human Origins [HO (32)]. Pour les individus séquencés à couverture élevée, nous avons effectué des appels diploïdes de sites de transversion enrichis dans la population Yoruba du panel de 1 000 génomes (KGP), données de phase 3.

L'ACP a été réalisée à l'aide de smartPCA du package EIGENSOFT v. 7.2.1 (63) en projetant les individus anciens sur les composantes principales calculées sur les individus modernes d'Eurasie occidentale à partir de l'ensemble de données HO en utilisant « Isoproject ». Les statistiques f ont été réalisées avec POPSTATS (64) et les SE ont été calculées avec un jack-knife pondéré en blocs. Nous avons exploré des modèles qpAdm à une et deux sources en utilisant Admixtools2, avec Loschbour et GoyetQ2 comme sources et avec l'ensemble de référence suivant : Mota, Ust_Ishim, MA1, ko1, GoyetQ116, MbutiPygmy, Papuan, Onge, Han, Karitiana, Natufian (et Anatolia Neolithic pour la modélisation des mélanges agricoles). Parenté génétique

entre tous les échantillons pseudo-haploïdisés de Tévéc-Hoëdic, à l'exception de hoe006 (exclu en raison d'une couverture trop faible), a été analysé avec READ (34), en utilisant la méthode de normalisation par défaut, KIN (36) et correctKin (35).

Les séries d'homozygotie ont été estimées pour un ensemble de données diploïdes, pour lequel les fichiers VCF d'échantillons anciens ont été sous-ensembles en sites de transversion enrichis dans la population Yoruba du panel génomique 1000 (KGP), données de phase 3, avec la commande `--homozyg` dans PLINK (65). Les phénotypes de pigmentation pour les échantillons anciens à couverture élevée ont été estimés avec le système HliisPlex-S (66). Des descriptions détaillées des procédures de laboratoire humide d'ADN ancien, de bioinformatique et d'analyse génétique de population sont disponibles dans l'annexe SI, note supplémentaire 3.

Disponibilité des données, du matériel et des logiciels. Les données de séquence du génome provenant de restes humains préhistoriques ont été déposées dans l'European Nucleotide Archive (<https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/home>, PRJEB71770) (67).

ACKNOWLEDGMENTS. We thank the Institut de Paléontologie Humaine—Fondation Albert 1er de Monaco pour le soutien et les échantillons qui ont rendu cette étude possible, et Rick Schulting pour son aide sur les tests de fiabilité des mesures de radiocarbone publiées. Ce projet a été soutenu par

1. M. Walker et al., Définition formelle et datation du GSSP (Global Stratotype Section and Point) pour la base de l'Holocène en utilisant la carotte de glace NGRIP du Groenland et des enregistrements auxiliaires sélectionnés. *JQ* Sci. 24, 3–17 (2009).

2. M. Otte, « La transition paléolithique-mésolithique » dans *Sourcebook of Paleolithic Transitions: Methods, Theories and Interpretations*, M. Camps, P. Chauhan, éd. (Springer, 2009), pp. 537–553.

3. Q. Fu et al., L'histoire génétique de l'Europe de l'ère glaciaire. *Nature* 534, 200–205 (2016).

4. C. Posth et al., Paléogénomique des chasseurs-cueilleurs européens du Paléolithique supérieur au Néolithique. *Nature* 615, 117–126 (2023).

5. V. Villalba-Mouco et al., Survie de l'ascendance des chasseurs-cueilleurs du Pléistocène tardif dans la péninsule ibérique. *Curr. Biol.* 29, 1169–1177.e7 (2019).

6. I. Lazaridis et al., Les génomes humains anciens suggèrent trois populations ancestrales pour les Européens actuels. *Nature* 513, 409–413 (2014).

7. W. Haak et al., La migration massive depuis la steppe a été à l'origine des langues indo-européennes en Europe. *Nature* 522, 207–211 (2015).

8. I. Olalde et al., Allèles immunitaires et pigmentaires ancestraux dérivés chez un Européen mésolithique vieux de 7 000 ans. *Nature* 507, 225–228 (2014).

9. I. Olalde et al., L'histoire génomique de la péninsule ibérique au cours des 8 000 dernières années. *Science* 363, 1230–1234 (2019).

10. S. Brunel et al., Des génomes anciens de la France actuelle dévoilent 7 000 ans d'histoire démographique. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 117, 12791–12798 (2020).

11. R.J. Schulting, M.P. Richards, Rencontres avec les femmes et devenir agricultrices : nouvelles données paléodietétiques et de datation AMS des cimetières mésolithiques bretons de Tévéc et Hoëdic. *J. Anthropol. Archaeol.* 20, 314–344 (2001).

12. R. Peyroteo-Stjerna, Chronologie de l'activité funéraire des derniers chasseurs-cueilleurs du sud-ouest de la péninsule ibérique, Portugal. *Radiocarbon* 63, 265–299 (2021).

13. G. Marchand, R. J. Schulting, Chronologie du second Mésolithique dans le Nord-Ouest de la France (2019).

14. C. Dupont et al., Exploitation des rivages marins au Mésolithique tardif du nord-ouest de l'Europe : un point de vue de Bretagne. *J. World Prehistory* 22, 93–111 (2009).

15. G. Marchand, R. Schulting, « Chronologie du second Mésolithique dans le Nord-Ouest de la France » in *Le Second Mésolithique Des Alpes à l'Atlantique (7-5 Millénaire)*, Table Ronde Internationale, Strasbourg, Les 3 et 4 Novembre 2015, R.-M. Arbogast, S. Griselin, C. Jeunesse, F. Séara, Eds. (Mémoires d'Archéologie du Grand-Est., 2019), pp. 109–125.

16. J.-Y. Tinevez et al., Les vestiges d'habitat du Néolithique ancien de Quimper, Kervoyec (Finistère). *Bull. Société préhistorique française* 112, 269–316 (2015).

17. C. Marcigny, E. Ghesquiere, L. Juhel, F. Charraud, « Entre Néolithique ancien et Néolithique moyen en Normandie et dans les îles anglo-normandes. Parcours chronologique » in *Premiers Néolithiques de l'Ouest. Cultures, réseaux, échanges des premières sociétés néolithiques à leur expansion*, C. Billard, M. Legris, Eds. (2010), pp. 117–162.

18. M.V. Linden, « Apprivoiser une terre : les cultures archéologiques et la propagation du Néolithique en Europe occidentale » dans *Enquête sur les cultures archéologiques : culture matérielle, variabilité et transmission*, B.W. Roberts, M. Vander Linden, éd. (Springer, 2011), pp. 289–319.

19. T. Günther et al., Des génomes anciens relient les premiers agriculteurs d'Atapuerca en Espagne aux agriculteurs d'aujourd'hui. *Basques. Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112, 11917–11922 (2015).

20. I. Olalde et al., Une origine génétique commune pour les premiers agriculteurs des cultures LBK du cardinal méditerranéen et d'Europe centrale. *Mol. Biol. Evol.* 32, 3132–3142 (2015).

21. M. Rivollat et al., L'ADN ancien du génome français met en évidence la complexité de interactions entre chasseurs-cueilleurs mésolithiques et agriculteurs néolithiques. *Sci. Adv.* 6, eaa5344 (2020).

22. M. Lipson et al., Des transects paléogénomiques parallèles révèlent l'histoire génétique complexe des premiers agriculteurs européens. *Nature* 551, 368–372 (2017).

23. I. Mathieson et al., L'histoire génomique de l'Europe du Sud-Est. *Nature* 555, 197–203 (2018).

24. H. Yu et al., Discontinuités génomiques et alimentaires au cours du Mésolithique et du Néolithique en Sicile. *iScience* 25, 104244 (2022).

25. M. Sikora et al., Les génomes anciens montrent le comportement social et reproductif des premiers chasseurs-cueilleurs du Paléolithique supérieur. *Science* 358, 659–662 (2017).

26. M. Péquart, S.-J. Péquart, M. Boule, H.-V. Vallois, Tévéc, station-nécropole mésolithique du Morbihan (Masson et Cie, 1937).

27. M. L. N. C. Péquart, S.-J. V. Péquart, Hoëdic, deuxième station-nécropole du Mésolithique côtier Armoricaïn (de Sikkell, 1954).

la Fondation Knut et Alice Wallenberg (MJ), Vetenskapsrådet (subventions 2018-05537 et 2022-04642 à MJ et subvention 2017-05267 à TG). Le séquençage génétique a été réalisé à la National Genomic Infrastructure (NGI)

Uppsala, le traitement des données et les calculs ont été rendus possibles par les ressources fournies par l'infrastructure suédoise pour le supercalcul, NAISS et SNIC à Uppmax, partiellement financées par le Conseil suédois de la recherche via l'accord de subvention n° 2022-06725.

Affiliations des auteurs : ^a Evolution humaine, Département de biologie des organismes, Uppsala Université, 75236 Uppsala, Suède ; ^b Département d'études historiques, Université de Göteborg, 405 30 Göteborg, Suède ; ^c Département des sciences culturelles, Linnæus Université, 351 95 Växjö, Suède ; ^d Centre d'archéologie, École des arts et des lettres, Université de Lisbonne, 1600-214 Lisbonne, Portugal ; ^e Centre de Recherche en Archéologie, Archéosciences, Histoire, Université de Rennes, Rennes, CNRS 35065, France; national d'Histoire Muséum naturelle, UMR7194, Université Perpignan Via Domitia, Département "Homme et Environnement", Paris 75013, France; ^f Département d'entomologie, Texas Université A&M, College Station, TX 77843 ; ^g Section médico-légale, Enquête régionale Unité, Autorité de police suédoise, 753 32 Uppsala, Suède ; UMR 6298, ARTEHIS, Université j de Bourgogne—CNRS, Bâtiment Sciences Gabriel, 21000 Dijon, France; ^h Service Archéologique du Grand Reims, 51100 Reims, France; and ⁱ Nantes Université, CNRS, INSERM, l'institut du thorax, F-44000 Nantes, France

28. R. Peyroteo Stjerna, « Sur la mort au Mésolithique : ou les pratiques mortuaires du dernier chasseur-cueilleurs du sud-ouest de la péninsule ibérique, Vile-Vie millénaire avant notre ère » (Université d'Uppsala, Uppsala, 2016).

29. L. Nilsson Stutz, Rituels incarnés et corps ritualisés : retracer les pratiques rituelles du Mésolithique tardif Enterrements (Almqvist & Wiksell International, 2003).

30. R.L. Kelly, Les modes de vie des chasseurs-cueilleurs : le spectre de la recherche de nourriture (Cambridge University Press, 2013).

31. S. Mallick et al., The Simons Genome Diversity Project : 300 génomes provenant de 142 populations diverses. *Nature* 538, 201–206 (2016).

32. I. Lazaridis et al., Aperçus génomiques sur l'origine de l'agriculture dans l'ancien Proche-Orient. *Nature* 536, 419–424 (2016).

33. L.M. Cassidy et al., Une élite dynastique dans la société néolithique monumentale. *Nature* 582, 384–388 (2020).

34. J.M. Monroy Kuhn, M. Jakobsson, T. Günther, Estimation des relations de parenté génétiques dans les populations préhistoriques. *PLoS One* 13, e0195491 (2018).

35. E. Nyerki et al., correctKin : une méthode optimisée pour déduire la parenté jusqu'au 4e degré à partir de génomes humains anciens à faible couverture. *Genome Biol.* 24, 1–21 (2023).

36. D. Popil, S. Peyrégné, B.M. Peter, KIN : Une méthode pour déduire la parenté à partir de données anciennes à faible couverture. *ADN. Genome Biol.* 24, 10 (2023).

37. A. García-Artola et al., Base de données sur le niveau de la mer à l'Holocène sur la côte atlantique de l'Europe. *Q. Sci. Rev.* 196, 177–192 (2018).

38. P. Stéphane, Évolutions morphologiques et indices d'occupation humaine au Pléistocène et à l'Holocène le long des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique. *Les Nouvelles de l'archéologie* 156, 53–59 (2019).

39. K.R. Hill et al., Les modèles de co-résidence dans les sociétés de chasseurs-cueilleurs montrent une structure sociale humaine unique. *Science* 331, 1286–1289 (2011).

40. M. Dyble et al., L'égalité des sexes peut expliquer la structure sociale unique des bandes de chasseurs-cueilleurs. *Sciences* 348, 796–798 (2015).

41. F.C. Ceballos et al., La consanguinité humaine a diminué au cours du temps au cours de l'Holocène. *Cur. Biol.* 31, 3925–3934.e8 (2021).

42. H. Ringbauer, J. Novembre, M. Steinrücken, La parenté parentale à travers le temps révélée par des séquences d'homozygotie dans l'ADN ancien. *Nat. Commun.* 12, 5425 (2021).

43. T. Günther et al., Génomique des populations de la Scandinavie mésolithique : étude des premières voies de migration postglaciaire et de l'adaptation aux hautes latitudes. *PLoS Biol.* 16, e2003703 (2018).

44. B.S. Hewlett, Démographie et garde d'enfants dans les sociétés préindustrielles. *J. Anthropol. Res.* 47, 1–37 (1991).

45. K. Rebay-Salisbury et al., Maternité au début de l'âge du bronze à Unterhauenthal, Basse-Autriche. *Archaeol. Aultrichea* 102, 71–134 (2018).

46. L. Gomart et al., Patchwork en spirale dans la fabrication de poterie et introduction de l'agriculture Europe du Sud. *Antiquité* 91, 1501–1514 (2017).

47. A. Arzeller et al., Les données génomiques néolithiques du sud de la France montrent des interactions intensifiées avec les communautés de chasseurs-cueilleurs. *iScience* 25, 105387 (2022).

48. C.B. Ramsey, Analyse bayésienne des datations au radiocarbone. *Radiocarbon* 51, 337–360 (2009).

49. R. Fernandes, C. Rinne, M.-J. Nadeau, P. Grootes, Vers l'utilisation du radiocarbone comme indicateur alimentaire : établissement d'une première base de référence à grande échelle des effets des réservoirs de radiocarbone pour l'Allemagne. *Environ. Archéologique*, 21, 285–294 (2016).

50. R. Peyroteo-Stjerna et al., Une enquête multidisciplinaire révèle un individu d'origine ouest-africaine enterré dans un amas de coquillages mésolithiques portugais il y a quatre siècles. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 42, 103370 (2022).

51. D.Y. Yang, B. Eng, J.S. Wayne, J.C. Dudar, S.R. Saunders, Extraction améliorée d'ADN à partir d'os anciens à l'aide de colonnes de centrifugation à base de silice. *Am. J. Phys. Anthropol. Off. Am. Assoc. Phys. Anthropol.* 105, 539–543 (1998).

52. J. Dabney et al., Séquence complète du génome mitochondrial d'un ours des cavernes du Pléistocène moyen reconstruit à partir de fragments d'ADN ultracourts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 15758–15763 (2013).

53. E. Svenson et al., Le génome du crâne de Peștera Muierii présente une grande diversité et une faible charge mutationnelle dans l'Europe préglaciaire. *Curr. Biol.* 31, 2973–2983 (2021).

54. R. Pinhasi et al., Rendements optimaux d'ADN ancien provenant de la partie de l'oreille interne de l'os pétreux humain. *PLoS Un* 10, e0129102 (2015).

55. H.B. Hansen et al., Comparaison de la préservation de l'ADN ancien dans l'os pétreux et le ciment dentaire. *PLoS Un* 12, e0170940 (2017).

56. S. Sawyer, J. Krause, K. Guschanski, V. Savolainen, S. Pääbo, Modèles temporels d'incorporations erronées de nucléotides et de fragmentation de l'ADN dans l'ADN ancien. *PLoS One* 7, e34131 (2012).

57. M. Meyer, M. Kircher Préparation de la bibliothèque de séquençage Illumina pour la capture et le séquençage de cibles hautement multiplexées. *Cold Spring Harb. Protoc.* 2010, pab-prot5448 (2010).

58. H. Li, R. Durbin, Alignement de lecture courte rapide et précis avec la transformée de Burrows-Wheeler. *Bioinformatique* 25, 1754–1760 (2009).
59. P. Skoglund, J. Storå, A. Götherström, M. Jakobsson, Identification précise du sexe des restes humains anciens à l'aide du séquençage ADN par fusil de chasse. *J. Archaeol. Sci.* 40, 4477–4482 (2013).
60. Q. Fu et al., Une échelle de temps révisée pour l'évolution humaine basée sur les génomes mitochondriaux anciens. *Curr. Biol.* 23, 553–559 (2013).
61. M. Rasmussen et al., Un génome aborigène australien révèle des dispersions humaines distinctes en Asie. *Sciences* 334, 94–98 (2011).
62. H. Weissensteiner et al., HaploGrep 2 : Classification des haplogroupes mitochondriaux à l'ère de la haute séquençage à haut débit. *Nucleic Acids Res.* 44, W58–W63 (2016).
63. AL Price et al., L'analyse des composantes principales corrige la stratification dans les études d'association pangénomique. *Nat. Genetics* 38, 904–909 (2006).
64. P. Skoglund et al., Preuves génétiques de deux populations fondatrices des Amériques. *Nature* 525, 104–108 (2015).
65. S. Purcell et al., PLINK : Un ensemble d'outils pour l'association du génome entier et la liaison basée sur la population analyses. *Am. J. Hum. Genetics* 81, 559–575 (2007).
66. L. Chaitanya et al., Le système HirisPlex-S pour la prédiction de la couleur des yeux, des cheveux et de la peau à partir de l'ADN : Introduction et validation du développement médico-légal. *Forensic Sci. Int. Genet.* 35, 123–135 (2018).
67. LG Simões et al., PRJEB71770. Archives européennes de nucléotides. <https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/view/PRJEB71770>. Déposé le 15 janvier 2024.