

Les mouvements de populations au Néolithique dans le Sud-Est de la Méditerranée : Apport de la génétique



Mémoire réalisé par
Lauranne Vermeersch

Promoteur(s)
Jan Driessen et Fabienne Pigière

Année académique 2016-2017
**Master [120] en histoire de l'art et archéologie, orientation générale, à finalité
spécialisée**

*Je tiens tout d'abord à remercier Monsieur Jan Driessen
et Madame Fabienne Pigière, pour leurs précieux
conseils.*

*Je voudrais également remercier Benoit, Carinne, Thomas
et Caroline qui m'ont beaucoup soutenu dans
l'élaboration de ce travail.*

Lauranne Vermeersch, *Les mouvements de population au Néolithique dans le Sud-Est de la Méditerranée : apport de la génétique*. Année académique 2016-2017, Master [120] en histoire de l'art et archéologie, orientation générale, à finalité spécialisée Session d'Août. Promoteurs Jan Driessen et Fabienne Pigière.

Cette étude a pour but d'envisager comment la génétique peut contribuer à certaines questions archéologiques et notamment celui des mouvements de populations lors de la période transitoire entre le Mésolithique et le Néolithique, à leur propagation et leur sédentarisation dans le Sud-Est de la Méditerranée. Plus précisément, ce travail veut montrer comment l'étude de l'ADN ancien et moderne pourrait confirmer ou infirmer les interprétations archéologiques.

Une analyse non-exhaustive des données archéologiques a été réalisée. Elle aborde ainsi les différents vestiges matériels qui peuvent rendre compte de la sédentarisation des populations, de leurs mouvements et des diverses influences que cela implique.

L'étude des restes archéologiques confirmerait généralement une origine proche-orientale des colonisateurs des îles au Néolithique et une diffusion vers l'Ouest et plaide ainsi majoritairement en faveur d'une diffusion démiqque du Néolithique pour les îles de Crète et de Chypre ainsi que pour le continent grec.

Dans l'état actuel des connaissances, les recherches et données archéologiques conduisent à des interprétations plausibles mais sans certitude absolue. Dès lors, des approches basées sur de nouvelles méthodes scientifiques comme la génétique apparaissent tout à fait pertinentes et peuvent offrir de nouveaux champs d'investigations.

La génétique permet d'établir de nouveaux marqueurs temporels, notamment les haplogroupes caractéristiques du Néolithique du Sud-Est de la Méditerranée, décryptant les évolutions et changements au sein des populations déterminées. La génétique a ainsi permis de confirmer des mouvements de populations depuis le Proche-Orient vers l'Egée, d'approcher des pratiques culturelles des populations du Néolithique dans les régions ciblées, notamment le statut particulier des animaux domestiques, et d'identifier le fonctionnement fondamental de ces sociétés, basé sur une hiérarchie masculine.

Table des matières

<i>Introduction et objectifs</i>	9
<i>Partie 1. Données archéologiques</i>	11
Chapitre 1. Introduction	11
1.1. Objectifs	11
1.2. Cadre d'étude	11
1.3. Méthodologie	11
1.4. Analyse	12
1.5. Emergence du Néolithique	13
1.6. Type de diffusion	14
1.7. Limites des modèles de diffusion	15
1.8. L'impact de la sédentarisation	16
1.9. Occupations Néolithiques	16
1.10. Problème des traces disponibles pour ces périodes	18
Chapitre 2. Développement	21
2.1. L'architecture	21
2.2. L'iconographie	23
2.3. L'outillage	27
2.4. Les restes fauniques	30
2.5. Les restes végétaux	33
a. Les types d'espèces sauvages et domestiques	33
b. La distribution des espèces sauvages et domestiques	35
c. Traces d'agriculture	36
2.6. Conclusions	37
<i>Partie 2. Sources génétiques</i>	41
Chapitre 1. Introduction à la génétique moléculaire	41
1.1. Le concept de base : l'Acide DésoxyriboNucléique (ADN)	41
1.2. L'ADN mitochondrial	42
1.3. Les chromosomes X et Y	43
1.4. Les gènes	43
1.5. Les haplotypes et les haplogroupes	44
1.6. L'application de la génétique à l'archéologie et aux mouvements de populations	46
1.7. L'application au niveau de l'étude	49
1.8. Techniques et méthodes en Génétique applicables à l'Archéologie	50
Chapitre 2. Développement	55
2.1. Introduction	55
2.2. Homme	64

2.2.1.	Autosome	64
	Persistence Lactase.....	64
2.2.2.	ADN Mitochondrial	67
	a. Segment hypervariable I et II (HVS I/II)	68
	b. Haplogroupe N1a	69
	c. Haplogroupe H.....	69
2.2.3.	Chromosome Y	71
	a. Haplogroupe J	72
	b. Haplogroupe E	74
	c. Haplogroupe G.....	75
	d. Haplogroupe R.....	76
	e. Haplogroupe T, I.....	77
2.3.	Animaux	79
	a. Bœuf.....	79
	b. Caprinés	80
	c. Porc	82
	<i>Interprétation générale.....</i>	85
	Analyses des données	85
	Interprétation des résultats.....	89
	<i>Conclusions et perspectives.....</i>	93
	<i>Lexique.....</i>	97
	<i>Bibliographie</i>	101

Introduction et objectifs

Cette étude a pour but d'envisager comment la génétique peut contribuer à certaines questions archéologiques et notamment celui des mouvements de populations lors de la période transitoire entre le Mésolithique et le Néolithique, à leur propagation et leur sédentarisation dans les îles du Sud-Est de la Méditerranée.

Ces mouvements de populations ont fait l'objet de nombreuses études récentes sur le plan biologique en raison du développement et de l'accès à de nouvelles technologies.

En raison de son importance historique, la question des migrations et de la sédentarisation avait déjà été abordée par de nombreuses recherches et études archéologiques. Celles-ci se sont basées sur la culture matérielle et les indices d'occupation laissés par ces populations et ont comparé différentes régions afin d'établir le mouvement des populations par la diffusion des techniques, des styles, des matériaux utilisés, ... Néanmoins, du point de vue strictement matériel, il est parfois apparu difficile d'affirmer l'existence de mouvements de populations.

C'est pourquoi plusieurs hypothèses ont été mises en avant concernant cette période. L'origine même des hommes sédentaires dans les îles a été soulevée, mais est aujourd'hui presque systématiquement située au Proche-Orient.

La grande diversité de ces hypothèses est donc la conséquence des difficultés rencontrées dans les études archéologiques, qui rappelons-le, dépendent notamment des découvertes matérielles souvent très limitées. De plus, les données ne sont pas toujours disponibles soit parce qu'elles n'ont pas été conservées, soit parce qu'elles n'ont pas forcément encore été découvertes. Les interprétations archéologiques vont de ce fait dépendre des connaissances et de l'expertise archéologique existante et des méthodologies utilisées.

Dès lors, des approches basées sur de nouvelles méthodes scientifiques, comme la génétique, apparaissent tout à fait pertinentes et peuvent offrir de nouveaux champs d'investigation. Elles peuvent apporter des informations supplémentaires confirmant ou non les hypothèses archéologiques.

Cette étude abordera la question de la génétique appliquée à ces régions à la période Néolithique et notamment comment l'étude de l'ADN ancien pourrait illustrer les mouvements de ces populations, actuellement établis à partir des données archéologiques.

Cette étude est fondée sur l'analyse des données archéologiques datant du Néolithique disponibles pour la Crète, Chypre et la Grèce continentale. Mon statut de mémorante ne m'ayant pas permis d'entreprendre des analyses génétiques de restes archéologiques, mon travail s'est basé sur des données génétiques disponibles et pertinentes pour les régions susmentionnées de l'Est de la Méditerranée au Néolithique. Mon étude traitera principalement d'un état de la question générale sur la contribution effective de la génétique à l'archéologie.

Bien que l'on se focalisera sur les données génétiques, il est important de mentionner l'existence d'autres disciplines, basées sur les données climatiques ou linguistiques, qui pourraient, elles aussi, contribuer à l'analyse globale. C'est un aspect à garder à l'esprit lors de l'interprétation générale des résultats.

La première partie de l'étude consistera en une analyse des données archéologiques existantes et des principales hypothèses qui en découlent. La deuxième partie introduira la génétique et plus particulièrement l'ADN ancien et son application en Archéologie. Ensuite, les données génétiques disponibles pour les différentes régions seront abordées en faisant état des données collectées, d'une critique des méthodes et des résultats obtenus. Ces conclusions seront remises en contexte dans une vision globale de l'Est de la Méditerranée et finalement confrontées aux données archéologiques et à leurs interprétations. La conclusion de l'étude soulignera la contribution des sciences génétiques et les perspectives de celles-ci appliquées à l'Archéologie.

Partie 1. Données archéologiques

Chapitre 1. Introduction

1.1.Objectifs

L'objectif de ce chapitre est de déterminer l'importance et les limites des données archéologiques quant à l'analyse de la colonisation et des diffusions de la néolithisation, afin de montrer dans le chapitre suivant, ce que peut apporter la génétique.

1.2.Cadre d'étude

Quand on aborde la thématique de la révolution Néolithique¹, il est important de définir les limites géographiques et temporelles qui vont donner le cadre et l'approche de l'étude. Dans ce cas-ci, l'analyse s'axera sur la colonisation des îles de l'Est de la Méditerranée et les contextes topographiques et historiques de ces zones géographiques, ainsi que les populations qui occupaient ces territoires avant le Néolithique et après la colonisation. Néanmoins, les données archéologiques et génétiques du Néolithique sont peu nombreuses pour ces régions (Lacan 2011: 44). En effet, la nature des traces matérielles et les conditions environnementales ne sont pas propices à leur bonne conservation (Lacan 2011: 34). L'étude de sources provenant de régions voisines est de ce fait importante, notamment les peuples de la culture Stracevo (STA), Linearbandkeramik en Europe Centrale (LBK) et Linearbandkeramik en Transdanubie (LBKT) (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2).

1.3.Méthodologie

Étant donné la large zone que recouvre cette étude, j'ai trouvé intéressant de subdiviser les recherches selon le type de données comme les données matérielles (structures d'habitats, artistiques, outillage), les restes archéobotaniques et archéozoologiques. Ces derniers constituent une première approche de la nature des occupations et des pratiques culturelles. Ainsi, la comparaison et l'interprétation en seront plus aisées et permettront des recherches à plusieurs niveaux d'échelles, même si une vision plus large de l'Est de la Méditerranée dans

¹ Ce concept fait référence au début de la domestication par le développement de l'agriculture et de l'élevage. Il est généralement considéré comme une révolution importante dans la formation des civilisations postérieures (Demoule 2017: 1)

son ensemble sera bien entendu privilégiée pour approcher au mieux la diffusion globale du Néolithique et des mouvements potentiels qu'elle implique.

Les données archéologiques qui seront abordées dans cette étude ne feront pas l'objet d'une analyse exhaustive mais plutôt d'un état de la question générale des hypothèses et interprétations actuelles. Ce travail se concentre en effet d'avantage sur les données génétiques. Ainsi, des exemples d'objets et de traces matérielles seront exploités, sans que cela soit systématique comme ce serait le cas dans une étude purement archéologique.

1.4.Analyse

La culture matérielle au Néolithique se compose essentiellement de structures construites et d'artéfacts comprenant outils et figurines (Guilaine et al. 2003: 399 ; Paschou et al. 2014: 9215). Les céramiques sont très peu présentes au sein des sites du début du Néolithique, elles apparaissent néanmoins au cours du Néolithique pour se généraliser à la fin de cette période. Étant donné qu'on s'intéresse essentiellement à la transition Mésolithique-Néolithique, dans des sites pré-céramiques, la céramique ne sera pas analysée dans ce travail.

La présence de structures d'habitats sédentaires est aussi un point important puisque les individus en devenant sédentaires vont s'investir d'avantage dans la construction. On verra alors apparaître des formes de structures plus durables et plus complexes (Guilaine et al. 2003: 397).

Les restes de nourriture sont une des sources d'informations les plus intéressantes sur les populations néolithiques. Ils touchent directement à la question des transformations culturelles associées à la Néolithisation. Deux types de restes alimentaires archéologiques sont considérés : les restes d'animaux et de végétaux.

- Pour les animaux les tissus durs (minéralisés) comprenant entre autres les os, les dents, l'ivoire et les bois de cervidés, même s'il est possible dans de rares cas d'étudier des restes organiques (Ménier et al. 2001: 186). L'identification des espèces se base essentiellement sur les critères morphologiques des restes découverts.
- En ce qui concerne les végétaux il est possible d'étudier les phytolithes, restes minéraux de microfossiles. Ceux-ci sont différents pour chaque espèce (Delhon 2001: 54). L'analyse détaillée de ces structures permet donc l'identification des espèces végétales présentes. Il est difficile d'étudier des restes organiques de végétaux en raison de

conditions généralement peu favorables à leur conservation. Il est par contre possible d'analyser les traces laissées par les végétaux dans d'autres matières (Marinval 1986: 191). En effet, les restes organiques de plantes disparaissent avec le temps, mais les empreintes de leur position dans les matériaux restent visibles. L'analyse approfondie de ces traces peut permettre d'identifier les espèces utilisées. Les plantes sont souvent utilisées dans la production de la culture matérielle, en particulier les habitats ou autres objets impliquant l'usage de terre. Il est fréquent d'observer des empreintes de végétaux dans des restes de briques en terre cuite ou crue (Marinval 1986: 191).

Les os, les empreintes et les phytolithes permettent d'identifier l'espèce animale ou végétale et donnent accès à des pratiques culturelles via des études statistiques. Par exemple, on pourra mettre en évidence quels animaux étaient majoritairement consommés, les méthodes de préparations, ... et d'en déterminer les comportements et habitudes des populations.

1.5.Émergence du Néolithique

La question de l'émergence du Néolithique est encore aujourd'hui fort discutée et plusieurs théories se sont développées pour expliquer ce phénomène (Guilaine 2008:).

- Childe a tout d'abord avancé que suite au Dryas Récent, les détériorations climatiques associées ont entraîné une aridification des régions proche-orientales (Childe et al. 1963: 11). Cela a incité les migrations et le développement de stratégies de stockage jusqu'à la domestication des ressources exploitées (Childe et al. 1963: 146 ; Lacan 2011: 14).
- Baidford a, quant à lui, exploité les preuves d'une augmentation démographique qui aurait favorisé le développement de nouvelles stratégies alimentaires (Lacan 2011: 14).
- Pour Rindos, l'agriculture résulterait d'une coévolution naturelle entre les plantes et l'Homme. La domestication apparaît de ce fait comme un processus involontaire (Rindos 1984: 99-100).
- Enfin, Braidwood apporte une dernière théorie qui place le Néolithique en tant que construction culturelle. C'est-à-dire que l'homme s'affranchit des contraintes naturelles grâce aux conditions favorables des plaines du Taurus et de Zagros (Lacan 2011: 14).

Les interprétations des faits archéologiques évoluent au fil des ans dépendantes des nouvelles découvertes. Jusqu'à présent ces hypothèses aboutissent à des conclusions similaires en identifiant la région proche-orientale comme berceau de la Néolithisation.

1.6.Type de diffusion

La néolithisation peut se diffuser de diverses manières. Trois types de diffusion ont été identifiés (Chikhi et al. 2002: 11008 ; Perlès 2001: 38) : la diffusion démique, culturelle ou mixte.

- La diffusion démique consiste en une migration de l'ensemble d'un groupe d'individus, localisés dans une région géographique, vers une autre zone exclue de son territoire d'origine. Comme celle-ci s'effectue rarement en une seule fois, on parle de migration par vagues. Il s'agit des gens originaires d'une région étrangère qui s'installent dans un nouveau paysage, occupé ou non (Chikhi et al. 2002: 11008 ; Lacan 2011: 20 ; Perlès 2001: 38 ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2).
- La diffusion culturelle s'inscrit plutôt dans le contexte social. En effet, comme son nom l'indique, la diffusion culturelle se réalise via les contacts entre deux groupes situés dans des territoires différents (Chikhi et al. 2002: 11008 ; Lacan 2011: ; Perlès 2001: 38 ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2). Ainsi, ce mode de diffusion n'implique pas la migration d'un ensemble d'individus mais s'établit par l'imitation des pratiques ou des comportements via les contacts entre les deux groupes.
- Enfin, la diffusion mixte comprend un mélange des deux modes de diffusion susmentionnés qui sont d'ailleurs très catégorisés (Perlès 2001: 38). Il ne serait pas étonnant qu'en réalité la diffusion mixte soit la plus commune. Ce mode de diffusion plus réaliste implique à la fois une imitation culturelle et comportementale d'un groupe d'individus par un second groupe, et à la fois un déplacement physique d'individus étrangers qui s'installent soit dans une nouvelle occupation, soit dans un nouveau groupe.

Suivant le mode de diffusion, le phénomène de révolution Néolithique peut être interprété de deux manières différentes.

- Par exemple, mettre l'accent sur la diffusion culturelle amène à considérer la transmission des nouvelles technologies néolithiques comme une imitation des pratiques

via des contacts entre des populations sédentaires et nomades (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2).

- D'autre part, envisager la diffusion démique souligne à la fois le phénomène d'imitation présent dans la diffusion culturelle et l'apport des populations sédentaires (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2). La diffusion démique intègre ainsi un degré diffusion culturelle, qui la rend difficile à différencier de la diffusion mixte. C'est pourquoi, on parle rarement de diffusion mixte pour ne prendre en compte que les diffusions culturelles et démiques.

Deux options peuvent alors être envisagées. Les populations sédentaires s'installent-elles de facto sur les îles en formant de nouveaux sites d'occupations ou entretiennent-elles des contacts avec les nomades indigènes pour ensuite former des occupations mixant les deux groupes ?

Une hypothèse vraisemblable envisage que les groupes sédentaires se sont installés sur les territoires insulaires. Le territoire et les ressources étant contrôlés par des groupes sédentaires, les mouvements nomades étaient compromis. Sans adaptation les populations nomades ne pouvaient subsister. Les populations sédentaires ont ainsi progressivement forcé les groupes nomades à devenir sédentaires pour leur survie.

1.7.Limites des modèles de diffusion

Des limites existent avec cette volonté de classer les comportements humains. Selon les restes observés, ceux-ci sont généralement classés en deux groupes distincts, soit sédentaire, soit nomade. Toutefois, la présence d'agriculture et d'élevage implique un certain degré de sédentarisation qui peut s'associer avec d'autres modes de vie, comme la transhumance (Perlès 2001: 153). Il en résulte qu'il est impossible de classer ces comportements en deux groupes exclusifs. Par exemple, la chasse et l'élevage pourraient remplir des fonctions d'importance différentes selon les populations. Mais là, le débat s'oriente largement vers les normes et pratiques culturelles des individus et relève donc plutôt de l'Ethnoarchéologie. Finalement, peu importe la véritable nature des occupations tant qu'on peut identifier qu'elles sont en partie sédentaires.

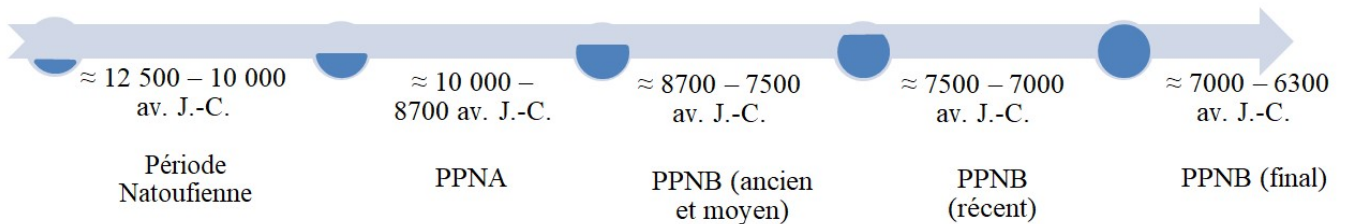
1.8.L'impact de la sédentarisation

Avec la sédentarisation, les groupes d'individus vont développer de nouvelles technologies liées à l'agriculture et à l'élevage (Perrot 2003: 391). Les pratiques alimentaires vont se modifier avec la domestication d'espèces végétales et animales. Ces dernières se distinguent des variétés sauvages qui constituaient alors la principale source d'alimentation (Perlès 2001: 152). Ces changements se marquent dans les restes archéologiques, par exemple les vestiges de consommations, qui témoignent d'une transformation du régime alimentaire.

Il sera donc possible en appliquant une méthodologie précise d'identifier des comportements sédentaires via les traces archéologiques.

1.9.Occupations Néolithiques

Ligne du temps schématique des périodes précéramiques au Levant (données issues de Lacan et al. 2011:14-6) :



Les données disponibles pour le Néolithique sont plus nombreuses sur le continent grec et sur Chypre qu'en Crète. Les sites néolithiques identifiés pour les trois régions sont indiqués sur les cartes suivantes (Fig. 1 et 2).



Fig. 1. Principaux sites néolithiques de Chypre. (Simmons 2011: 56).



Fig. 2. Carte des sites néolithiques de Grèce et indication du site néolithique de Knossos.

(Perlès 1990: 7)

Les différentes régions présentent également des données relatives à la période Mésolithique, période précédant le Néolithique, que l'on peut mettre en comparaison avec les

données néolithiques afin d'établir l'évolution entre les deux périodes (Broodbank 1999: 20). Le nombre de sites est différent pour les deux périodes. On constate une faible représentation des sites mésolithiques et une nette augmentation du nombre de sites au Néolithique (Fig. 2) (Broodbank 1999: .

Cette augmentation du nombre de sites entre les deux périodes pourrait être révélatrice d'un apport étranger (Perlès 2001: 113). La question de savoir s'il y a eu ou non colonisation, a soulevé de nombreux débats. Il semble confirmé aujourd'hui qu'il y a eu une arrivée de populations étrangères dans les îles (Peltenburg et al. 2001: 10). Il reste toutefois difficile d'estimer si le faible nombre de sites mésolithiques est dû à leur absence, leur non-découverte ou leur non-préservation. De plus, ils sont assez difficiles à identifier puisqu'ils reflètent une population non-sédentaire (Lacan 2011: 34).

1.10. Problème des traces disponibles pour ces périodes

En Archéologie, les données disponibles sont obtenues suivant un phénomène d'observation positive. La présence des traces matérielle est la seule certitude, leur absence ne peut, quant à elle, pas être démontrée. Un grand nombre de facteurs peut conduire à la disparition de traces matérielles : des conditions de conservation environnementales, le facteur humain, ... (Perlès 2001: 120). Il est possible que lors d'une période postérieure ou d'une réoccupation d'un espace, les changements des pratiques culturelles et sociales aient eu raison de certains objets (Perlès 2001: 120). Par exemple, le fait que des objets précieux, en perdant leur caractère idéologique, soient réutilisés dans des contextes différents plus tardifs.

S'intéressant principalement à l'origine des colonisateurs et au déroulement des colonisations, les analyses s'appliquent à comparer la culture matérielle des zones étudiées avec celle d'autres régions dont sont potentiellement issues les populations du Néolithique. D'autres points de vue sont également étudiés par la comparaison des traces du Mésolithique à celles du Néolithiques au sein même des îles. Le but étant d'observer si les changements visibles peuvent apporter des indices quant au type de diffusion opérée par les populations du Néolithique. Par exemple, si la diffusion culturelle a été privilégiée, tous les domaines ne sont pas touchés par les échanges et n'auront donc pas subi de modifications (Perlès 2008: 278-81). Si on considère la diffusion démique, on constatera des changements dans l'ensemble des domaines.

Dans le chapitre suivant, ces informations seront confrontées et analysées avec les données génétiques, et ainsi souligner la complémentarité de la démarche.

Avant d'entrer dans l'analyse des traces matérielles, j'aimerais mettre en évidence certaines difficultés, pouvant être rencontrées, lors de la détermination de l'origine des influences. En effet, celle-ci se base sur la comparaison des traces matérielles entre différentes régions pour établir des relations de filiation entre elles. Cependant, les artefacts sont, à cette époque, assez basiques en particulier au niveau typo-stylistique (Guilaine et al. 2003: 398-9). Il est parfois difficile de distinguer les évolutions convergentes² des réels contacts entre différentes zones géographiques (Stordeur 2003: 367). C'est pourquoi la technique et les détails sont généralement prépondérants dans l'interprétation des faits.

Cependant, les hypothèses s'accordent en grande majorité sur le fait que les colonisateurs proviennent de l'Est de la Méditerranée. L'identification précise de la zone reste, quant à elle, fort débattue. Certaines la place en Anatolie Ouest, Centrale ou Est (Astruc et al. 2017: 128), d'autres au Levant Nord ou Sud (Stordeur 2003: 355-6).

Cette étude s'intéressant principalement à la génétique, l'analyse des restes archéologiques ne fera pas l'objet d'une recherche exhaustive et se focalisera sur les faits marquants qui ont participé à l'élaboration des différentes hypothèses et qui pourront être utiles à la confrontation avec les données génétiques.

Le chapitre suivant intégrera l'analyse des données archéologiques liées à la néolithisation des différentes zones géographiques : Crète, Chypre, Grèce continentale. Nous aborderons ainsi les différents vestiges matériels qui peuvent rendre compte de la sédentarisation des populations, de leurs mouvements et des diverses influences que cela implique.

On s'intéressera tout d'abord à l'architecture et aux traces d'habitats. Ensuite, l'iconographie et l'outillage seront abordés. Enfin, les restes fauniques et végétaux seront analysés.

² Il s'agit d'évolutions indépendantes et similaires se produisant dans des groupes d'individus différents (Stordeur 2003: 367).

Chapitre 2. Développement

2.1.L'architecture

A Chypre et en Crète, les structures permanentes apparaissent au Néolithique (Douka et al. 2017: 317). Tant leurs formes que les techniques de constructions suggèrent des contacts entre ces îles et les régions du Proche Orient.

Les sites chypriotes présentent des structures de forme circulaire au PPNA (Pre-Pottery Neolithic A \approx 9,500 – c. 8,000 av. J.-C.) (Fig. 3), puis évoluent vers une forme quadrangulaire au PPNB (Pre-Pottery Neolithic B \approx 8500-7000 av. J.-C.) (Stordeur 2003: 356). Ces transformations sont progressives et cumulatives, c'est-à-dire que l'on va retrouver à la fois des structures circulaires et quadrangulaires à la même époque (Guilaine et al. 2003: 398 ; Guilaine et al. 2004: 1007 ; Stordeur 2003: 356).



Fig. 3. Bâtiment communautaire découvert à Klimonas à Chypre (Vigne et al. 2012: 8446).

L'architecture crétoise des premières phases du Néolithique apparaît basique et de forme rectangulaire (Papathanassopoulos et al. 1996: 92).

La forme circulaire reste prédominante à Chypre au cours du Cypro-PPNB, (Guilaine et al. 2003: 398 ; Simmons 2011: 62). Au Levant Nord³, par contre, on constate au PPNA des constructions circulaires qui évoluent vers une forme quadrangulaire au PPNB, abandonnant ainsi les précédentes (Stordeur 2003: 355). Cela a été un argument important mettant en évidence la relation entre ces deux régions. On retrouve par contre des structures à Chypre qui

³ On distingue au sein du Proche-Orient, les régions d'Anatolie et du Levant Nord et Sud.

sont absentes au Proche-Orient comme par exemple le puits, présent à *Shillourokambos* et l'enclos présent à *Myloukhitia* (Guilaine et al. 2004: 1016-8 ; Stordeur 2003: 355).

En plus des caractéristiques de formes, les techniques de construction sont aussi révélatrices de contacts entre les îles et le Levant. Les constructions du Proche-Orient témoignent par exemple d'un surcreusement au niveau des fondations (Stordeur 2003: 355). Cet aspect a été interprété comme une réminiscence de l'époque Natoufienne où les structures étaient enterrées (Stordeur 2003: 356). Des pratiques semblables ont été retrouvées dans certains sites chypriotes, notamment celui de *Shillourokambos* (Guilaine et al. 2004: 1008 ; Stordeur 2003: 356).

L'architecture grecque du néolithique est majoritairement représentée par de petites structures rectangulaires en briques crues (Demoule et al. 1993: 370). La forme et le mode de constructions suggèrent une influence proche-orientale anatolienne ou levantine du PPNB, mais est totalement absente de l'Europe à l'exception de la Grèce (Demoule et al. 1993: 370). Il illustre de ce fait un lien entre la Grèce et le Proche-Orient au Néolithique ancien. Néanmoins, les constructions grecques du Néolithique témoignent d'une autre technique de construction, le torchis, absente des régions proches-orientales mais présente dans les Balkans (Demoule et al. 1993: 370). Cela suggère à la fois l'existence de contacts entre la Grèce et le Proche-Orient et entre la Grèce et les Balkans.

L'architecture met en évidence la possibilité de contacts entre le Levant Nord et les îles tout en gardant une certaine indépendance des îles par rapports aux traditions continentales. Cela pourrait s'expliquer par la migration d'individus du continent et de leur installation dans les îles, déjà occupées à cette période. Des contacts entre les deux populations résulteraient des différences entre les traditions insulaires et continentales que l'on pourrait interpréter comme suit : une première colonisation de Chypre se produit au PPNA, lorsque la tradition levantine du Nord est constituée d'architectures circulaires, jusqu'à une seconde colonisation au PPNB qui introduit des formes quadrangulaires. Chypre conserve alors une certaine tradition ancienne tout en intégrant certaines caractéristiques des nouvelles traditions. Cela indique une certaine évolution indépendante de l'île par rapport au continent. De plus, la présence d'architecture quadrangulaire en Crète pourrait être interprétée par une colonisation plus tardive que Chypre, au PPNB. Cependant, rien ne permet de préciser si ces influences sont le résultat d'une diffusion purement démiq ou mixte.

2.2.L'iconographie

Il existe plusieurs types de représentations au sein des populations néolithiques de l'Est de la Méditerranée. On s'intéressera aux représentations anthropomorphes et zoomorphes. Le type de représentations, leur forme et conception peuvent constituer des marqueurs culturels des échanges entre les régions des îles et du Levant. Le style peut ainsi être déterminant sur l'origine des traditions.

Les représentations humaines sont déjà présentes au cours du Néolithique. Elles se composent majoritairement de productions en argile, en pierre et plus rarement en os (Papathanassopoulos et al. 1996: 158). On en retrouve généralement deux types : les figures féminines et masculines (Broodbank 2008: 280 ; Lacan 2011: 13 ; Papathanassopoulos et al. 1996: 158).

Les premières, les plus nombreuses, sont illustrées par des corps féminins mettant en valeur leurs attributs, la poitrine et le pubis (Fig. 4) (Broodbank 2008: 280).

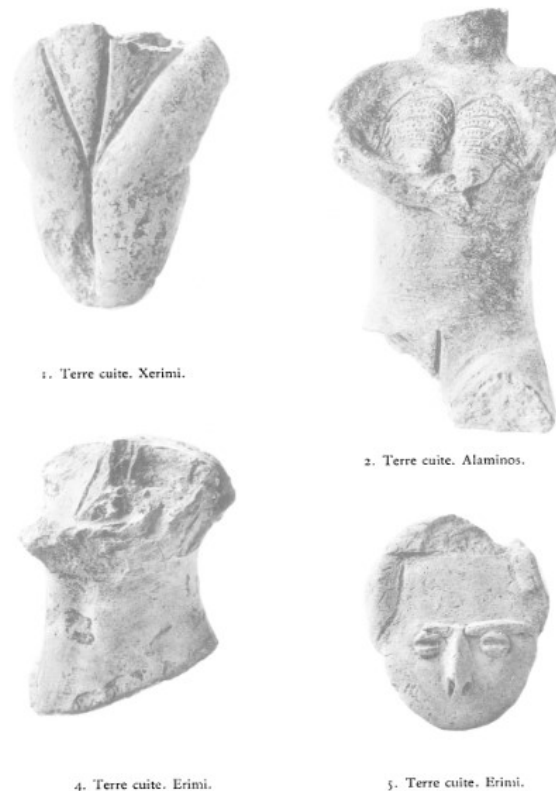


Fig. 4. Figurines chypriotes néolithiques en terre cuite (Dikaios 1936: Pl. LXVII).

Les représentations masculines sont, quant à elles, essentiellement représentées par des phallus (Fig. 5), attributs masculins par excellence, même si d'autres représentations existent également (Fig. 6) (Broodbank 2008: 280).



Fig. 5. Statuette anthropomorphe d'aspect phallique sur galet provenant de *Shillourokambos* (Guilaine et al. 2002: 125).

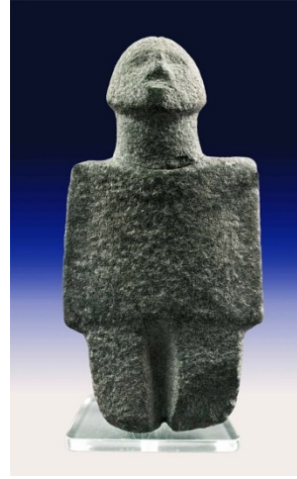


Fig. 6. Figurine anthropomorphe néolithique de Khirokitia (Le Brun Mars 2001:)

Il est intéressant de noter les similitudes entre les figurines masculines de *Shillourokombos*, *Mureybet* (sites chypriotes) et *Dja'de el Mughara* (situé au Levant) au PPNB voire PPNA (Stordeur 2003: 364). De nombreuses autres représentations anthropomorphes chypriotes présentent des similarités semblables avec le Levant Nord (Papathanassopoulos et al. 1996: 158). Cela suggère l'existence de contacts culturels entre les deux régions.

Des comparaisons ont aussi été conduites entre des figurines anthropomorphes grecques et israéliennes (Fig. 7 et 8) (Perlès 2008: 276).



Fig. 7. Figurine de Magoula Stergiana (Thessalie, Grèce) à gauche et de Sha'ar Hagolan (Israël) à droite [d'après Gallis et Orphanidis 1996 et Garfinkel 2004] (Perlès 2008: 276).



Fig. 8. Têtes de figurines de Thessalie (Grèce), à gauche et à droite, et de Sha'ar Hagolan (Israël), au centre [d'après Gallis et Orphanidis 1996 et Garfinkel 2004]. (Perlès 2008: 277).

On retrouve des similarités identiques sur des galets taillés de façon anthropomorphique (Fig. 9) (Perlès 2008: 277).



Fig. 9. Têtes de figurines de Sha'ar Hagolan (Israël), à gauche, et de Thessalie (Grèce), au centre et à droite [d'après Garfinkel 2004 et Gallis et Orphanidis 1996]. (Perlès 2008: 278).

Ces deux aspects illustrent l'existence de contacts entre la Grèce et le Levant. Néanmoins, pour ces sites en particulier, les ressemblances sont restreintes aux seuls exemples susmentionnés (Perlès 2008: 278). Le reste de la culture matérielle apparaît distinct pour chacun des sites.

L'attestation de figurines est très rare en Crète et les seules identifiées pour le début du Néolithique proviennent du site de Knossos (Branigan 1971: 57). Elles sont majoritairement des figures de pierre debout qui ont parfois été comparées aux statuettes d'argile du Nord de la Grèce de la même époque, notamment par leur forme (Branigan 1971: 58). Les représentations anthropomorphes évoluent de statuettes de pierre vers des figurines en argile au cours du Néolithique, phénomène inversé en Grèce continentale (Branigan 1971: 58). Dès le Néolithique Moyen, on constate la présence de figurines cycladiques dans les sites néolithiques crétois (Branigan 1971: 28-9). Cet aspect suggère l'existence de contacts entre les deux régions.

D'autres types de représentations existent également, par exemple, des figurines aux caractéristiques animales. Une figurine de *Shillourokambos* illustrant un félin, s'approche des représentations d'Anatolie, où ces représentations sont très communes (Stordeur 2003: 367).

L'étude de ces artefacts indique clairement une origine proche-orientale en raison de leurs nombreuses similarités. Toutefois, il reste difficile d'identifier précisément l'origine des

influences dans ce domaine. La majorité des éléments étudiés suggère néanmoins des relations plus étroites avec le Levant qu'avec l'Anatolie.

2.3.L'outillage

Les outils au Néolithique sont généralement fabriqués en os ou en pierre et sont présents dans la plupart des sites archéologiques (Vigne et al. 2012: 8445). L'étude des formes aboutit à peu de résultats. En effet, étant donné leur caractère utilitaire, ces objets présentent généralement une forme assez simple et récurrente car adaptée à des fonctions basiques. Il devient dès lors difficile de déterminer si les similitudes entre plusieurs régions sont le fait de contacts entre ces régions ou d'une convergence évolutive (Stordeur 2003: 367). Ainsi, c'est surtout la technique de production ou de fabrication des outils en pierre et en os qui est généralement mise en avant dans les comparaisons.

L'industrie lithique de Chypre est principalement constituée d'obsidiennes provenant de la région de Cappadoce (Fig. 10 et 11) (Astruc et al. 2017: 128 ; Guilaine et al. 2004: 1020 ; Perrot 2003: 393) et de silex (Guilaine et al. 2004: 1012, 1019). Cela met en évidence l'existence de contacts étroits entre les deux régions. Ces obsidiennes étaient également utilisées en Anatolie et exportées vers le Levant (Stordeur 2003: 370). Elles sont généralement taillées en lames produites à partir d'éclats. Des lames droites très similaires à celles du Levant ont été découvertes sur le site de *Klimonas* à Chypre (Vigne et al. 2012: 8446 ; Astruc et al. 2017: 122). On retrouve également à *Shillourokambos* pendant le PPNB des obsidiennes provenant du site de *Göllü Dag* en Anatolie (Astruc et al. 2017: 128 ; Stordeur 2003: 370).

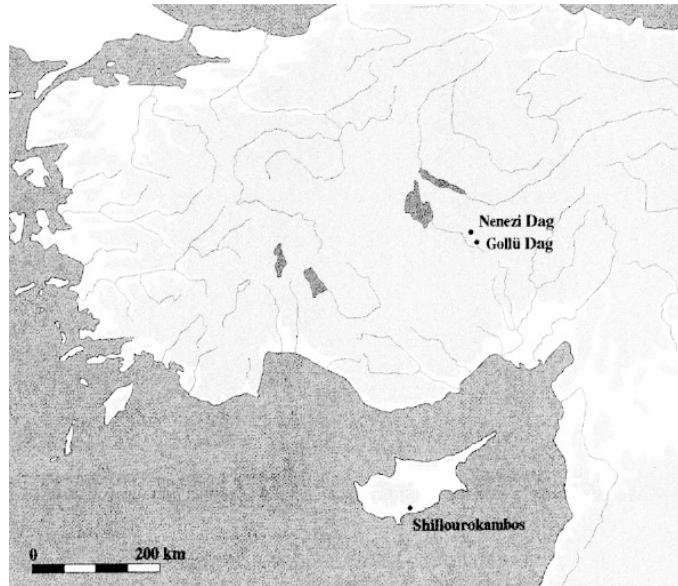


Fig. 10. Localisation du site de *Shillourokambos* à Chypre et des sites d'obsidiennes anatoliennes concernées (Briois et al. 1997: 96).

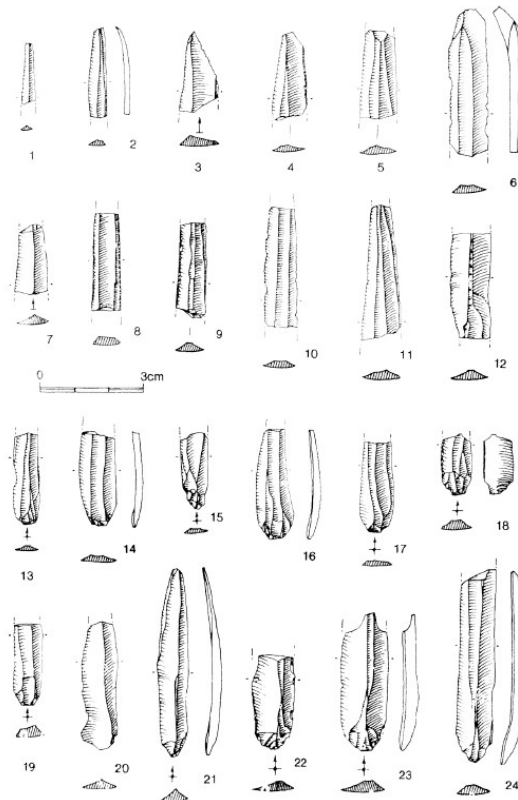


Fig. 11. *Shillourokambos*. Secteur I : obsidiennes. Lamelles de plein débitage (Briois et al. 1997: 100).

Des obsidiennes anatoliennes ont également été identifiées sur le site de Knossos au cours des phases d'occupation les plus anciennes (Broodbank et al. 1991: 237). Cette découverte suggère un lien entre les deux régions.

L'outillage de la Grèce au Néolithique est principalement composée de japses, d'obsidiennes et de silex (Perlès 1990: 6). Celui est constitué de matériaux d'origine locale et non-locale (Demoule et al. 1993: 382). On peut citer l'obsidienne abondante à cette période, issue de l'île de Mélos (Fig. 12) (Demoule et al. 1993: 382). Toutefois, on n'a découvert aucune trace permettant d'établir un lien entre la Grèce et des régions proches-orientales ou européennes.



Fig. 12. Obsidiennes issues de Mélos, découvertes dans des sites néolithiques grecs (Photographique personnelle : Musée Nationale d'Archéologie d'Athènes).

Au vu de ces résultats, on peut conclure que l'étude de l'industrie lithique et de l'obsidienne en particulier, ne donne pas de conclusion définitive sur l'origine précise des premiers colonisateurs du Néolithique. En effet, on observe à la fois des échanges entre Chypre et l'Anatolie et Chypre et le Levant.

Les outils en os sont, quant à eux, présents dans la majorité des sites Néolithiques (Fig. 13) (Astruc et al. 2017: 125). Là encore, la morphologie de l'objet est peu indicative, excepté pour les formes plus complexes impliquant par exemple l'évidement de l'os (Stordeur 2003: 361). Les éclats donnent de ce fait peu d'indices sur les relations entre populations. Ils sont cependant d'excellents marqueurs culturels à petite échelle (Stordeur 2003: 361). Le site de *Shillourokambos* a mis en évidence des objets en bois de daim rappelant le Levant Nord (Stordeur 2003: 361). De conceptions toujours très simples, ces objets ne permettent pas facilement de distinguer les contacts réels des évolutions convergentes (Stordeur 2003: 367).

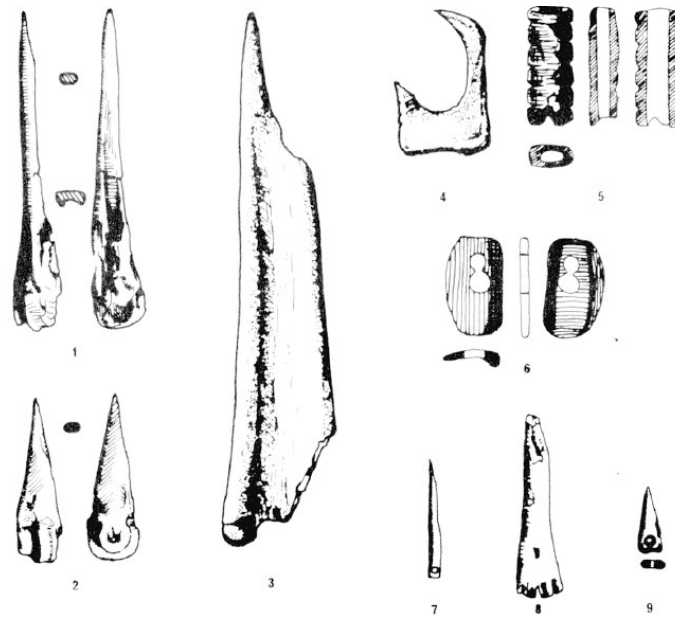


Fig. 13. Outils en os des sites néolithiques de Khirokitia et du Cap Saint-André à Chypre (Chavane 1980: 39).

La nature des animaux, dont proviennent les ossements, peut également être utilisée pour apporter des pistes quant à l'origine des populations (Guilaine et al. 2004: 1014 ; Peltenburg et al. 2001: 40). Ceci rejoint l'étude des restes fauniques détaillée ci-dessous.

2.4. Les restes fauniques

L'étude comparative des restes fauniques permet d'établir l'origine potentielle des groupes humains en interactions avec les animaux sauvages et domestiques. Elle peut aussi être révélatrice de transitions entre les périodes du Mésolithique et du Néolithique.

Les restes fauniques sont nombreux au sein des sites archéologiques. On les retrouve dans plusieurs contextes même si celui des déchets de consommations reste incomparable (Vigne et al. 2012: 8447). On distingue les animaux sauvages des animaux domestiques.

Le premier groupe est représenté par le mouton, la chèvre, le porc, le bœuf et le chien avec une prédominance importante des caprinés sur le continent grec (Perlès 2001: 164). Les animaux sauvages sont, quant à eux, largement représentés par le daim, mais comprennent aussi des petits sangliers ou des petits hippopotames, ... (Perlès 2001: 170 ; Vigne et al. 2012: 8447). On constate une quasi-absence du bœuf au sein des îles et dans les régions côtières proche-orientales (Vigne et al. 2012: 8447). Il faut ajouter qu'un grand nombre d'ossements découverts reste indéterminé (Vigne et al. 2012: 8445). En ce qui concerne les espèces

domestiques, il est établi qu'elles ne sont pas issues des îles à l'origine mais qu'elles ont été introduites dans ces régions par l'Homme (Douka et al. 2017: 314).

L'étude du mouton est assez intéressante en soi, notamment par la distribution géographique précise de cette espèce. Elle est en effet fort présente sur les îles de Chypre et de Crète, mais totalement absente des régions du Levant (Perrot 2003: 391 ; Vigne et al. 2012: 8445). On la retrouve par contre en abondance en Anatolie (Perrot 2003: 393). Le même schéma se reproduit si on s'intéresse au cas du daim. Prédominant dans les îles parmi les espèces sauvages, il est peu connu dans les régions anatoliennes mais abondant au Levant (Peltenburg et al. 2001: xvii). Ces faits mettent en évidence l'existence d'hypothèses différentes qui témoignent de la difficulté de déterminer l'origine précise des colonisateurs du Néolithique, Anatolienne pour le mouton, et Levantine pour le daim.

La Crète livre, quant à elle, peu d'information archéologique au début du Néolithique. Néanmoins, les phases d'occupations les plus anciennes de Knossos ont révélé la présence d'une faune similaire à celle de l'Anatolie et de la Grèce à la même époque (Broodbank et al. 1991: 237). On retrouve de ce fait les caprinés, le porc et le bœuf dans ces trois régions (Isaakidou 2005: 62). La comparaison des restes a également illustré une importance similaire pour chaque groupe (Fig. 14 et 15). Ces espèces sont toutes non-natives de l'île, et apparaissent au début du Néolithique à Knossos (Broodbank et al. 1991: 236-7 ; Isaakidou 2005: 62). Ces arguments plaident en faveur de l'existence de contacts étroits entre l'Anatolie, la Grèce et la Crète, impliquant potentiellement des mouvements d'individus.

site	ovicaprines	pig	cattle
Knossos X	74	18	6
Achilleion I	82	6.5	3.8
Argissa Aceramic	83.5	9.9	4.7
Nea Nikomedeia	c.67	c.13	c.13
Franchthi 'Aceramic'	c.90	<10	rare

Fig. 14. Représentation en pourcent des faunes domestiques à partir du total des os comptabilisés pour les sites égéens du début du Néolithique. Les données proviennent (respectivement) de Jarman 1968, Bökonyi 1989, Boessneck 1962, Rodden 1962 et Payne 1975. (Broodbank et al. 1991: 237).



Fig. 15. Situation géographique des sites énoncés dans la figure 6. Knossos (1), Achilleion (2), Argissa (3), Nea Nikomedeia (4), Franchthi (5). (Illustration personnelle)

Plusieurs études ont mis en avant la sous-estimation des espèces sauvages dans l'alimentation des populations humaines au début du Néolithique.

En effet, le mode d'occupation détermine en partie l'alimentation. Une sédentarisation peut parfois être associée avec une transhumance ou un certain pastoralisme (Perlès 2001: 153). Cela peut aussi impliquer la persistance d'une exploitation des espèces sauvages (Perlès 2001: 153). Il est cependant très difficile d'identifier des traces alimentaires de ces consommations, ce qui explique leur très faible représentation dans les données archéologiques. Il a été établi que le nombre d'animaux domestiques était insuffisant au Néolithique pour satisfaire entièrement l'alimentation (Perlès 2001: 152). Ceci a été interprété par les chercheurs comme une exploitation des espèces sauvages en tant que ressources principales et des espèces domestiques en tant que ressources secondaires (Perlès 2001: 152 ; Watkins 2004: 32). La notion d'espace, de paysage et des contraintes environnementales ont également appuyé ces arguments en prônant davantage une exploitation des espèces végétales dans la phase initiale du Néolithique (Perlès 2001: 171).

Les comparaisons entre les données du Mésolithique et du Néolithique mettent en évidence l'apparition d'un grand nombre d'espèces animales sur les îles (Guilaine et al. 2004: 1021).

Par exemple, le daim est absent des restes mésolithiques de Chypre mais apparaît au Néolithique (Guilaine et al. 2004: 1021 ; Watkins 2004: 31). Il s'agit pourtant d'une espèce sauvage, non domestiquée par l'homme. La corrélation entre son apparition et les traces des

colonisations via par exemple, l'introduction d'espèces domestiques, laisse penser que l'Homme était également responsable de son importation (Broodbank 2008: 276 ; Guilaine et al. 2004: 1021 ; Watkins 2004: 31). Néanmoins, on constate que les restes de consommations contiennent majoritairement des animaux non-domestiqués (Perlès 2001: 171). Cela induit que l'Homme capture une espèce sauvage en vue de son exploitation future dans un autre environnement, et place de ce fait l'exploitation des animaux domestiques, pourtant présents, à un statut différent de la simple ressource alimentaire (Broodbank 2008: 276 ; Perlès 2001: 171).

L'étude des restes fauniques n'aboutit pas à une conclusion précise sur l'origine des colonisateurs du Néolithique. La nette augmentation des espèces animales laisse toutefois supposer l'existence d'échanges ou de migrations entre les îles et le continent. Certaines données suggèrent une origine levantine (Daim), d'autres anatoliennes (Mouton).

2.5. Les restes végétaux

Les restes végétaux sont certes très intéressants, mais ils sont beaucoup plus difficiles à observer que les ossements d'animaux. La préservation des restes est beaucoup plus rare et conduit à leur sous-estimation dans l'alimentation (Matisoo-Smith et al. 2012: 143; Perlès 2001: 162). En ce qui concerne les végétaux, il faut avant tout déterminer si les cultures constituaient un phénomène local, ou si elles se sont développées suite à des importations de variétés domestiques. La distribution des espèces sauvages et domestiques peut également être analysée pour identifier les événements de domestications indigènes.

a. Les types d'espèces sauvages et domestiques

La différence morphologique entre les espèces sauvages et domestiques est complexe à déterminer, en particulier pendant les premières phases de domestication (Matisoo-Smith et al. 2012: 143). Pour le blé, par exemple, on observe le durcissement du rachis qui empêche les graines de tomber lorsqu'elles arrivent à maturité (Perrot 2003: 392). Le blé domestique se distingue ainsi du blé sauvage qui ne possède pas cette caractéristique. Lorsqu'elles sont mures, les graines ne tombent plus, ce qui ne permet pas le développement naturel d'un nouveau plant de blé. Ce phénomène de durcissement du rachis fait donc du blé une espèce totalement domestique puisqu'il ne peut plus se reproduire sans l'aide de l'homme (référence).

La Crète nous livre peu d'informations sur les restes végétaux de la période Néolithique. Les seuls échantillons étudiés, malheureusement non-publiés, datent des fouilles d'A. Evans dans les années 1950 et ont été analysés beaucoup plus tard (Colledge et al. 2007: 52 ; Evans 1994: 1-20). Des traces ont été découvertes dans des restes de foyers où les analyses ont révélé la présence de blé amidonnier, de l'engrain, de l'orge, des lentilles et du froment (Colledge et al. 2007: 64 ; Isaakidou 2005: 62 ; Warren et al. 1968: 269). Le nombre important de graines suggère que ces espèces étaient cultivées localement (Colledge et al. 2007: 64). On retrouve par exemple deux espèces de céréales, de l'orge ou *Hordeum vulgare* et du froment ou *Triticum aestivum* (Colledge et al. 2007: 64). Cette dernière a été découverte dans les plus anciennes couches du site de Knossos (Evans 1994: 5) et est bien attestée en Anatolie (King et al. 2008: 205 ; Perlès 2001: 62) tandis qu'elle est pratiquement absente du continent grec (King et al. 2008: 205 ; Perlès 2001: 155). Par ailleurs, d'autres plantes domestiques ont été découvertes dans les premières couches néolithiques de Knossos et présentes également sur l'île de Chypre (Colledge et al. 2004: 42-4).

Ces éléments indiquent la possibilité de contacts entre la Crète et l'Anatolie ainsi qu'entre la Crète et Chypre.

La présence de végétaux est attestée dans certains sites grecs du Néolithique. Des espèces de blé, le *Triticum turgidum* (blé « dur ») et *Triticum dicoccum* (blé amidonnier) sont attestées dans les strates les plus anciennes du site de *Franchthi* (Perlès 2001: 46). Les autres sites Néolithiques, comme le site de Sidari, mettent en évidence des traces de *Triticum monococcum*, d' *Hordeum vulgare*, de *Pisum*, de *Triticum dicoccon* (Perlès 2001: 47-8). Ces espèces, communes des sites néolithiques grecs et proches-orientaux, sont pourtant absentes du site de *Franchthi*, ce qui illustre un processus de sélection du bagage néolithique initial. Phénomène que l'on retrouve par exemple dans certaines îles méditerranéennes (Sardaigne, Corse, ...) (Isaakidou 2005: 62 ; Perlès 2001: 48). C'est-à-dire que seule une partie de l'ensemble du bagage néolithique (espèces domestiques, technologies, ...) se développe dans ces régions. *Franchthi* est le seul site néolithique grec qui présente ce phénomène. Il n'est donc pas représentatif de l'ensemble de la Grèce. Néanmoins, il témoigne de l'absence d'un modèle homogène pour la néolithisation, qui selon la région est tantôt sujet à un processus d'acculturation, tantôt à une colonisation.

Les matériaux de construction ont également révélé des traces de végétaux, notamment par impression, suite à leur fixation par le feu (Vigne et al. 2012: 8446). A Chypre, des restes

d'orge et de blé amidonnier ont été découverts via ces impressions (Vigne et al. 2012: 8446) mais sans permettre la distinction entre des espèces sauvages et domestiques (Vigne et al. 2012: 8446).

Le fait que les balles des graines (enveloppe extérieure protégeant la graine et lien avec la tige) aient été utilisées dans les matériaux de construction indique qu'elles devaient être assez communes. Cela rejoint les arguments qui prônent une culture locale de ces céréales (Vigne et al. 2012: 8446). Plusieurs sites chypriotes ont été associés à la découverte de restes végétaux, notamment *Mylothkia* et *Shillourokambos* (Colledge et al. 2007: 61). Le site de *Mylothkia* a montré des traces de balles de blé et d'orge datant du PPNA dont la datation a été estimée contemporaine au PPNB continental (Peltenburg et al. 2001: 57). Cela a été considéré comme un argument en faveur d'une diffusion du Néolithique vers le Sud-Ouest (Peltenburg et al. 2001: 57).

b. La distribution des espèces sauvages et domestiques

Des études des distributions des espèces végétales ont été traduites dans des modèles systématiques où l'on peut observer une prédominance des céréales et des légumineuses, en particulier du *Triticum dicoccum* (blé amidonnier) suivi du *Triticum monococcum* (engrain) ou de l'*Hordeum vulgare* (orge commun) (Perlès 2001: 155). Les sites de *Mylothkia* et *Shillourokambos* ont également révélé des traces d'épeautre plus tardives que les espèces susmentionnées, ce qui suggère une succession de vagues de colonisation (Vigne et al. 2012: 8446).

La distribution des espèces sauvages et domestiques peut également être analysée pour identifier les événements de domestications indigènes (Colledge et al. 2007: 68).

Par exemple, le site de *Shillourokambos* présente une proportion d'espèces sauvages plus faible que les domestiques (Colledge et al. 2004: 47). Cela a été interprété comme un investissement plus important dans les cultures domestiques que sauvages, qui s'inscrit dans un contexte d'importation plutôt que de domestication locale. La présence de traces très anciennes de culture dans les sites de *Mylothkia* et *Shillourokambos* indique qu'une domestication locale des céréales à Chypre est plausible (Willcox 2002: 137). Néanmoins, en ce qui concerne l'épeautre et l'orge, qui ne sont pas naturellement présents dans les îles, une importation de ces espèces sauvages aurait dû précéder leur domestication locale (Colledge et

al. 2007: 68 ; Murray 2003: 63). Ces éléments plaident raisonnablement en faveur d'une importation plutôt que d'une domestication locale, au moins pour certaines espèces végétales.

c. Traces d'agriculture

Des faucilles et des meules ont été découvertes dans des sites chypriotes acéramiques (Vigne et al. 2012: 8446-7). Étant donné leurs similitudes avec les outils du continent et leurs implications dans la culture des céréales au Proche-Orient, la culture locale de céréales apparaît envisageable pour Chypre (Guilaine et al. 2004: 1012 ; Vigne et al. 2012: 8447).

Ajoutons que l'on constate une corrélation entre l'environnement et la culture de certaines espèces.

Par exemple, les zones méditerranéennes sont plus adaptées aux graminées qu'aux légumineuses qui préfèrent des steppes herbeuses, à l'Est de l'Euphrate (Perrot 2003: 391). Cela se répercute naturellement aux espèces animales qui se nourrissent de ces végétaux. On retrouvera ainsi majoritairement des moutons, des chèvres et des porcs dans les zones méditerranéennes tandis que les steppes herbeuses accueillent majoritairement les daims, gazelles et équidés (Perrot 2003: 391).

Les conditions environnementales des îles, notamment, les conditions édaphiques (du sol) ne sont pas idéales pour le développement naturel du blé amidonnier, de l'épeautre et de l'orge (Murray 2003: 63). Cela expliquerait pourquoi il est absent à l'état sauvage dans ces régions (Vigne et al. 2012: 8445). Sur base des données environnementales, les cultures devaient être plus productives que l'élevage dans les îles (Perlès 2001: 154). Des rotations de cultures de céréales (autres que celles susmentionnées) et de légumineuses ont été estimées suffisantes pour que l'exploitation d'espèces sauvages ne soit pas nécessaire (Perlès 2001: 164).

Les végétaux consommés sur les sites acéramiques du Néolithique dans les îles, notamment le blé, auraient donc été majoritairement introduits par l'Homme du continent, en particulier de la région proche-orientale (Matisoo-Smith et al. 2012: 112). Cela est corroboré par les données archéologiques qui replacent les cultures les plus anciennes au Levant au 10^e millénaire av. J.-C., à Chypre et en Anatolie au 9^e millénaire av. J.-C. (Colledge et al. 2007: 67) et suggèrent une diffusion à partir des régions levantines vers l'Ouest.

Les restes végétaux apportent des arguments majoritairement en faveur d'une importation extérieure des espèces végétales sur les îles, plutôt que d'une domestication des espèces sauvages locales. Ceci vaut en particulier pour le blé, l'orge et l'épeautre. Il n'est cependant pas exclu que certaines variétés domestiques aient été importées lorsqu'elles étaient sauvages sur les îles et ensuite domestiquées localement (Colledge et al. 2007: 68). Cette hypothèse est toutefois moins plausible qu'une importation des plants domestiques. L'étude de ces restes suggère une origine proche-orientale voire levantine dans le cas de Chypre, et en partie anatolienne pour la Crète.

2.6. Conclusions

L'étude des restes archéologiques confirmerait généralement une origine proche-orientale des colonisateurs des îles au Néolithique et une diffusion vers l'Ouest. L'introduction de l'agriculture et de l'élevage a donné lieu à des interprétations variées :

Certaines supportent un processus culturel basé sur l'existence de contacts commerciaux (Haak et al. 2010: 2). D'autres appuient l'existence de contacts étroits qui ont pu être associés à des migrations de groupes restreints, apportant avec eux leur technologie et leurs espèces végétales et animales domestiquées (Perlès 2001: 38). Enfin, certaines démontrent davantage une colonisation des îles (Crète et Chypre) et du continent grec, depuis l'Anatolie et le Levant et plus tardivement depuis les Balkans, du moins pour ce qui est de la Grèce continentale (Haak et al. 2010: 2 ; Perlès 2001: 38).

Les données archéologiques étudiées dans ce travail peuvent être résumées comme suit :

- L'architecture démontre globalement une ascendance levantine pour la Crète et Chypre. Elle témoigne de l'existence de deux influences en Grèce, une issue du Proche-Orient, l'autre des Balkans.
- Les représentations anthropomorphes indiquent clairement une influence levantine en Grèce et à Chypre, tandis que la Crète semble illustrer des contacts avec les Cyclades en Grèce. Ajoutons que les représentations zoomorphes chypriotes révèlent une influence anatolienne.
- L'étude de l'outillage est fortement dirigée par la présence d'obsidiennes anatoliennes en Crète et à Chypre au Néolithique. Ce qui indique un lien étroit entre les îles et le

continent anatolien. Les données grecques ne donnent pas d'informations supplémentaires permettant de faire des liens avec d'autres régions extérieures à la Grèce.

- Les restes fauniques et végétaux suggèrent une apparition brusque, au Néolithique dans les îles (Crète et Chypre) et la Grèce continentale, des espèces domestiques, animales et végétales, non-natives de ces régions (Isaakidou 2005: 62 ; Perlès 2001: 39). Les sites Mésolithiques disponibles ne montrent aucune trace d'espèces semblables dans ces régions. Cela signifie que le « package » néolithique est arrivé dans ces régions à un stade accompli, suggérant un apport extérieur important (Isaakidou 2005: 62).

Par ailleurs, on peut comparer ces résultats suivant les données archéologiques des autres îles méditerranéennes (Corse, Sardaigne, ...), non développées ici. Celles-ci, tout comme le site de *Franchthi* en Grèce, procèdent à une certaine sélection du bagage néolithique qui ne se retrouve pas dans son ensemble au début du Néolithique, au contraire de la Crète et de Chypre (Isaakidou 2005: 62). Cette sélection a généralement été interprétée comme une adoption de l'économie néolithique et donc à un processus de diffusion culturelle (Isaakidou 2005: 62). L'absence de sélection pour la Crète et Chypre semble suggérer qu'il s'agit des mêmes populations originaires d'Anatolie (Broodbank et al. 1991: 236 ; Isaakidou 2005: 62). Les données archéologiques liées à ces aspects plaident ainsi majoritairement en faveur d'une diffusion démique du Néolithique pour les îles de Crète et de Chypre.

L'origine précise des colonisateurs reste difficile à établir à partir des données archéologiques et est sujette à deux hypothèses principales : la première incarne le Levant Nord comme origine des colonisateurs, basée sur les interprétations des artefacts (figures et outils), de l'architecture et des restes végétaux et fauniques. La deuxième prône, quant à elle, une provenance anatolienne via l'industrie lithique, les représentations zoomorphes et les restes végétaux et fauniques.

Ainsi, on pourrait conclure que l'origine des colonisateurs loin d'être réduite à une zone géographique précise, proviendrait de l'ensemble de la zone proche-orientale, d'abord du Levant ensuite de l'Anatolie. Cela correspondrait à une diffusion Nord-Ouest des populations néolithiques suivant les routes migratoires côtières.

Chypre aurait ainsi été la première île colonisée par le continent à cette époque, suivie de la Crète. Cela apparaît dans plusieurs études de données archéologiques comme l'architecture de

Chypre avec des constructions circulaires qui évoluent vers des formes rectangulaires, tandis qu'elles apparaissent plus tardivement de forme rectangulaire en Crète.

Dans l'état actuel des connaissances, les recherches et données archéologiques conduisent à des interprétations plausibles mais sans certitude absolue. De nouvelles découvertes et analyses pourraient dans le futur s'avérer déterminantes pour confronter ces résultats à d'autres conclusions éventuelles et ainsi ouvrir à de nouvelles perspectives.

Partie 2. Sources génétiques

Chapitre 1. Introduction à la génétique moléculaire

L'étude de la génétique moléculaire appliquée à l'archéologie est une discipline assez nouvelle. C'est pourquoi une introduction générale me paraît utile sur la nature de cette discipline, sa base de recherches, ses méthodes, ses applications, ses limites et ses contraintes.

1.1. Le concept de base : l'Acide DésoxyriboNucléique (ADN)

La génétique moléculaire s'intéresse particulièrement aux molécules du génome, c'est à dire au matériel génétique de toutes les espèces vivantes. Il est essentiellement constitué de molécules d'acide désoxyribonucléique communément appelé ADN. C'est en 1953 que J.D Watson et E. Crick proposent un modèle en double hélice pour la molécule d'ADN (Raven et al. 2007: 286). Cette double hélice est constituée de deux chaînes polynucléotidiques complémentaires liées par des ponts d'hydrogène. Les quatre bases qui constituent les nucléotides Adénine (A), Thymine (T), Cytosine (C) et Guanine (G), présentent des paires complémentaires deux à deux, A avec T et C avec G, ce qui permet de décrire une molécule d'ADN en énumérant uniquement la liste des bases d'un des deux brins de l'échelle. (Raven et al. 2007: 50).

Cette molécule est présente dans le noyau des cellules (ADN nucléaire) sous forme de chromatine (filaments) et peut apparaître sous une forme condensée appelée chromosome (Raven et al. 2007: 211).

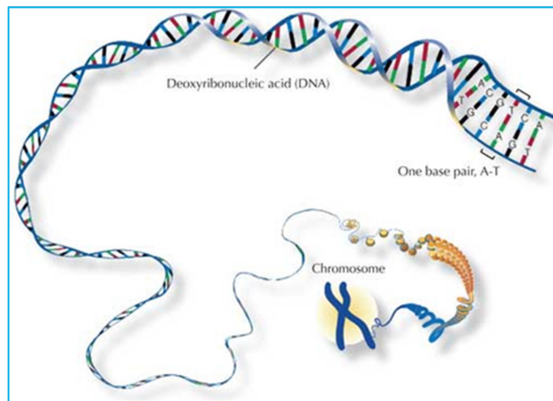


Fig. 16. Structure de la molécule d'ADN (Müller et al. 2012:).

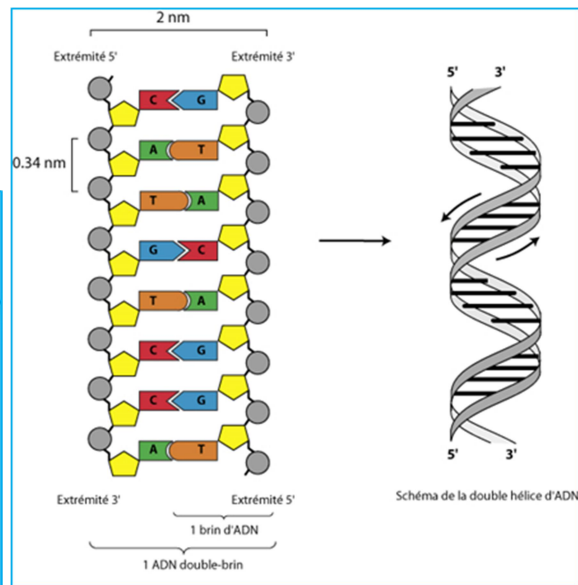


Fig. 17. Structure de la molécule d'ADN (Perron et al. s. d.:).

Chez les espèces diploïdes et de reproduction sexuée, les chromosomes sont associés par paires, l'un provenant du père et l'autre provenant de la mère de l'individu. Le nombre de chromosomes diffère entre espèces. En l'absence d'anomalies, on compte par exemple chez l'Homme 23 paires de chromosomes (Raven et al. 2007: 210).

1.2. L'ADN mitochondrial

Une molécule d'ADN est également présente dans les mitochondries, petites organites cellulaires essentielles qui assurent la production de l'énergie utilisable par la cellule (Raven et al. 2007: 96). Chaque cellule humaine en contient des dizaines voire des milliers. Ces organites contiennent une molécule d'ADN circulaire (16 569 paires de bases contre plusieurs milliards pour l'ADN nucléaire) (Barrère 2009:).

L'ADN mitochondrial des eucaryotes est constitué de deux brins, un brin lourd qui contient plus de gènes et un brin léger qui en contient moins (Fig. 18). Il contient 13 séquences codant des protéines ainsi que des séquences codant pour des ARN ribosomal ou de transfert. (Cooper 1999: 392 ; Lacan 2011: 66).

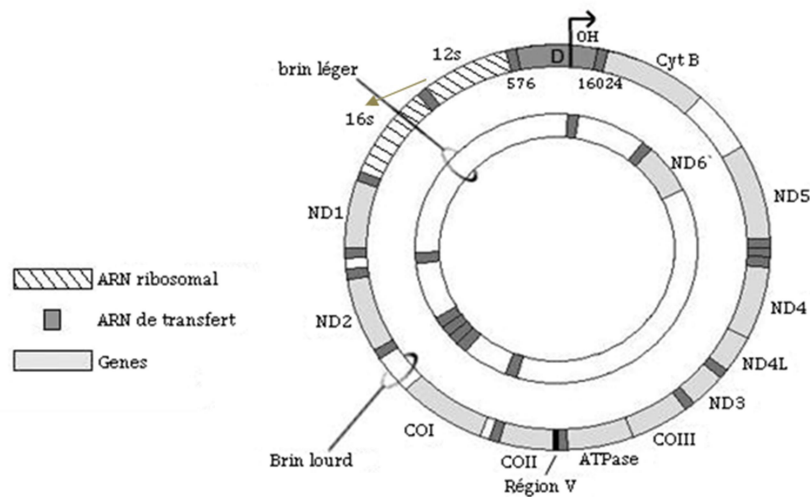


Fig. 18. Représentation schématique de l'ADN mitochondrial (Lacan 2011: 66).

1.3. Les chromosomes X et Y

Parmi les 23 paires de chromosomes que possèdent l'être humain, 22 paires sont constituées de chromosomes homologues également appelés autosomes et une paire contient les chromosomes sexuels. Cette dernière paire est constituée de deux chromosomes homologues XX chez la femme et de deux chromosomes partiellement différents XY chez l'homme. (Roldan 2011: 15).

1.4. Les gènes

Une région particulière d'un chromosome est appelé locus. Elle peut parfois correspondre à un gène c'est-à-dire une structure associée à des zones de régulation, de transcription et ou associée à d'autres propriétés fonctionnelles (Raven et al. 2007: 282 ; Roldan 2011: 15). Bien que tous les individus d'une même espèce aient les mêmes gènes, chacun de ceux-ci s'exprime sous un allèle particulier. Chaque individu reçoit un allèle de son père et un de sa mère et a donc un ensemble spécifique d'allèles qui définit son génotype (Roldan 2011: 15). Suivant les lois de Mendel, seuls certains allèles s'exprimeront et détermineront ainsi le phénotype de l'individu.

1.5. Les haplotypes et les haplogroupes

La majorité des variations génétiques humaines sont des SNPs (Single Nucleotide Polymorphism), c'est-à-dire des variations d'une seule paire de bases qui peuvent être identifiés dans l'ADN et donc servir de marqueur binaire. (Raven et al. 2007: 361).

Ces variations se produisent très rarement de façon identique, de sorte que deux individus partageant un état SNP particulier dans leur ADN ont plus que probablement hérité cette caractéristique d'un ancêtre commun, qui a peut-être vécu il y a plusieurs milliers d'années (Fig. 19) (Raven et al. 2007: 361).

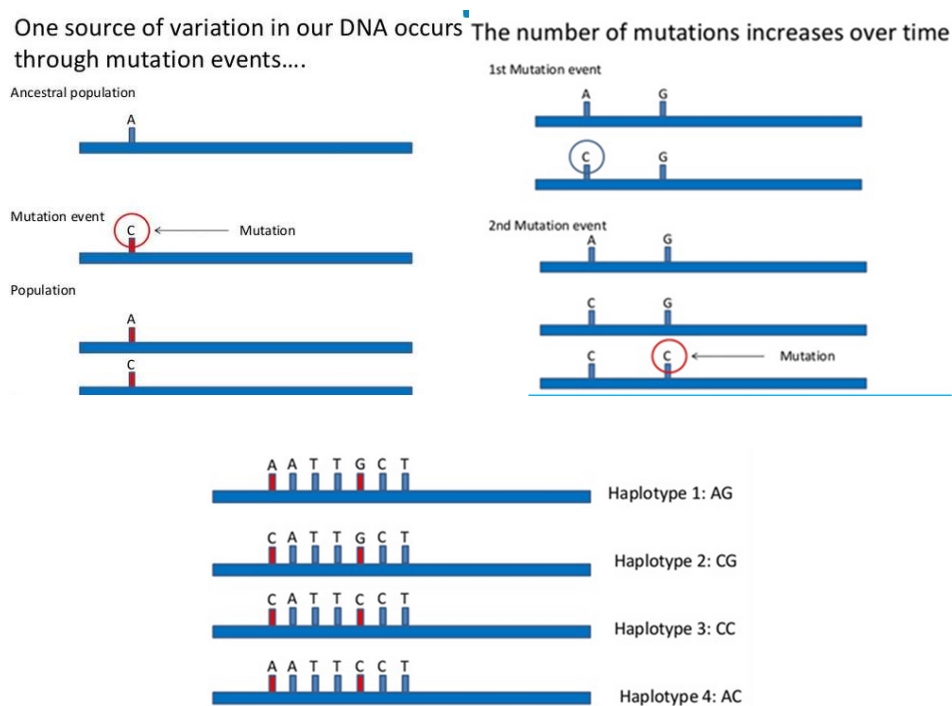


Fig. 19. Schéma de la formation d'haplotypes associés aux SNPs. (Université-Pierre-et-Marie-Curie s. d. :).

Les gènes se trouvant sur des loci très proches sont normalement transmis simultanément lors de la formation des gamètes, ils forment alors ce qu'on appelle un haplotype (gène liés). (Raven et al. 2007: 282 ; Roldan 2011: 15).

Dans n'importe quel gène on peut attendre une moyenne de 10 SNPs, mais certains gènes n'en présentent aucun. En moyenne, il y a 1 SNP rencontré tous les 100 à 1000 nucléotides ce qui représente $5 \cdot 10^6$ de SNP dans le génome humain. Certaines associations de SNP sont caractéristiques de certaines populations et permettent donc d'étudier les migrations

éventuelles de ces populations. (Raven et al. 2007: 361). Voici par exemple la liste des SNPs connues en 2001 pour 8 chromosomes humains (Fig. 20).

Chromosome	nombre de SNP	Chromosome	nombre de SNP	Chromosome	nombre de SNP
1	16759	9	5790	17	6392
2	12748	10	6014	18	2682
3	10112	11	6931	19	7664
4	6995	12	7375	20	5381
5	9146	13	2847	21	3478
6	13888	14	5827	22	5400
7	12389	15	4343	X	3253
8	4962	16	5771	Y	63
				Total	177594

Fig. 20. Répartition de SNPs connus sur les chromosomes humains. (Université-Pierre-et-Marie-Curie s. d. :)

Les SNPs servent de marqueurs pour identifier et caractériser un haplotype. Ces derniers peuvent également être déterminés par un autre marqueur, les microsatellites qui sont des séquences courtes d'ADN (typiquement de 3 ou 4 bases de long) répétées une ou plusieurs fois (Fig. 21). Ceux-ci sont aussi appelés STR (short tandem repeat). La transmission génétique de ces séquences suit les lois de Mendel. La variation de ces marqueurs se produit beaucoup plus fréquemment que pour les SNPs. Les chromosomes différents peuvent porter un nombre variable de STR spécifiques (Estes 2014:).

Exemple sur le chromosome Y de 3 hommes différents, on parle dans ce cas d'haplotype Y-STR :

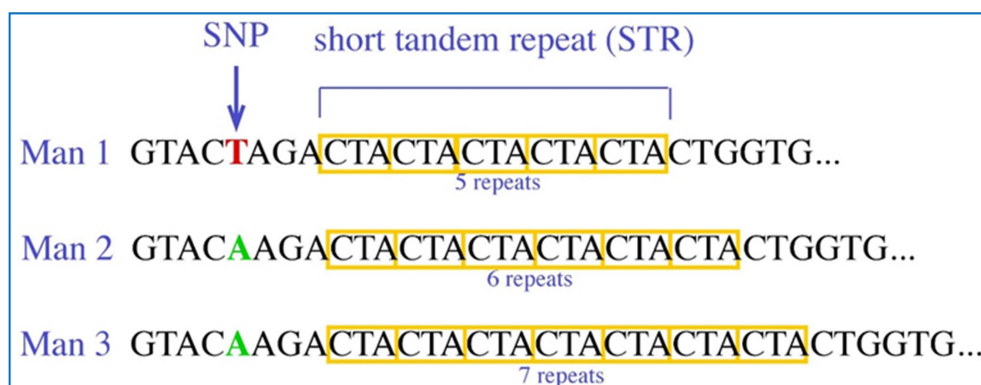


Fig. 21. Exemple de microsatellites. (Estes 2014:).

Suite à une mutation survenant sur un chromosome, de nouveaux haplotypes vont donc être formés et vont pouvoir être transmis aux descendants et servir de marqueurs pour identifier une lignée. Ceux-ci peuvent être regroupés en haplogroupes (Bardel 2005: 34).

Un haplogroupe est donc constitué de plusieurs haplotypes et peut parfois être utilisé pour désigner un groupe d'individus qui possède cet haplogroupe dans son génome (Bardel 2005: 34). L'analyse de l'ADN pourrait ainsi permettre de répertorier tous les êtres humains sur Terre en fonction de leurs haplotypes (Hay 2009c:). Ceux-ci peuvent permettre de distinguer des groupes d'individus selon la région et/ou la période. Par exemple, la carte suivante met en évidence la possibilité d'identifier des tendances selon les contextes spatio-temporels (Fig. 22).



Fig 22. Exemple de carte identifiant les haplogroupes présumés des populations de la Méditerranée au Mésolithique (Hay 2009b:).

1.6. L'application de la génétique à l'archéologie et aux mouvements de populations

La génétique moléculaire va principalement consister à extraire et analyser de l'ADN à partir d'échantillons d'ossements ou de restes organiques provenant de sites archéologiques.

Des analyses inhérentes aux questions posées seront effectuées sur les échantillons en laboratoire. Les questions possibles sont extrêmement variées. Elles peuvent couvrir la

détermination du sexe d'un individu, des recherches médicales ou l'identification d'un individu, d'un taxon ou d'une espèce animale ou végétale (Matisoo-Smith et al. 2012: 74).

En ce qui concerne son lien avec l'Archéologie et plus particulièrement avec les mouvements de populations, on s'intéressera à la fois aux origines des individus et à leur impact sur leur environnement au travers des phénomènes de domestication. Les analyses ne seront donc pas cantonnées aux études du génome humain. Suite à la domestication, les plantes et les animaux ont subi des transformations morphologiques et également génomiques (Matisoo-Smith et al. 2012: 123). L'identification de ces caractères et de leur variation permet à terme d'estimer indirectement les mouvements des populations associées (Matisoo-Smith et al. 2012: 123). La question de l'extraction est très importante car sa bonne réalisation est nécessaire pour avoir des résultats exploitables et de qualité (sans contamination).

Les analyses génomiques se concentrent généralement sur deux parties du génome chez l'homme : le chromosome Y dans l'ADN nucléaire et l'ADN mitochondrial, originaire des mitochondries du cytoplasme (Lacan 2011: 66 ; Raven et al. 2007: 96). L'ADN nucléaire est néanmoins moins utilisé pour différentes raisons.

En effet, le cytoplasme contient une grande quantité de mitochondries, donc de copies d'ADN mitochondrial, tandis qu'il n'existe qu'un seul noyau par cellule, donc une seule copie d'ADN nucléaire (Scheu 2017: 2). Cela a un impact sur la préservation des données génétiques, qui auront plus de chances d'être conservées au niveau de l'ADN mitochondrial au vu des nombreuses copies (Scheu 2017: 2). Ensuite, les mutations sont beaucoup plus fréquentes dans l'ADN nucléaire du fait de la recombinaison des chromosomes lors de la reproduction (référence). L'ADN mitochondrial possède l'avantage de ne pas subir de phénomène de recombinaison car il est issu directement de la mère (Scheu 2017: 2). Il est donc particulièrement intéressant pour retracer les rapports entre les individus et les variations possibles d'une région à l'autre.

« Mitochondria, on the other hand, are passed down only through the maternal line, and they contain their own DNA. Previous research indicated that mtDNA accumulates mutations rapidly and, therefore, is particularly useful for studying variation within a species (Brown et al. 1979). » (Matisoo-Smith et al. 2012: 15).

Avec la génétique moléculaire, l'horloge moléculaire apparaît comme un principe clé qui peut être utilisé pour mieux appréhender les mouvements de populations.

« l'hypothèse de l'horloge moléculaire suggère que la vitesse d'accumulation des changements dans les macromolécules biologiques est en moyenne constante sur de longues périodes » (Douzery et al. 2006: 374)

Ce qui revient à dire que le nombre de mutations présentes dans le génome augmente de façon constante avec le temps. En s'appuyant sur ce principe, il est possible d'estimer des rapports chronologiques entre des individus ou des espèces en comparant les mutations du génome (A condition bien sûr que les mutations n'aient pas d'impact sur la survie de l'individu, ce qui fausserait l'horloge moléculaire) (Douzery et al. 2006: 374). Il s'agit d'un marqueur déterminant pour former des arbres phylogénétiques qui permettent de classer les individus en fonction de leur lien de parenté, en symbolisant les ancêtres communs ou les innovations évolutives par des nœuds. (Bardel 2005: 23).

En voici un exemple pour l'évolution des primates qui montre bien l'intérêt de construire de tels arbres (Fig. 23) :

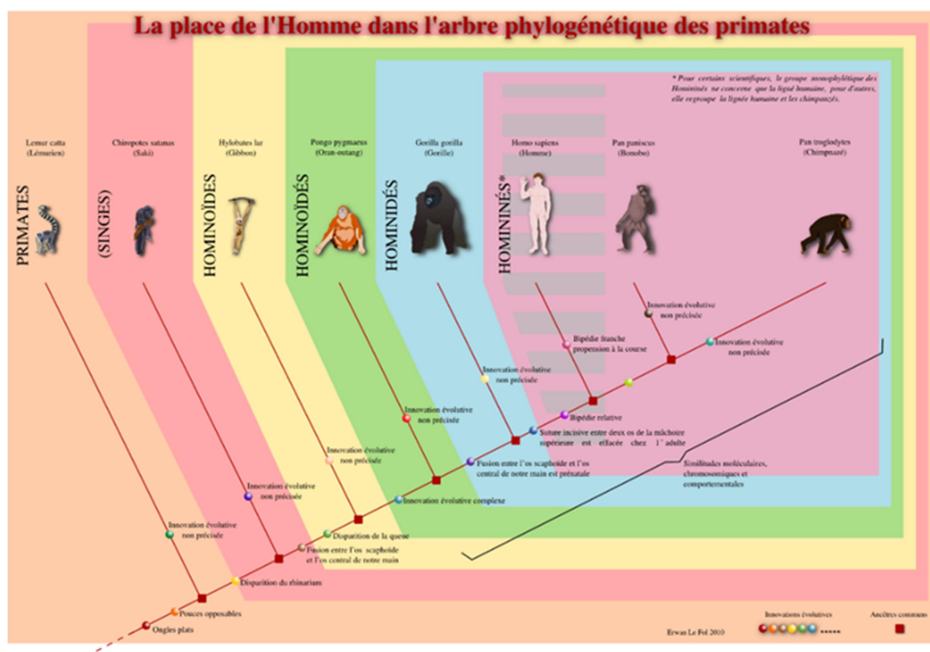


Fig. 23. Exemple d'arbre phylogénétique (Le Fol 2013:).

On peut réaliser ce type d'arbres avec différents degrés de précision en se focalisant sur les différences entre individus plutôt qu'entre espèces, en indiquant non pas les individus mais les haplogroupes (groupes de gènes spécifiques qui les caractérisent) de ceux-ci, tout en intégrant un nombre d'informations dépendantes de la précision voulue (Fig. 24):

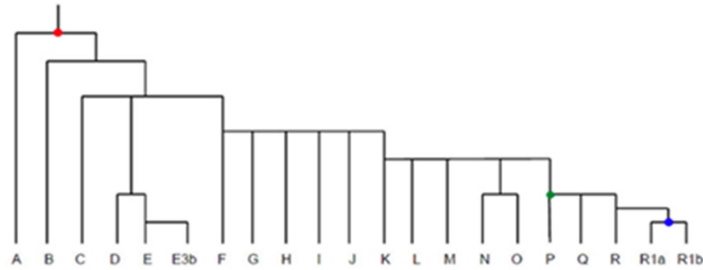


Fig. 24. Exemple d'arbre phylogénétique basé sur les haplogroupes (Aboukhalid 2013: 34).

La difficulté majeure est d'identifier les haplogroupes les plus significatifs au travers d'une nomenclature pas toujours harmonisée.

Il est néanmoins possible d'appliquer les arbres phylogénétiques à des questions précises d'origines de populations ou d'espèces en couplant les données obtenues avec des zones géographiques déterminées (Pala et al. 2012: 915-24). C'est sur cette base que beaucoup d'interprétations liées aux mouvements et de l'origine des populations ont été établies (Pala et al. 2012: 915-24). Depuis quelques années avec le développement des études génomiques et leur plus grande accessibilité, bien qu'encore relative, beaucoup de données ont pu être récoltées et ont abouti à des études diversifiées sur l'ensemble de la planète (Aboukhalid 2013: 20).

1.7. L'application au niveau de l'étude

Mon étude se focalise sur l'Est du bassin méditerranéen et en particulier sur les différentes îles, Chypre et Crète. Ces régions ont fait partie des sujets les plus étudiés et les plus débattus, du fait des très nombreux vestiges archéologiques et de leur histoire complexe (Lacan 2011: 12).

De tout temps, l'origine des civilisations a fasciné l'Homme, qui a investi dans les connaissances historiques et archéologiques. La question des mouvements de populations au cours de l'histoire et de leur influence sur l'ensemble des civilisations connues revient souvent (Matisoo-Smith et al. 2012: 94). Le néolithique et les périodes préhistoriques restent encore aujourd'hui mystérieuses par rapport aux civilisations historiques dont les écrits apportent beaucoup de réponses. Le phénomène de sédentarisation a fait l'objet de nombreuses hypothèses qui s'accordent généralement sur son origine en Mésopotamie ou en tout cas au Proche-Orient (Matisoo-Smith et al. 2012: 123 ; Paschou et al. 2014: 9215). Là

encore, les données sont nombreuses mais il est important de préciser que la plupart se basent sur des sources identiques ou très similaires, ce qui laisse entrevoir la difficulté avec laquelle elles peuvent être interprétées.

Ainsi, en incluant d'autres composantes comme la variation du génome humain appliquée à des critères spatio-temporels, les hypothèses seraient mieux cernées et aboutiraient à des résultats cohérents.

Bien qu'elle soit une discipline complexe et encore en progrès, la génétique peut apporter un certain nombre de réponses à des questions précises. Elle est complémentaire à d'autres disciplines déjà exploitées par les archéologues comme l'anthropologie physique ou l'archéozoologie qui permettent de donner un certain nombre d'informations sur les squelettes découverts, comme le sexe, l'espèce, l'âge, ... (Matisoo-Smith et al. 2012: 12).

Tout n'est pas forcément observable. Par exemple, pour que la génétique puisse établir si des mouvements de populations ont eu lieu, il est nécessaire de trouver des ossements d'individus étrangers, de leur descendance ou d'une descendance mixte avec la population locale (Haak et al. 2010: 7). La génétique humaine ne pourra jamais estimer la nature des échanges entre les individus.

En Archéologie, l'étude du génome humain n'est pas la seule possibilité d'analyse. En effet, il est possible d'étudier des génomes animaux ou végétaux dans la même optique que l'ADN humain. Il y sera également question des variations au sein des espèces afin de tenter de retracer les mouvements de celles-ci. Un facteur majeur à considérer dans ce phénomène au Néolithique est la domestication. De fait, ce processus consiste en une sélection artificielle par l'homme de caractéristiques précises au sein des espèces (Roldan 2011: 11). Cela a eu un grand impact sur les mutations et les gènes présents dans ces espèces pour finir par se différencier des espèces sauvages (Matisoo-Smith et al. 2012: 123). Ainsi, il est possible d'obtenir des données sur les mouvements de populations via les variations génétiques des végétaux et des animaux.

1.8. Techniques et méthodes en Génétique applicables à l'Archéologie

Les analyses d'ADN ancien (ADNa) en Archéologie consistent en un grand nombre d'étapes de l'extraction à l'analyse et à l'interprétation des résultats. Étant donné l'approche théorique de cette étude et l'impossibilité de pouvoir y inclure un aspect pratique par l'étude

directe d'échantillons, j'ai développé cette expérience via mon stage de master à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. C'est pourquoi ce point sera tiré de mon rapport de stage où j'ai pu m'initier aux principales techniques d'analyses de l'ADNa, prélevé sur des ossements de chiens.

Les techniques d'analyse de l'ADNa dépendent essentiellement des découvertes archéologiques et de la qualité des échantillons. Ceux-ci sont généralement issus des parties osseuses des individus qui se préservent mieux dans le temps (Matisoo-Smith et al. 2012: 63). Il est plus rare de pouvoir utiliser les parties organiques pour les animaux comme pour les végétaux. Cependant, d'autres possibilités existent. Elles sont simplement plus rares, comme les momies, ... (Ménier et al. 2001:186).

Étant donné les conditions environnementales et les découvertes archéologiques des îles de l'Est de la Méditerranée, les analyses se concentrent principalement sur les parties qui subsistent des organismes vivants : les ossements et les dents. Comme il est établi que certaines parties des squelettes offrent plus de chance de détecter de l'ADN, comme les parties denses des os longs, l'os de Petrous ou les dents, ceux-ci sont privilégiés par rapport aux autres os plus poreux quand ils sont disponibles (Orlando et al. 2000: 5).

Les principales étapes à réaliser quand le matériel est sélectionné sont les suivantes :

1° : Extraction et stérilisation

Cette étape cruciale est délicate en ce qui concerne l'ADN ancien. En effet, plus l'échantillon est ancien, plus l'ADN se dégrade et apparaît sous la forme de petits fragments de quelques dizaines à quelques centaines de paires de bases. Étant donné cette faible quantité généralement disponible, la question de la contamination est primordiale, une contamination, même minime, peut influencer considérablement les résultats au point de les rendre inutilisables. Il faut donc absolument l'éviter. Pour ce faire, plusieurs protocoles sont disponibles pour extraire l'ADN des restes anciens. En 2013, un protocole a été mis en place par Dabney et a été utilisé lors de mon stage (Dabney et al. 2013: 15758-63). En effet, ce protocole est conseillé pour l'étude d'ADN ancien car il est idéal pour l'extraction de petits fragments d'ADN.

Les méthodes de stérilisation des échantillons avant extraction sont elles aussi importantes. Il existe plusieurs techniques même si la décontamination grâce aux UV est privilégiée. Par exemple, au cours de mon stage, les dents analysées ont d'abord été toutes placées sous les UV avant le début de l'extraction. Plusieurs méthodes de stérilisations ont aussi été utilisées avant l'extraction pour observer

si cela influençait les résultats et si oui, quelle méthode donnait les résultats les plus probants. Certaines dents ont été lavées à l'eau de Javel et ensuite rincées huit fois à l'eau stérilisée avant d'être placées sous les UV. Pour d'autres, c'est la poudre extraite qui a été placée dans de l'eau de javel et rincée cinq fois à l'aide d'eau stérilisée.

Plusieurs techniques peuvent être utilisées afin d'évaluer la quantité d'ADN extraite et ainsi rendre compte de la qualité de l'extraction. On citera ici les différents dispositifs utilisés durant le stage sachant qu'il en existe d'autres : la spectrométrie et l'électrophorèse ou le bioanalyser.

2° : Amplification.

Afin de disposer du matériel nécessaire pour réaliser l'analyse, on effectue ensuite une polymérisation en chaîne ou PCR, qui est une technique qui consiste à amplifier un fragment d'ADN déterminé, par exemple, un gène en particulier. Ceci est rendu possible grâce à l'utilisation d'amorces précises qui vont délimiter le fragment ciblé. La présence de ces amorces permet de répliquer le fragment d'ADN ciblé un grand nombre de fois. Au terme de cette manipulation, on obtient un échantillon contenant une grande majorité de fragments du gène ciblé, qui permet de maximiser la détection de l'ADN par exemple dans l'électrophorèse ou le bioanalyser. (Fig. 25).

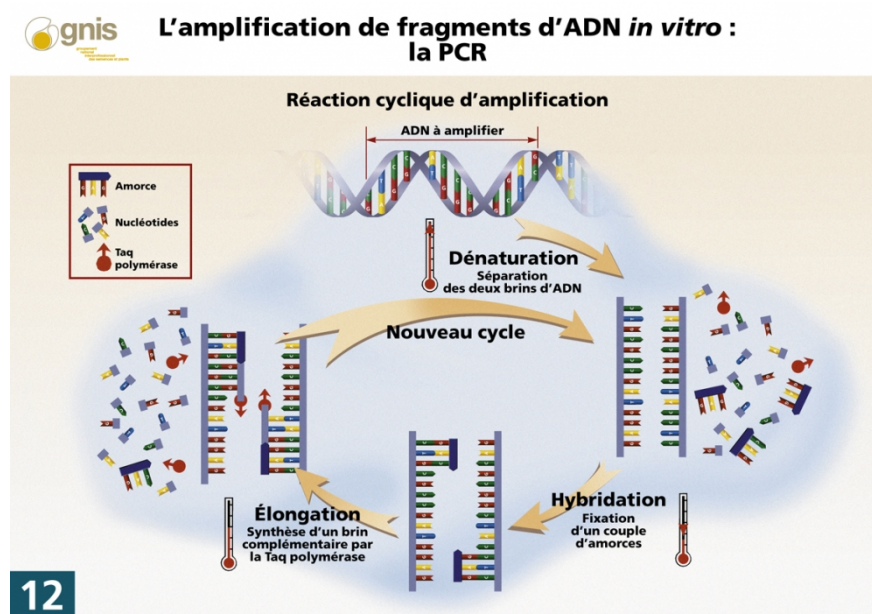


Fig. 25. Schéma du mécanisme d'une PCR. (Dagorn s. d. :).

3° : Séquençage

Les échantillons ayant donné les meilleurs résultats peuvent être soumis au séquençage afin d'être analysés en profondeur. Deux méthodes ont été testées pour analyser quelques échantillons. D'abord le séquençage Sanger et ensuite le séquençage nouvelle génération (NGS).

Le séquençage Sanger détermine avec précision les nucléotides qui composent un fragment amplifié par PCR, c'est-à-dire une partie bien ciblée du génome afin d'obtenir une séquence complète, nucléotide par nucléotide.

Cette méthode utilise différents facteurs :

- Des amorces qui vont s'apparier aux extrémités de la partie du génome qui sera séquencée.
- De l'ADN polymérase et des nucléotides qui vont permettre une synthèse du fragment d'ADN sélectionné grâce à l'amorce.
- Des didésoxyribonucléotides (ddNTP), c'est à dire des nucléotides où on a remplacé l'hydroxyde 3' par un hydrogène. Ceci empêche d'autres nucléotides de se fixer à la suite et termine donc la réplication du fragment d'ADN (« chain-termining ») quand elle a lieu. Ces ddNTP sont marqués par fluorescence ce qui va permettre d'identifier les quatre bases différentes selon une longueur d'onde (A vert, T rouge, G jaune et C bleu).

La procédure commence par l'introduction de l'amorce dans l'échantillon d'ADN. Ensuite, on réalise une PCR afin d'amplifier le fragment ciblé. La polymérase va ensuite être ajoutée et va débiter la réplication de l'ADN. Elle va ainsi utiliser pour ce faire les nucléotides ainsi que plus rarement et de façon aléatoire les ddNTP. Dès que ceux-ci sont incorporés dans la chaîne, la réplication s'arrête. La réplication va donc donner des fragments d'ADN de tailles diverses qui se terminent par un marqueur de couleur différente. Les fragments sont ensuite soumis à une migration dans des capillaires avant de passer devant un laser et une cellule photosensible qui détectera les 4 longueurs d'onde différentes qui correspondent au signal des 4 bases. La machine détecte ainsi la base précisément lorsqu'elle passe devant le photomètre. L'ordinateur va ensuite rassembler les données et reconstituer la séquence selon la longueur des fragments.

Pour la NGS, la procédure est différente, mais je n'ai malheureusement pas pu l'expérimenter car elle n'est pas réalisée dans le laboratoire où j'ai effectué mon stage. A la fin de cette procédure, c'est de nouveau un programme informatique qui reconstitue les séquences de nucléotides.

4° : Interprétation : outils informatiques

Plusieurs outils informatiques ont été utilisés tout au long du stage afin de traiter les données, les organiser et interpréter les résultats. On parlera d'abord du Labbook et du Logfile, qui servent respectivement de journal de bord des expériences effectuées et des données obtenues, et des programmes qui servent à analyser les séquences d'ADN et à les interpréter.

Le Labbook consiste en un fichier Excel dans lequel on retrace l'ensemble des manipulations effectuées. On y retrouve les données concernant les spécimens étudiés, les échantillons, mais aussi les différentes analyses auxquelles ils ont été soumis. Celles-ci sont assez détaillées selon leur position dans les tubes ou autre lors des diverses expériences, les résultats, mais aussi les protocoles utilisés et les amorces. Le coût des différentes manipulations est aussi déterminé par le programme. Il est important de le tenir à jour et d'intégrer un maximum de données afin que l'ensemble des traces du projet soit accessible.

Le Logfile est un résumé général des manipulations effectuées et des résultats obtenus. Il est utile en complément du Labbook pour retrouver des données ou des informations plus rapidement, il est donc tout aussi important de le tenir à jour.

Ensuite, le CodonCode Analyser qui est utilisé pour traiter les séquences obtenues après le séquençage. Le principe est d'analyser les résultats obtenus via les différentes séquences pour pouvoir les comparer avec des bases de données.

Chapitre 2. Développement

2.1. Introduction

Depuis la découverte de l'ADN en 1953 et de son séquençage dès la fin des années '70 par Sanger, de nombreuses disciplines assimilent ces nouvelles données à leurs recherches (Sanger et al. 1977: 5463-67). Elles s'intègrent majoritairement dans les milieux médicaux où les applications sont nombreuses. Très vite les connaissances dérivées, telles que l'identification des gènes et de leurs mutations, trouvent échos dans d'autres domaines, s'intéressant par exemple à l'évolution. De nouveaux projets émergent alors sur ce sujet quant à l'évolution des espèces, en particulier celle de l'Homme (*Homo sapiens sapiens*). En parallèle, les restes archéologiques sont également soumis aux analyses génétiques qui ouvrent de nouvelles perspectives pour l'étude de l'histoire humaine, desquelles découle le développement de l'Archéogénétique (Renfrew 2001: 4830). Les recherches se tournent naturellement vers les grands événements de l'histoire humaine notamment la Néolithisation et des mouvements de populations qui l'accompagnent. La domestication s'inscrit elle aussi dans cette période et est étudiée via la génétique en parallèle avec les traces matérielles retrouvées sur les sites archéologiques : structures sédentaires associées à l'élevage ou la culture. (Voir chapitre précédent).

Les analyses génétiques se focalisent sur l'étude du génome mitochondrial et nucléaire, en particulier du chromosome Y. De fait, l'ADNmt provenant uniquement de la mère, donne un accès direct aux lignées maternelles, tout comme le chromosome Y donne accès aux lignées paternelles. En ce qui concerne l'ADN ancien (ADNa), l'ADNmt est plus accessible et donne de meilleures chances de résultats par rapport à l'ADNn. (Lacan 2011: 23 ; Matisoo-Smith et al. 2012: 72-73) En effet, comme développé dans l'introduction, il existe un grand nombre de copies d'ADNmt dans une cellule pour une seule copie d'ADNn (Lacan 2011: 23 ; Scheu 2017: 2). Il est donc statistiquement plus probable de retrouver des traces d'ADNmt que nucléaire.

En ce qui concerne l'ADN moderne, les contraintes associées à l'étude de l'ADNa sont absentes. On citera les difficultés de conservation et la fragmentation importante qui restreignent les analyses des échantillons archéologiques.

Les études basées sur l'ADN moderne se sont intéressées à l'ensemble des SNPs du génome mitochondrial, qui ont fait l'objet d'analyses et ont été classés selon leurs variations (Lacan 2011: 24). Ils ont ainsi été regroupés selon leurs caractéristiques, indiquant des ancêtres communs au sein des lignées paternelles et/ou maternelles.

Les études se sont ensuite focalisées sur des régions non-codantes de l'ADN, par exemple la région hypervariable I (HVS-I) de l'ADNmt (Simoni et al. 2000: 262). Elles ne sont donc pas soumises au phénomène de sélection (Lacan 2011: 24). En effet, puisqu'elles ne codent pas, les variations ne sont pas influencées par la sélection et sont donc transmises telles quelles à la descendance. Par exemple, si une variation survient dans une région codante, elle pourra être bénéfique, neutre ou délétère. Selon ses caractéristiques, elle sera ou non transmise à la descendance (Debruyne et al. 2006: 505). Il faut ajouter que ces notions sont étroitement liées aux conditions environnementales. Des caractères délétères dans un certain contexte peuvent être bénéfiques dans un autre. Le néolithique est une période de changements conséquents dans les habitudes des populations vis-à-vis de leur environnement. C'est pourquoi, il est possible que certains caractères aient été privilégiés à partir de ces modifications (Aboukhalid 2013: 11). En guise d'exemple on peut s'intéresser au gène de persistance de la lactase, qui sera développé plus tard dans le cadre des analyses d'ADNa.

L'étude des génomes en tant que telle n'apporte rien tant qu'on ne les compare pas entre eux. On peut ainsi approcher leurs différences, les variations. C'est sur cette base que va s'appliquer le principe d'horloge moléculaire (Douzery et al. 2006: 374-5). Par ailleurs, les variations ne sont pas identiques selon les zones géographiques et sont donc une mine d'informations importantes sur l'occupation spatiale des populations. Il est également possible, si on compare des génomes de périodes différentes, d'identifier les mouvements de ces populations via la diffusion de ces variations (Aboukhalid 2013: 11).

C'est sur ces aspects que s'appuient la plupart des articles pour établir leurs recherches. Elles s'articulent de ce fait généralement de la même façon : des échantillons archéologiques sont analysés, notamment pour l'identification des haplogroupes. Ceux-ci sont comparés à des bases de données modernes qui aboutissent à des interprétations sur les origines et les mouvements des populations concernées.

Il faut cependant ajouter que ces études prennent rarement en compte la dimension moderne des populations actuelles, qui ont une relation à l'espace totalement différente des

populations anciennes, essentiellement grâce au développement des nouvelles technologies (Matisoo-Smith et al. 2012: 123). Les mouvements et mélanges de populations sont si fréquents aujourd'hui que les comparaisons finissent par perdre leur sens initial, au point qu'aujourd'hui on a un pourcentage assez faible originaire des premiers fermiers européens dans les régions concernées (Matisoo-Smith et al. 2012: 123).

De plus, il faut ajouter que le phénomène de crossing-over (ou enjambement) est un problème supplémentaire qui s'ajoute à l'étude du génome nucléaire (Raven et al. 2007: 232). Le crossing-over est un phénomène qui se produit lors de la mitose et de la méiose (Raven et al. 2007: 236). Lors de l'anaphase les chromosomes migrent de la plaque équatoriale vers les deux pôles. Il arrive parfois que les chromosomes homologues s'enjambent empêchant la migration (Raven et al. 2007: 232-3). Un processus impliquant des enzymes va «casser» les brins d'ADN se chevauchant et les reconstituer en deux chromosomes distincts. Se faisant, il est possible que la réparation entraîne une recombinaison des chromosomes, comme on peut l'observer sur le schéma suivant (Gonzy s. d. ; Raven et al. 2007: 232-3) (Fig. 26).

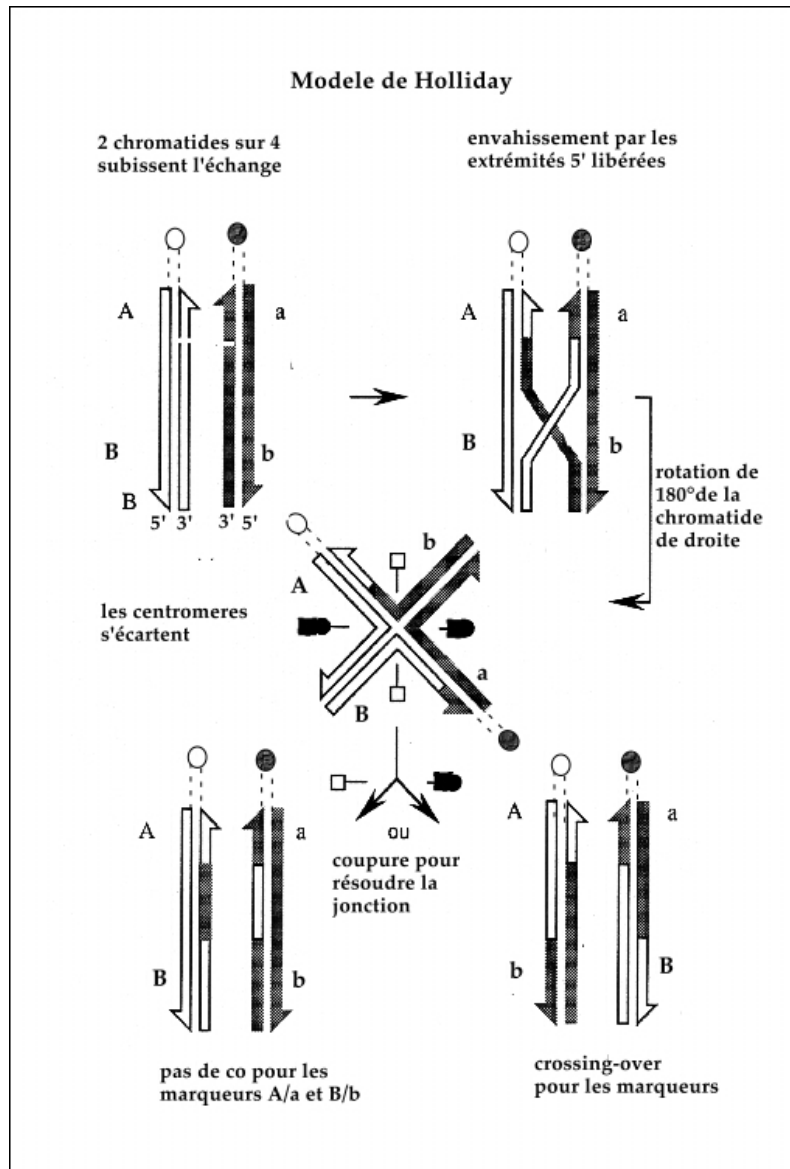


Fig. 26. Schéma d'un crossing-over selon le modèle de Holliday (Gonzy s. d.):

Cela complexifie les études basées sur l'ADNn qui se concentrent sur les variations du génome. C'est un aspect important à prendre en compte lors de ces recherches. Cependant, il est difficile d'identifier des crossing-over à partir des échantillons archéologiques (Chikhi et al. 2002: 11008). Il faudrait en effet pouvoir analyser le génome sur plusieurs générations, que l'ADN concerné soit conservé pour chaque individu et avoir un échantillon représentatif des populations. Il est essentiel de pouvoir distinguer les dérives génétiques (mutations) des mélanges de populations dans les modèles statistiques (Chikhi et al. 2002: 11008). C'est pourquoi la plupart des études se focalisent sur les parties non-recombinantes des chromosomes, notamment du chromosome Y. C'est-à-dire qu'étant non soumis à la recombinaison, les gènes sont transmis tels quels à la descendance (Aboukhalid 2013: 16).

Seule une partie du génome est non-recombinant ce qui implique d'exclure dès le départ une partie des gènes fonctionnels (Aboukhalid 2013: 16).

Dans cette étude, on s'intéressera d'abord aux données humaines avant d'approfondir les recherches via d'autres espèces animales. On se focalisera sur les haplogroupes associés à l'expansion Néolithique. Il faut avant tout pouvoir les identifier. Sur base des études qui ont été faites, on estime que les principaux haplogroupes originaires du Néolithique sont J et G2a, mais cela reste hypothétique (Lacan 2011: 26). La base de l'étude s'axe sur des échantillons anciens des régions ciblées, dans ce cas-ci, Chypre, la Crète et la Grèce continentale. L'idéal serait de pouvoir comparer ces données avec d'autres données plus anciennes mais les études s'axent généralement sur des comparaisons entre des bases de données anciennes-modernes (Matisoo-Smith et al. 2012: 73 ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 1).

Il existe plusieurs modèles ou hypothèses de l'expansion Néolithique à travers le monde, ainsi que du processus de domestications. Des routes ont ainsi été établies au fil du temps, notamment grâce aux données archéologiques (voir chapitre précédent) (Paschou et al. 2014: 9211).

On distingue quatre routes migratoires majeures : deux continentale et deux maritimes (Fig. 27). La première part de l'Est de l'Anatolie et se dirige vers les Balkans via le Caucase. La deuxième est la plus évidente, elle est située au niveau du Bosphore, point de passage entre l'Europe et l'Asie. L'une des routes maritimes est localisée sur les côtes anatoliennes vers le Sud de l'Europe et des Îles méditerranéennes. Enfin, la dernière route se situe au niveau des côtes levantines vers le Sud de l'Europe, via les îles égéennes (Paschou et al. 2014: 9211 ; Scheu 2017: 2 ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2). Ajoutons qu'il existe une autre route passant à travers les Balkans qui relie le Sud-Est de l'Europe et l'Europe Centrale (Paschou et al. 2014: 9215 ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 6).



Fig. 27. Carte avec indication globale des quatre routes majeures de migrations de l'Asie au Sud-Est de l'Europe. De haut en bas : Caucase-Balkans, Bosphore, Anatolie-îles égéennes, Levant-îles égéennes (Illustration personnelle).

Les données archéologiques ont mis en évidence que ces routes maritimes ont eu un rôle important dans la colonisation des îles au Néolithique. Les conclusions suggèrent une origine proche-orientale des colonisateurs (voir chapitre précédant), impliquant de ce fait les routes en question.

Les études d'ADNa visent essentiellement à corroborer ou non les modèles de diffusion : démique, culturel ou mixte. Il faut avant tout déterminer l'impact des modes de diffusion sur la génétique des populations. Autrement dit, de qui descendent les Européens actuels ? Quel a été l'impact du Néolithique sur les populations autochtones ?

La diffusion démique consiste en une migration d'individus vers une nouvelle zone géographique, elle a donc potentiellement un impact sur le génome des populations par l'apport de nouveaux pool génétiques au sein d'une zone géographique (Chikhi et al. 2002: 11008).

Si au départ, les populations concernées diffèrent l'une de l'autre au niveau génétique et présentent donc des variations génétiques différentes, il sera possible d'identifier les

changements au sein de ces variations dans les génomes des individus induit par les migrations (Bromham et al. 2003: 218).

Selon les données disponibles, il sera possible d'identifier si les modifications ont eu lieu au sein de la lignée maternelle (ADNmt) ou paternelle (ADN-Y) (Matisoo-Smith et al. 2012: 109 ; Renfrew 2001: 4830). Autrement dit, on pourra déterminer pour un individu si ses lignées maternelles et paternelles ont une origine géographique différente.

C'est à travers des comparaisons d'échantillons de contextes spatio-temporels divers qu'il est envisageable d'aboutir à ces conclusions. Par exemple, la comparaison d'échantillons d'une même période dans des régions différentes avec d'autres échantillons de ces mêmes zones à une période plus tardive, permet d'estimer l'historique des contacts et des mouvements des populations (Omraak et al. 2016: 271). La création de bases de données est de ce fait essentielle. C'est en comparant ce type de données que l'on peut créer des cartes interactives qui mettent en évidence les contacts entre des populations génétiquement différentes (King et al. 2008: 206). Si des populations possèdent le même pool génétique, le brassage génétique entre celles-ci sera invisible (Renfrew 2001: 4832). Une part des migrations ne pourra donc être identifiée par la génétique.

Selon la datation des échantillons, on peut estimer les mouvements des populations et la direction de leurs déplacements. Par exemple, on constate la présence d'un haplogroupe dans une région précise à une période donnée. Si on observe son apparition dans une autre région, où il était absent, à une période plus tardive, cela suggèrera des déplacements de la première région vers la deuxième. (Omraak et al. 2016: 270-5).

Étant donné la difficulté d'obtenir des échantillons anciens utilisables pour ce type d'analyses, les bases de données anciennes sont relativement réduites, ce qui influence la représentativité des études (Scheu 2017: 4). C'est pourquoi peu d'études s'appuient uniquement sur des données d'ADNa, au profit des bases de données modernes. Malgré leurs désavantages quant à leur distance par rapport aux données anciennes et l'influence historique plus tardive qu'il faut prendre en compte dans les analyses, elles ont pour avantage de contenir un nombre extrêmement important d'échantillons et d'être représentatives dans le monde entier (Matisoo-Smith et al. 2012: 73). Ajoutons, que nous nous intéressons à un moment bien précis de l'histoire des populations, assez ancien, alors que les populations

modernes témoignent dans leur génome de l'ensemble des événements historiques des populations, ce qui rend les comparaisons encore plus difficiles.

Au contraire la diffusion culturelle n'implique pas de déplacements des populations, puisqu'elle se base uniquement sur les imitations culturelles (Chikhi et al. 2002: 11008). Elle n'a donc théoriquement aucun impact sur la génétique de ces populations.

Néanmoins, ces échanges impliquent forcément des contacts étroits, si on prend en compte la teneur des sources archéologiques, qui témoignent de similitudes importantes entre les régions insulaires et continentales (voir chapitre précédent). Or il est difficile d'imaginer des contacts si étroits sans aucun déplacement d'individus. De plus, les similitudes de la culture matérielle dépasse parfois ce côté matériel et s'inscrivent dans le domaine idéologique (Guilaine et al. 2003: 397). On peut citer par exemple les statuettes zoomorphes ou anthropomorphes, généralement associées au culte (Stordeur 2003: 367).

La diffusion culturelle prise isolément par rapport à la diffusion démique est irréaliste. Il faut nuancer, l'apport humain via déplacements est indissociable des mouvements de la culture matérielle et de ses traditions, mais c'est la contribution quantitative d'individus étrangers qui va être déterminante (Lacan 2011: 12, 19). Il est possible que très peu d'individus aient migré en ayant eu une influence importante sur la culture matérielle d'une région sans avoir eu un réel impact sur la génétique des populations locales (Lacan 2011: 19). Leurs déplacements paraîtraient indétectables vis-à-vis des preuves génétiques. Néanmoins, on ne constate aucune réelle transition au niveau archéologique, ce qui suggère un changement brutal dans les traditions matérielles des îles (Perlès 2001: 38). Cela semble difficile à croire si seul un nombre très restreint d'individus se sont déplacés. Une autre interprétation est que, malgré leur migration, les individus n'aient pas eu de descendance avec la population locale.

Il est important de distinguer les différents marqueurs qu'il est possible d'analyser. On en identifie deux groupes : les uniparentaux et les biparentaux (Lacan 2011: 23).

Les marqueurs uniparentaux sont situés sur l'ADNmt et le chromosome Y de l'ADNn. Ils sont respectivement transmis à la descendance par la mère et le père (Lacan 2011: 23). Ils permettent ainsi d'approcher directement les ancêtres maternels et paternels, et donc de potentiellement déterminer l'origine ancestrale des individus. Les marqueurs biparentaux

sont, quant à eux, transmis à la fois par la mère et le père à raison de 50% pour chaque. Ils sont présents sur les autosomes dans l'ADNn (Lacan 2011: 23).

Les marqueurs sont généralement des haplotypes ou simplement des allèles de gènes particuliers qui semblent intéressants dans le cadre d'une recherche sur l'expansion néolithique, comme la persistance de la lactase (Lacan et al. 2011: 9790).

Les génomes humains seront abordés via les différents haplogroupes disponibles, associés avec la période du Néolithique. Le choix des haplogroupes s'est effectué selon les données disponibles et leur représentation dans les populations Néolithiques de l'Est de la Méditerranéen. Le génome de certains animaux sera également analysé selon une approche similaire. Les végétaux ne seront quant à eux pas étudiés au niveau génétique. Le nombre de données à ce sujet étant très faible et la difficulté inhérente à leur génome n'ont pas permis l'apport d'informations pertinentes à la question des mouvements de populations au Néolithique dans l'Est de la Méditerranée.

2.2. Homme

2.2.1. Autosome

Persistence Lactase

Le gène de persistance de la lactase a fait l'objet d'analyses aussi bien au niveau de l'ADN moderne que de l'ancien. Les analyses anciennes sont évidemment privilégiées puisqu'elles donnent un accès direct aux génomes des populations ciblées.

Le gène de production de la lactase est présent chez tous les mammifères, il permet la production d'une enzyme, la lactase, permettant de digérer le sucre présent dans le lait, le lactose (Matisoo-Smith et al. 2012: 74). Une fois l'âge adulte atteint, le gène est normalement inhibé, ce qui stoppe la production de lactase et donc la digestion du lait. Cependant, on constate, dans certaines régions, une persistance de la production de lactase chez l'Homme à l'âge adulte (Matisoo-Smith et al. 2012: 123). Cela est dû à une mutation dans une région en amont du gène, le locus MCM6, qui empêche l'inhibition de celui-ci à l'âge adulte (Fig. 28) (Lacan et al. 2011: 9790). Plus exactement il s'agit d'un SNP, situé sur la paire de base 13910 du chromosome 2, qui varie en Europe entre une Cytosine ou une Thymine. Il se note comme suit : LP-13910-C/T (Lacan et al. 2011: 9789). D'autres variations existent selon les régions géographiques qui ont un impact similaire sur la persistance de la lactase. Les individus possédant cette mutation continue de produire de la lactase et donc de digérer le lait pendant toute leur vie.

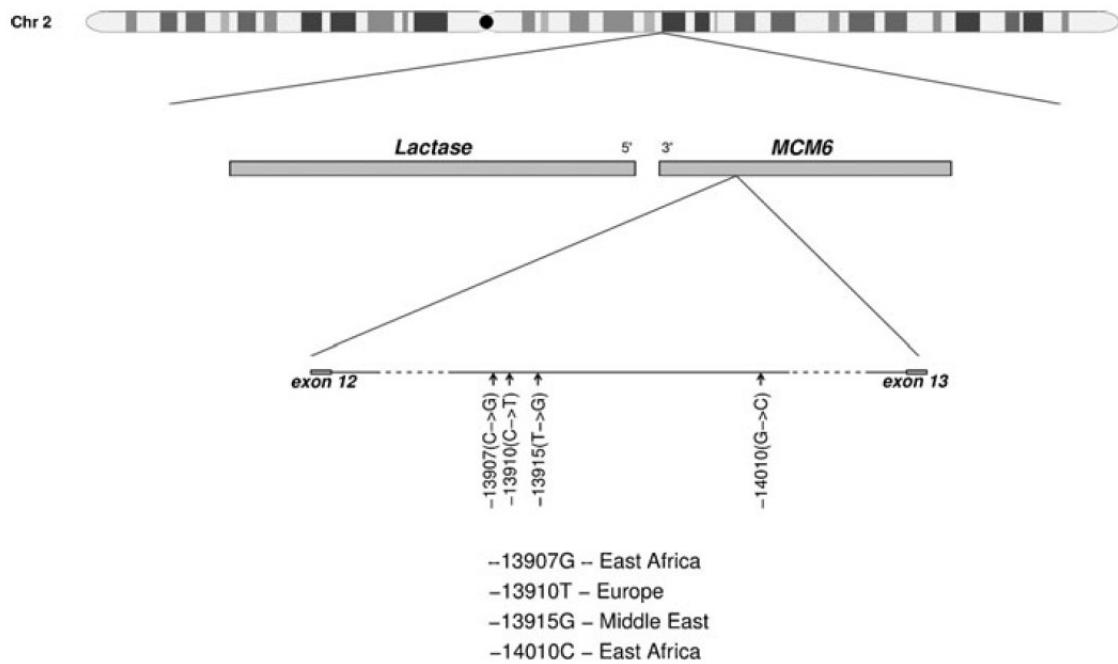


Fig. 28. Variante du gène de la lactase. Lactase (LCT) et MCM6 sont deux gènes localisés dans le chromosome 2 l'un à côté de l'autre. Les quatre SNPs qui ont un impact sur l'expression du gène LCT est localisé entre le 12^e et le 13^e exon (régions codantes) du MCM6. (McIntosh et al. 2012: 153)

Les recherches se sont délibérément orientées vers l'étude de ce gène, en lien direct avec le développement de la domestication en particulier celle du bœuf, du mouton ou encore de la chèvre qui ont permis la naissance de l'industrie laitière (Matisoo-Smith et al. 2012: 123).

Déjà McCracken le définit en 1971 comme un exemple de coévolution entre les gènes et la culture (Matisoo-Smith et al. 2012: 123 ; McCracken 1971: 479). Autrement dit, il estime que les pratiques culturelles ont une influence sur la fréquence des gènes. Si on l'applique à ce cas en particulier, la présence de la mutation est considérée comme bénéfique (Aboukhalid 2013: 11). Les individus la possédant sont considérés comme avantagés sur le plan de la survie. En effet, ceux qui continuent à consommer du lait à l'âge adulte ont un apport non négligeable de calcium, de graisses, de protéines, ... qui favorisent à terme les capacités de survie d'un individu en particulier lors de périodes de famine (Aboukhalid 2013: 11).

Cette logique n'est valable que si la mutation est vitale. Si la survie est dépendante d'un apport alimentaire supplémentaire, les individus ayant la mutation ont plus de chance de **survie** et donc de transmettre leurs caractères génétiques. La mutation devrait alors s'être

transmise à la descendance et devenir majoritaire dans la fréquence allélique des populations (Aboukhalid 2013: 11).

Les populations actuelles ont une distribution de la mutation très différente selon les régions (Fig. 29 et 30). On la retrouve à plus de 40% dans les populations européennes, tandis qu'elle est pratiquement absente des zones africaines (Lacan et al. 2011: 9790). C'est pourquoi la présence de la mutation dans les populations européennes actuelles a longtemps été associée à l'expansion néolithique et à la croyance de l'apparition de cette variation lors du développement de l'industrie laitière (Lacan et al. 2011: 9790). La mutation se serait alors répandue via les mouvements de populations à cette époque.

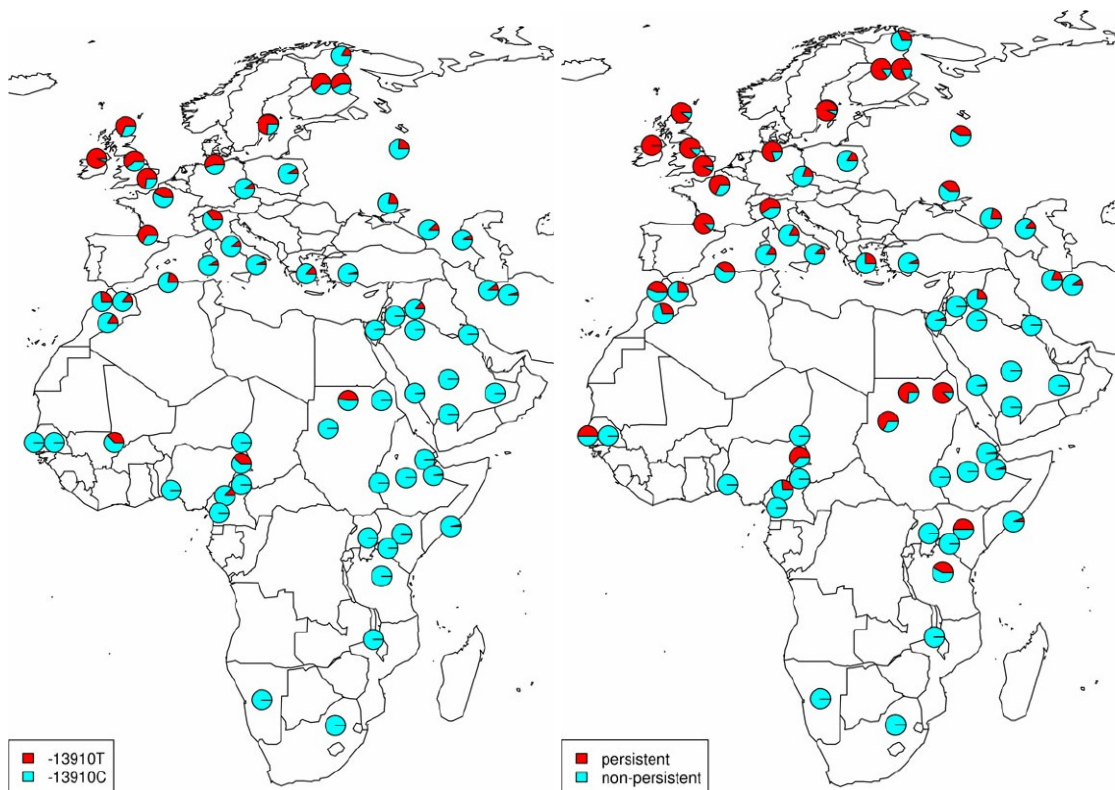


Fig. 29. Fréquence de l'allèle -13910T de la persistance de la lactase en Afrique et en Eurasie (données revues dans Ingram et al. 2009 et complétées avec les données issues de Lokki et al. 2011) (McIntosh et al. 2012: 159)

Fig. 30. Fréquence de la persistance de la lactase en Afrique et en Eurasie (données revues dans Ingram et al. 2009 (McIntosh et al. 2012: 160).

Les datations via l'horloge moléculaire des bases de données modernes ont estimé l'apparition de la mutation entre 2 188-2 650 ans (Bersaglieri et al. 2004: 1117) et 7 450-12 300 ans (Coelho et al. 2005: 334-6). Ce qui semble cohérent avec les estimations du développement de la domestication et donc de l'industrie laitière (Bersaglieri et al. 2004: 1117 ; Burger et al. 2007: 3736). Par exemple, on estime la domestication du bœuf dès le 9^e millénaire av. J.-C. (Burger et al. 2007: 3740 ; Matisoo-Smith et al. 2012: 148).

L'étude des restes humains datant du Mésolithique et du Néolithique, démontre l'absence de cette mutation à une fréquence importante dans les populations proche-orientales et européennes (Burger et al. 2007: 3738 ; Matisoo-Smith et al. 2012: 123). La rareté de la mutation au Mésolithique n'est pas surprenante si on considère que le taux de mutations est lié à la domestication. Étonnamment, la fréquence allélique n'augmente pas avec le Néolithique. Et ceci malgré les traces archéologiques qui mettent en évidence la domestication d'animaux permettant l'industrie laitière. Cela montre qu'une étude du passé basée uniquement sur des données modernes peut engendrer des erreurs qu'il n'est possible d'évaluer qu'avec l'apport de données anciennes.

Dans le cas de la persistance de la lactase, on peut supposer que la pression sélective était bien présente au Néolithique, mais que la mutation était tout simplement rare dans les populations qui nous intéressent ici.

L'argument associant cette mutation avec l'émergence de la domestication n'est pas établi dans ce contexte. Cette étude génétique ne peut donc appuyer ni la diffusion culturelle, ni la diffusion démique. Elle n'aboutit pas à une conclusion quant au mode de diffusion de la Néolithisation.

Des recherches ont été effectuées dans d'autres régions afin de déterminer l'origine potentielle de la mutation, puisqu'elle est absente des régions supposées être le foyer sa diffusion (Itan et al. 2009: 1-13).

2.2.2. ADN Mitochondrial

Beaucoup d'études se sont intéressés à l'ADN mitochondrial qui a l'avantage d'être transmis uniquement par la mère (Aboukhalid 2013: 19).

a. Segment hypervariable I et II (HVS I/II)

Le segment hypervariable I et II (HVS I/II) (Fig. 31) a fait l'objet d'un grand nombre de recherches en raison de ses nombreux avantages. Il est situé dans la partie non-codante de l'ADN mitochondrial. N'étant pas soumis à la sélection, il sera transmis tel quel à la descendance (Aboukhalid 2013: 16). Il est connu pour son haut taux de variations rapides, qui en fait un excellent marqueur pour l'étude des mouvements de populations (Aboukhalid 2013: 16). Peu d'études s'intéressent uniquement à l'expansion néolithique dans l'Est de la Méditerranée. Elles se consacrent davantage à l'entrée en Europe de la culture Néolithique et avec elle les mouvements de populations (Lacan 2011: 11). C'est pourquoi beaucoup d'analyses intègrent des données provenant des Balkans dans leurs analyses, car il s'agit d'une des routes possibles pour l'arrivée en Europe du Néolithique depuis le Proche-Orient (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 1-9. Même si ces recherches ne sont pas focalisées sur les régions qui nous intéressent en particulier, leurs résultats peuvent apporter des informations pour l'interprétation de celles-ci.

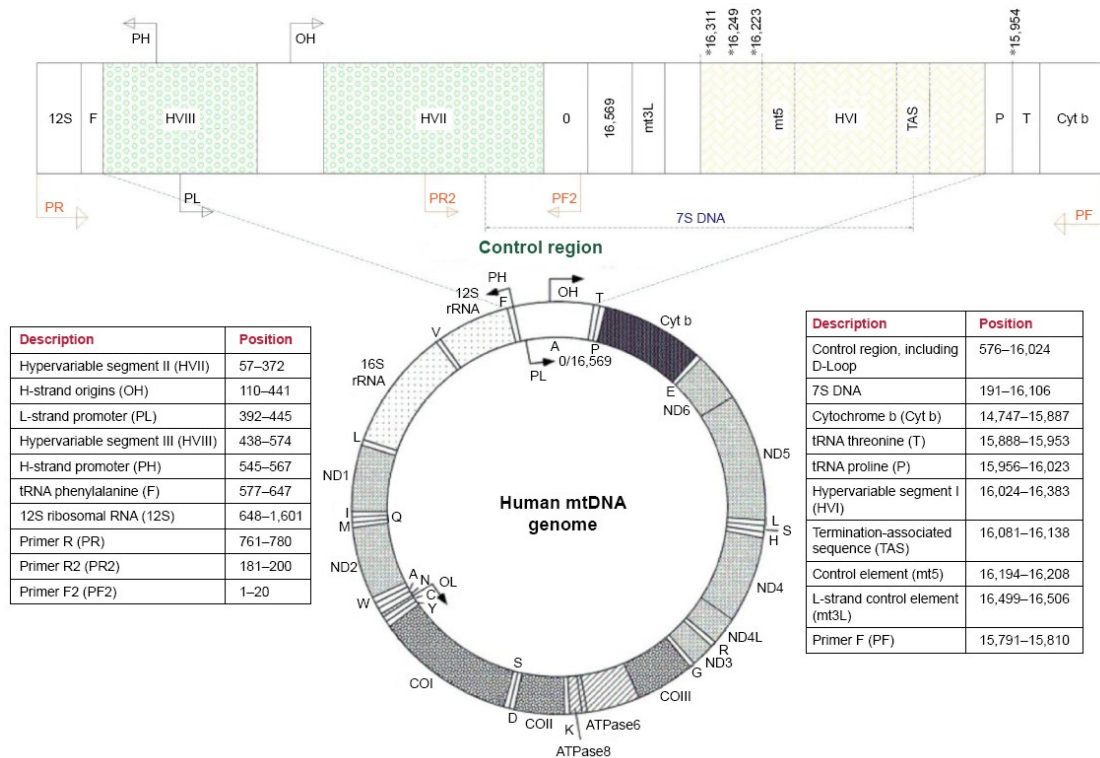


Fig. 31. Structure génétique de l'ADN mitochondrial de l'Homme.

Suivant les études, un ou plusieurs haplogroupes peuvent être associés à une région et à un moment donné précis de l'histoire.

L'étude du HVS-I et II met en évidence que le sous-haplogroupe U5b semble commun aux populations mésolithiques de chasseurs-cueilleurs partout à travers l'Europe, montrant une affinité avec le Proche-Orient (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 3). Cela contraste avec les données d'Europe centrale et du Nord qui indiquent une faible diversité de l'ADN mitochondrial des chasseurs-cueilleurs du Mésolithique n'incluant pas cet haplogroupe (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 3).

Si on compare ces analyses avec des échantillons datant du Néolithique on observe une discontinuité au niveau de cet haplotype entre les données du Mésolithique et du Néolithique, c'est-à-dire entre les chasseurs cueilleurs et les premiers agriculteurs (Bramanti et al. 2009: 5). On constate par exemple que 82% des échantillons datant du Néolithique, analysés par Bramanti, présentent l'haplogroupe mitochondrial U4 et U5 (Bramanti et al. 2009: 5 ; Lacan 2011: 41). Cette discontinuité indique un apport de nouveaux gènes au Néolithique qui expliquerait ces changements. Ces résultats semblent être en faveur d'une diffusion démique plutôt que culturelle. De plus l'haplogroupe Néolithique U4 est également fort présent au Proche-Orient et en Anatolie dans les périodes plus anciennes, suggérant un afflux de gènes provenant de ces régions vers l'Europe (Lacan 2011: 41-2). Ceci est cohérent avec un gradient de diffusion Sud-Est Nord-Ouest de l'expansion Néolithique à partir du Proche-Orient.

b. Haplogroupe N1a

Dans le même contexte, l'haplogroupe N1a a également été étudié par Haak en 2010. Celui-ci est commun dans les populations LBK (Linearbandkeramik) néolithiques d'Europe centrale, alors qu'il est absent des échantillons de populations voisines au Mésolithique (Haak et al. 2010: 2). Ceci suggère un apport génétique entre le Mésolithique et le Néolithique et appuie le modèle de diffusion démique de l'expansion Néolithique.

c. Haplogroupe H

Des analyses d'échantillons anciens ont également été faites en Anatolie, notamment une recherche d'Omtrak en 2016 qui a étudié des restes humains datant de 4700 ans av. J.-C. sur le site de Kumtepe (Omtrak et al. 2016: 270-5). La présence du sous-haplogroupe mitochondrial H2a a été observée dans certains des échantillons. Celui-ci et l'haplogroupe H en général sont fréquemment retrouvés dans les populations du début du Néolithique en Europe et au Proche-Orient, mais reste absent des populations Mésolithiques (Omtrak et al. 2016: 270). La différence claire entre les génomes des chasseurs-cueilleurs et des premiers agriculteurs

semble en faveur du modèle de la diffusion démique lors de l'expansion Néolithique. Sa présence à la fois en Europe et au Proche-Orient au Néolithique témoigne sans doute un lien entre les deux régions.

Trois composantes ont pu être identifiées pour l'haplogroupe H dans les échantillons du site anatolien Kumtepe, représentée par des couleurs par Omrak (Omrak et al. 2016: 272) (Fig. 32).

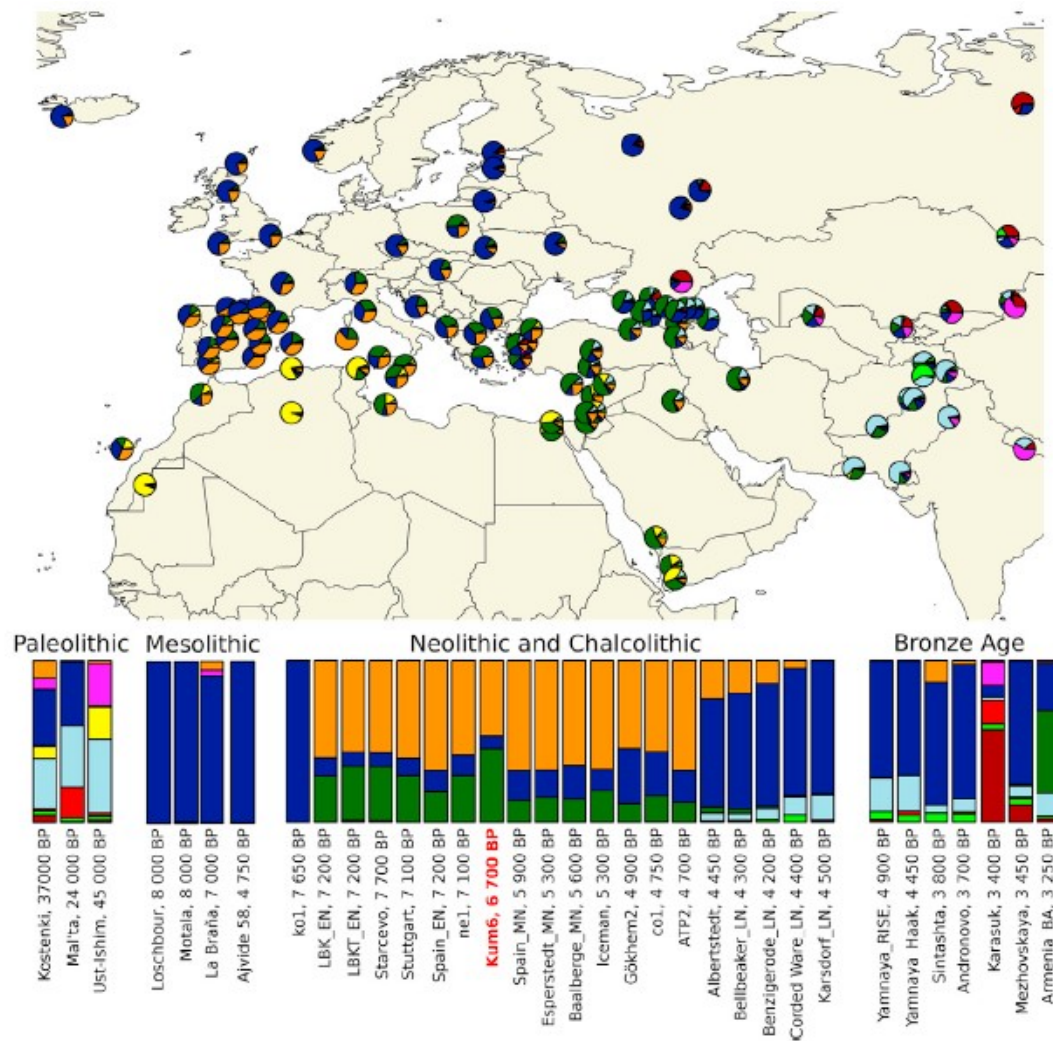


Fig. 32. Carte des proportions ancestrales de l'haplogroupe H pour les populations modernes de l'Ouest d'Eurasie et du Nord de l'Afrique déterminée par ADMIXTURE et proportions de cet haplogroupe dans les échantillons anciens (Omrak et al. 2016: 272).

- La première composante (Bleu foncé) est présente en grande majorité chez les chasseurs-cueilleurs du Mésolithique et diminue de façon importante dans les populations du Néolithique.
- Une deuxième composante (Orange) semble s'imposer à partir de cette période.
- Une dernière composante (Verte), totalement absente des populations mésolithiques, apparaît également au Néolithique à une fréquence importante.

On constate que le pool génétique du Mésolithique ne persiste pratiquement pas au Néolithique. Les changements au niveau du génome des individus semblent être associés à des modifications brutales qui ne peuvent être le résultat que d'un apport extérieur d'un nouveau pool génétique. Si les transformations avaient été plus graduelles, elles auraient pu être associées à une évolution des populations indigènes. L'étude d'ADN ancien semble donc indiquer un apport massif de nouveau pool génétique à partir du Néolithique. Cela est cohérent avec des migrations se produisant entre le Mésolithique et le Néolithique. Ces résultats supportent le modèle de diffusion démique au cours de l'expansion Néolithique.

Ajoutons que les composantes ont été comparées avec les distributions actuelles des haplogroupes. La 2^e composante (Orange) est très présente dans les populations actuelles de l'Europe de l'Ouest tandis que la 3^e (Vert) est davantage présente en Anatolie et dans le Caucase (Omrak et al. 2016: 271). Cela a été pris comme preuve pour affirmer des liens directs entre ces régions et l'expansion Néolithique. Toutefois, comme nous l'avons expliqué précédemment, les interprétations fondées sur les bases de données modernes doivent être considérées avec précaution. Elles doivent être confrontées avec les résultats des analyses de bases de données anciennes et archéologiques afin de pouvoir être significatives dans les interprétations générales.

2.2.3. Chromosome Y

Le chromosome Y a également fait l'objet de nombreuses études (référence King et al. 2008:). De nombreux autres haplogroupes comme le R1b1a2 ont également été étudiés dans le cadre d'analyses anciennes et modernes, mais seuls certains d'entre eux ont été rattachés à l'époque Néolithique. Plusieurs haplotypes ont été identifiés comme étant caractéristiques du Néolithique du Sud-Est de la Méditerranée, J2, E3b, F (Matisoo-Smith et al. 2012: 123).

Cela entre en concordance avec certaines données modernes qui supportent le modèle de diffusion démique plutôt que culturelle (Balaresque et al. 2010: 2-3).

a. Haplogroupe J

Cet haplotype a été analysés dans un grand nombre d'échantillons provenant d'occupations du Néolithique en Grèce et en Crète (King et al. 2008: 205). La fréquence des allèles de cet haplotype a pu être caractérisée pour ces régions ainsi que pour certaines zones de l'Est de la Méditerranée. En Grèce, on constate une haute fréquence de l'allèle J2b-M12, une basse fréquence de J2a-M140, tandis qu'en Crète ces fréquences sont inversées (King et al. 2008: 205). On retrouve donc davantage de J2a-M140 que de J2b-M12. (Fig. 33 et 34).

Ces données ont été comparées avec celles d'autres régions. L'allèle J2b-M12 a été observé avec une fréquence élevée en Thessalie et en Grèce Macédonienne, alors qu'il est plus rare dans les autres zones orientales de la Méditerranée (King et al. 2008: 205). L'allèle J2a-M140 est quant à lui identifié à haute fréquence en Anatolie Ouest et Centrale mais peu représenté dans les autres régions (King et al. 2008: 205). On constate donc des similitudes dans le taux de fréquence de ces allèles entre la Grèce, la Thessalie et la Macédoine et d'autre part entre la Crète et l'Anatolie.

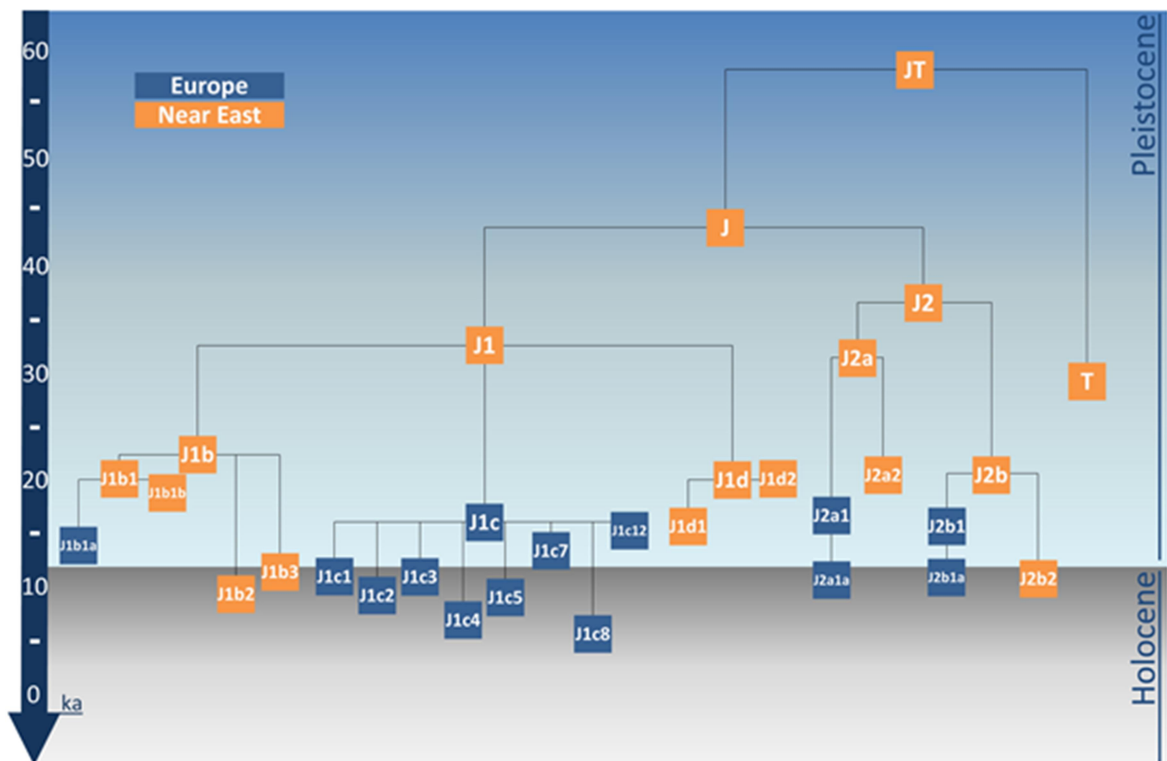


Fig. 33. Représentation schématique de la phylogénie de l'haplogroupe J (Pala et al. 2012: 915-924)

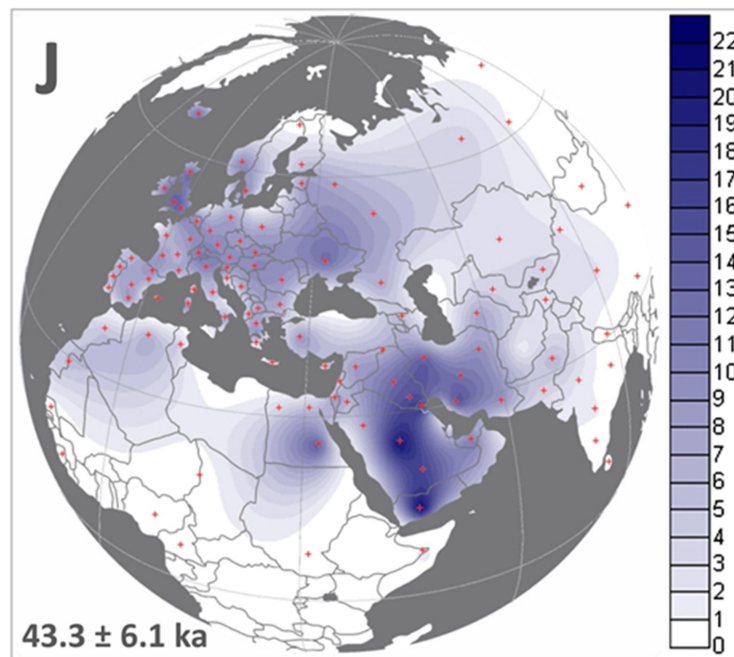


Fig. 34. Carte de la distribution de la fréquence spatiale de l'haplotype J et localisation géographique des populations étudiées (Pala et al. 2012: 915-924).

Ces résultats peuvent être interprétés comme des colonisations d'origines différentes pour les deux régions. Ainsi, l'Anatolie a pu être à l'origine des migrations vers la Crète tandis que la Thessalie et la Macédoine ont pu être le foyer de la diffusion vers la Grèce. Cela correspond aux gradients Sud-Est Nord-Ouest estimés par les données archéologiques et génétiques. De plus, cela rejoint en particulier les données archéobotaniques qui indiquent la présence au Néolithique de *Triticum Aestivum* en Anatolie et en Crète alors que cette espèce est absente de Grèce (Colledge et al. 2007: 64 ; King et al. 2008: 205 ; Perlès 2001: 62).

Aucune donnée ancienne sur cet haplogroupe n'a pu être analysée pour Chypre. Toutefois, les analyses de données modernes mettent en évidence la présence à Chypre, à une fréquence importante, du même haplogroupe (J2a) présent en Crète au Néolithique (Hay 2009a ; Voskarides et al. 2016: 4-6). Cet haplogroupe est toujours présent à haute fréquence dans les populations de l'Est de la Méditerranée aujourd'hui (Fig. 35) (Hay 2009a:). Étant donné, la persistance de cet haplogroupe en Crète et en Anatolie actuellement, on peut raisonnablement supposer qu'il était également présent à Chypre au Néolithique.

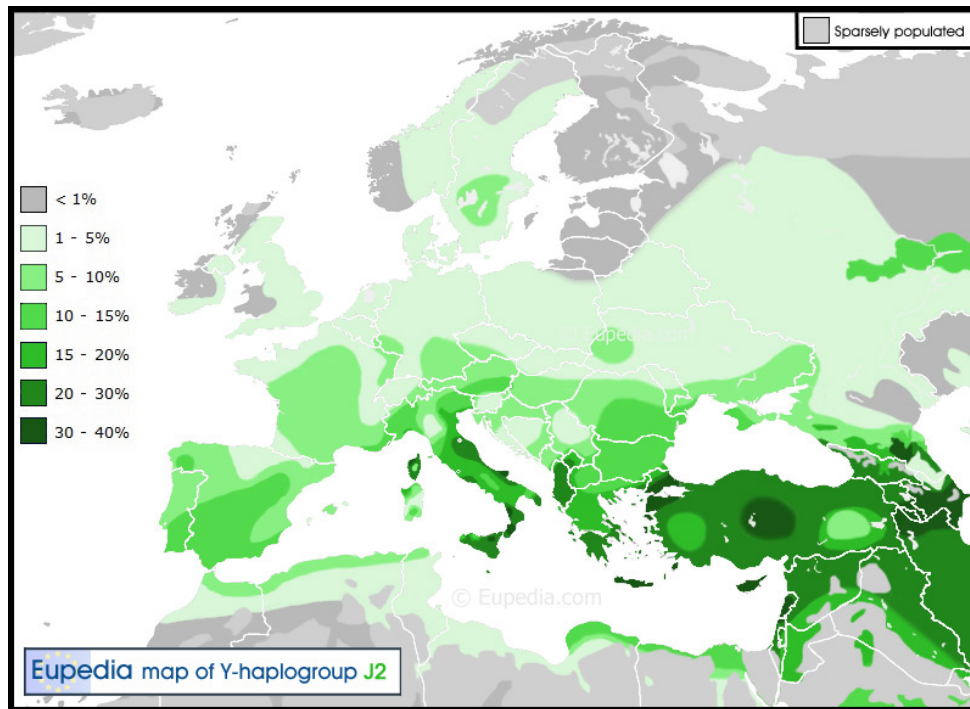


Fig. 35. Distribution actuelle de l'haplogroupe J2. (Hay 2009a:)

b. Haplogroupe E

L'haplogroupe E est assez complexe à étudier. Selon ses sous-haplogroupes, il est plus présent en Afrique ou en Europe. Dans les populations européennes actuelles, le sous-haplogroupe le plus fréquent est E1b1b1a1b (Lacan 2011: 27). Déjà au Mésolithique, sa présence est observée dans les Balkans. Ce qui indique qu'il ne peut être un marqueur de l'origine de l'expansion néolithique en Europe du Sud Est, en particulier dans les régions qui nous intéressent (Lacan 2011:).

Le sous-haplogroupe E3b1a2 ou E-V13 a, quant à lui, été identifié dans le site néolithique de *Franchthi* en Grèce (King et al. 2008: 211). Celui-ci a également été observé en Crète et en Anatolie à la même époque (King et al. 2008: 210). Ceci témoigne de l'existence de liens entre ces trois régions. Un lien entre l'Anatolie et la Crète avait déjà été identifié grâce à l'Archéologie et à d'autres haplogroupes, notamment le J. Néanmoins, contrairement au E-V13, ce dernier indique une différenciation entre l'Anatolie associée à la Crète et la Grèce liée à la Macédoine (.

De plus, les restes archéologiques, comme susmentionnés dans le chapitre archéologique suggèrent que le site de *Franchthi* présente une singularité vis-à-vis de la diffusion du Néolithique (voir p.). En effet, il procède à une sélection de certains caractères propres à cette

période, comme en Italie, en Corse et en Sardaigne, où l'interprétation de la diffusion culturelle est privilégiée (Isaakidou 2005: 62). Le phénomène de diffusion du Néolithique ne semble pas homogène selon les régions, cela pourrait expliquer pourquoi deux haplogroupes conduisent à des interprétations différentes pour une zone identique. C'est-à-dire que les haplogroupes étant liés à des groupes d'individus pour une même époque, il est possible qu'ils n'aient pas été soumis au même processus de diffusion

c. Haplogroupe G

Les données disponibles concernant l'haplogroupe G sont peu nombreuses pour les régions ciblées. On peut cependant l'approcher de façon indirecte via d'autres régions proches (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 1-9). Ajoutons que la résolution des haplogroupes des bases de données modernes utilisées pour les comparaisons avec les échantillons anciens est assez faible. In n'est donc pas possible de différencier clairement les haplogroupes C, H et G et de conduire une analyse précise à petite échelle (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 5).

L'haplogroupe G2a est observé en abondance dans les populations néolithiques de l'Europe, mais est totalement absent des populations mésolithiques. Il souligne un afflux génétique important entre ces deux périodes (Hofmanová et al. 2016: 6887). On observe une continuité génétique entre le Sud-Est de l'Anatolie et les régions égéennes au Néolithique qui semble indiquer des liens entre les différentes régions sans préciser le type de rapport qu'elles pouvaient entretenir (Hofmanová et al. 2016: 6890).

La diversité des haplogroupes du chromosome Y dans les populations néolithiques LBK, STA, et LBKT est réduite (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 7). On retrouve une majorité de G2a2b qui est rare en Europe actuelle et dont la fréquence augmente vers le Proche-Orient et le Caucase au Néolithique (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 4). Dans les populations actuelles, on retrouve cet haplogroupe à une fréquence importante dans le Caucase et la Sardaigne, ce qui montre une corrélation entre les données néolithiques et modernes.

Néanmoins, cela ne permet pas de tirer des conclusions précises sur les diffusions et les mouvements de populations au Néolithique. La fréquence des haplogroupes à une telle distance temporelle peut également être le fait d'autres événements démographiques ou simplement d'une dérive génétique importante.

d. Haplogroupe R

A partir de données modernes, par exemple le R, on observe que les sous-haplogroupes R1a et R1b, situés sur le chromosome Y, sont les plus fréquents dans les populations européennes modernes (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 7). La forme la plus courante rencontrée est R1b1a2, anciennement R1b1b2 (Matisoo-Smith et al. 2012: 123). Pourtant, il est totalement absent des populations d'agriculteurs d'Europe Centrale (STA, LBK, LBKT) mais bien présents dans les populations arrivant en Europe au cours du 3e et 2e millénaire av. J.-C. (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 1-9).

Les régions d'Europe Centrale n'ont donc pas pu être à l'origine de ces mouvements de population et la diffusion culturelle est dès lors privilégiée.

La fréquence de ces haplogroupes est élevée au sein des populations mésolithiques arrivant en Europe Centrale et faible dans les populations néolithiques mais à nouveau élevée dans les populations contemporaines (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 7). Cela peut s'expliquer par une alternance de diffusion démique au Mésolithique et culturelle au Néolithique, puis à nouveau démique au cours des périodes plus tardives. Cela révèle que des événements démographiques peuvent avoir un impact sur le génome des populations. Une explication plausible serait une absence de l'influence de la route danubienne au Néolithique lors de l'expansion et traduirait l'hypothèse d'une diffusion culturelle plutôt que démique.

On observe une haute fréquence du sous-haplogroupe R1b en Crète au Néolithique, qui comme déjà mentionné est totalement absent des populations d'agriculteurs d'Europe Centrale (King et al. 2008: 210). On peut supposer qu'il y a eu des mouvements de populations du Proche-Orient au Mésolithique et vers la Crète au Néolithique. Cela est cohérent avec les données susmentionnées qui font état de contacts possibles entre les régions proches-orientales et d'Europe Centrale sans qu'il n'y ait eu de migration entre les deux.

Comme les sous-groupes de R1b sont originaires du Moyen Orient (Hay 2009d:), son absence dans les Balkans supporte l'hypothèse de l'absence de migrations vers ces régions, tandis que sa présence en Crète indique une diffusion Est-Ouest. Cela appuie l'hypothèse de la présence de migrations via les routes méditerranéennes du Proche-Orient vers la région des îles Egéennes.

e. Haplogroupe T, I

Les haplogroupes T et I sont fréquemment étudiés dans les analyses d'ADN anciens. Cependant, ils n'ont pas encore fait l'objet d'une étude approfondie dans les zones géographiques qui nous intéressent, en particulier Crète et Chypre (Hay 2009e:).

Ils sont généralement associés car les recherches montrent qu'ils semblent apparaître et se développer au Néolithique dans la région du mont Zagros (Hay 2009e:). En effet, ils sont minoritaires dans les populations néolithiques alors que les sous-groupes G2a et de J2 sont présents à haute fréquence (Lacan 2011: 27).

Par exemple, le sous-haplogroupe T1a a été identifié uniquement dans les populations néolithiques LBK ainsi qu'au Proche-Orient, mais est un des haplogroupes majeurs des populations européennes actuelles (Fig. 36 et 37) (Hay 2009e:). Si on considère cet aspect on pourrait interpréter que les populations européennes actuelles descendent majoritairement des populations néolithiques d'Europe Centrale. En ce qui concerne le I, on constate une différence au Néolithique entre les sous-haplogroupes présents en Crète de ceux des populations d'Europe Centrale, ce qui est cohérent avec les conclusions issues de l'étude de l'haplogroupe T (Hay 2009e:).

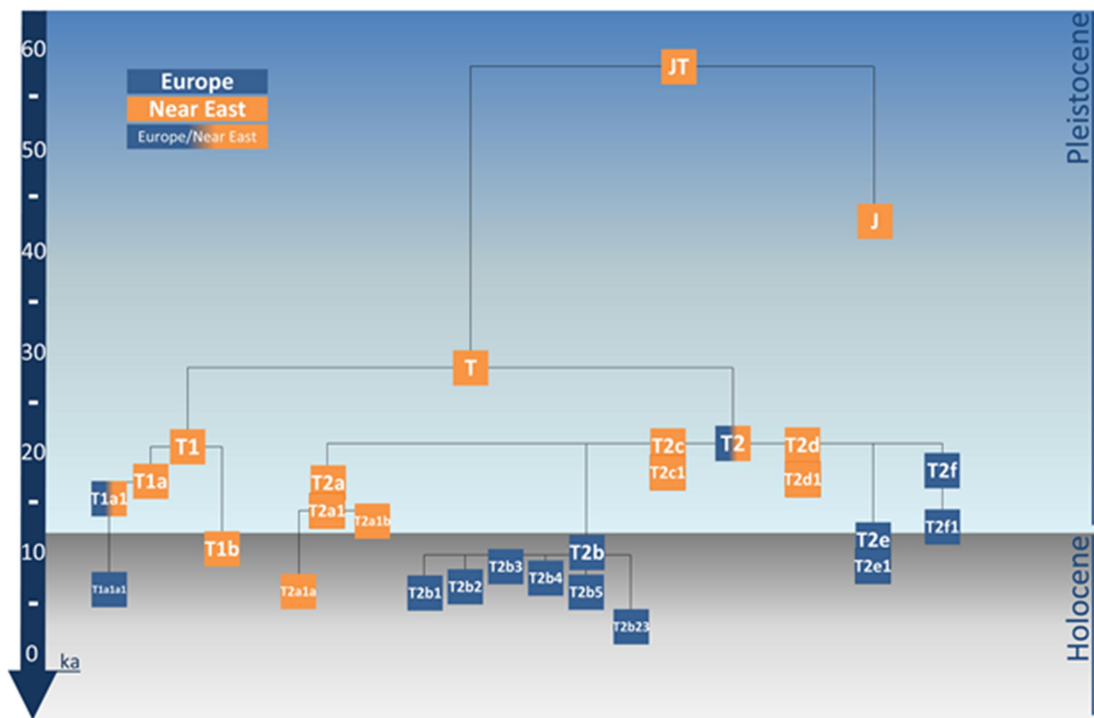


Fig. 36. Représentation schématique de la phylogénie de l'haplogroupe T (Pala et al. 2012: 915-924)

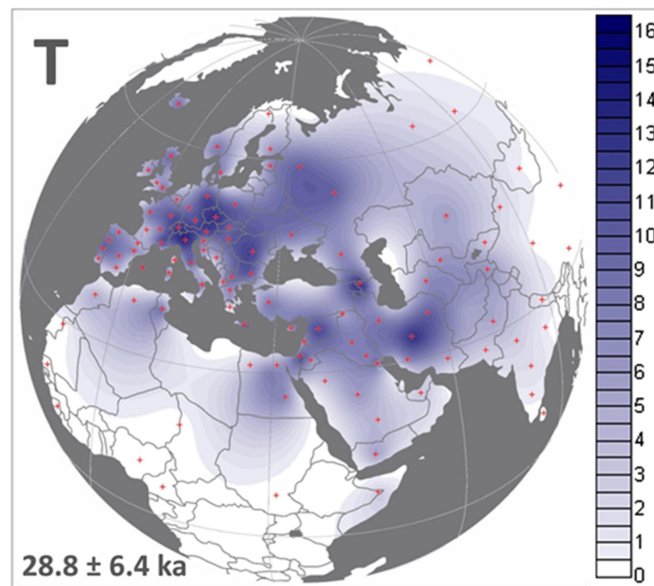


Fig. 37. Carte de la distribution de la fréquence spatiale de l'haplotype J et localisation géographique des populations étudiées (Pala et al. 2012: 915-924).

2.3. Animaux

On a vu plus haut que les mutations pouvaient revêtir un caractère bénéfique, neutre ou délétère (Debruyne et al. 2006: 505). Cet aspect est bien évidemment présent chez les espèces animales autres que l'Homme. En ce qui concerne les espèces domestiquées par l'Homme, une sélection induite par l'Homme s'ajoute à la sélection naturelle (Roldan 2011: 11). Cette sélection artificielle s'effectue au Néolithique sur base des phénotypes. C'est-à-dire que selon leurs caractères morphologiques, les végétaux et animaux seront privilégiés par l'homme. Par exemple, chez le blé, la caractéristique de durcissement du rachis a été l'objet d'une sélection consciente ou inconsciente de l'homme puisqu'elle permet le contrôle des récoltes et des semis (voir p. 30). Ces sélections sont également présentes chez les animaux domestiqués.

a. Bœuf

Il existe deux groupes de bœuf moderne : *Bos Taurus* et *Bos Indicus* (Matisoo-Smith et al. 2012: 147). Celles-ci seraient originaires de l'Auroch *Bos Primigenius Primigenius*, aujourd'hui éteint (Matisoo-Smith et al. 2012: 147).

Les études du génome mitochondrial ont identifié deux haplogroupes majeurs présents en Europe dès la fin du Néolithique : P et T3 (Edwards et al. 2007: 1383). L'haplogroupe P est présent en Europe dès le Pléistocène, tandis que l'haplogroupe T3 y est absent. On retrouve ce dernier au Proche-Orient dès le Néolithique (Edwards et al. 2007: 1383). Ces données suggèrent donc un mouvement au Néolithique des groupes d'individus possédant l'haplogroupe T3 du Proche-Orient vers l'Europe. Cela est cohérent avec les données archéozoologiques qui indiquent l'apparition de cette espèce à Chypre sur le site de *Shillourokambos* au 9^e millénaire av. J.-C. (Vigne et al. 2003: 248).

Le segment Hypervariable I (HVS I) a été étudié et a montré une diversité génétique entre les différentes régions de sa distribution (Scheu 2017: 2). On constate une dérive génétique du Proche-Orient vers l'Europe. C'est-à-dire que la diversité génétique s'amenuise le long des routes de la Néolithisation le long d'un gradient Sud-Est Nord-Ouest. (Scheu 2017: 2).

Les données montrent également une différence entre les résultats de l'ADN mitochondrial et ceux du chromosome Y. (. Ce qui indique des variations dans l'histoire démographique de ces animaux.

Les données mitochondriales sont relativement semblables quelle que soit la région. Elles indiquent que l'ensemble de ces populations partageait une même lignée maternelle. Au contraire, le chromosome Y ne présente pas une uniformité pareille à celle du génome mitochondrial, indiquant des lignées paternelles différentes (Scheu 2017: 2). Les marqueurs autosomaux aboutissent à des conclusions similaires (Scheu 2017: 2). Ces résultats ont été très vite interprétés comme la conséquence d'introgessions régulières d'individus sauvages males au sein des populations de bœuf domestique (Scheu 2017: 2). Ce phénomène a par la suite été invalidé en 2008 par Bollongino qui a démontré la nécessité de produire de nouvelles données comparatives situées sur les autosomes (Bollongino et al. 2012: 2101-04). Des analyses du génome mitochondrial de l'ancien Auroch ont cependant mis en évidence la preuve d'une hybridation entre cette espèce et les populations domestiques importées avec l'Homme (Scheu 2017: 4).

Les données génétiques disponibles pour le bœuf établissent l'existence de mouvements de l'espèce suivant un gradient Sud-Est Nord-Ouest et coïncident de ce fait avec les données humaines. Néanmoins, elles ne précisent pas les relations potentielles entre certaines régions, notamment entre les îles et le continent.

b. Caprinés

Le génome mitochondrial des caprinés a fait l'objet d'analyses approfondies en particulier pour la région du Croissant Fertile. Malheureusement peu de données sont disponibles pour la Crète et Chypre. Seul le site de *Shillourokambos* à Chypre semble avoir été étudié mais les analyses sont peu détaillées et ne sont généralement pas mises en avant dans ces études (Naderi et al. 2008: 17659-17664).

On distingue l'espèce domestique (*Capra hircus*) de l'espèce sauvage (*Capra aegagrus*), qui est supposée être à l'origine des populations domestiques (Scheu 2017: 3). L'origine de la domestication de cette espèce peut être située au Proche-Orient. Quatre haplogroupes mitochondriaux majeurs ont été identifiés au sein du génome des populations domestiques : les haplogroupes A, B, C, D et d'autres moins fréquents comme le F ou le G (Naderi et al. 2008: 17661) (Fig. 38).

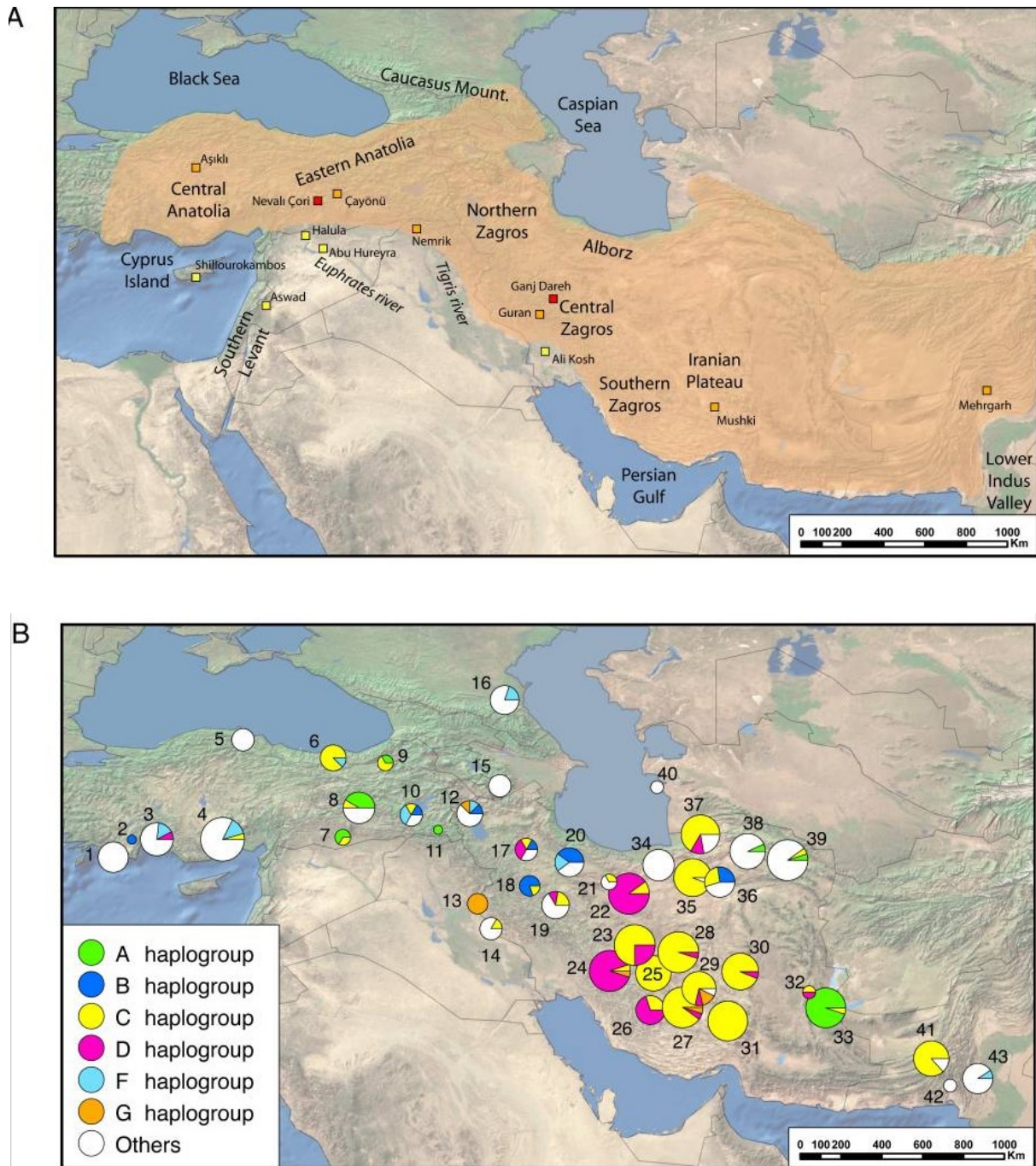


Fig. 38. (A) Situation géographique de sites archéologiques présentant des traces de chèvres pré-néolithique (rouge), des traces d'une domestication locale ou d'une importation au PPN (orange), des traces d'une importation avant le 8^e millénaire av. J.-C. (jaune).

(B) Distribution géographique des haplogroupes mitochondriaux de la chèvre (Naderi et al. 2008: 17661).

En se basant sur le graphique, les côtes anatoliennes présentent une fréquence identifiable des haplogroupes B, C, D et F, ce dernier étant le plus fréquent des quatre (Fig. 10). Les analyses du continent grec mettent en avant une fréquence importante de l'haplogroupe B, faible de A et très faible de C (Fig. 11). L'absence totale de l'haplogroupe F dans les régions grecques, alors qu'il est majoritaire au niveau des côtes anatoliennes, suggère qu'il n'y a pas de lien génétique direct entre les deux régions. La présence de l'haplogroupe B présent dans les deux régions laissent cependant supposer le contraire. On peut en conclure que toutes les populations anatoliennes n'ont pas nécessairement été impliquées dans le phénomène de migration, ce qui expliquerait que tous les haplogroupes ne sont pas représentés dans les deux zones.

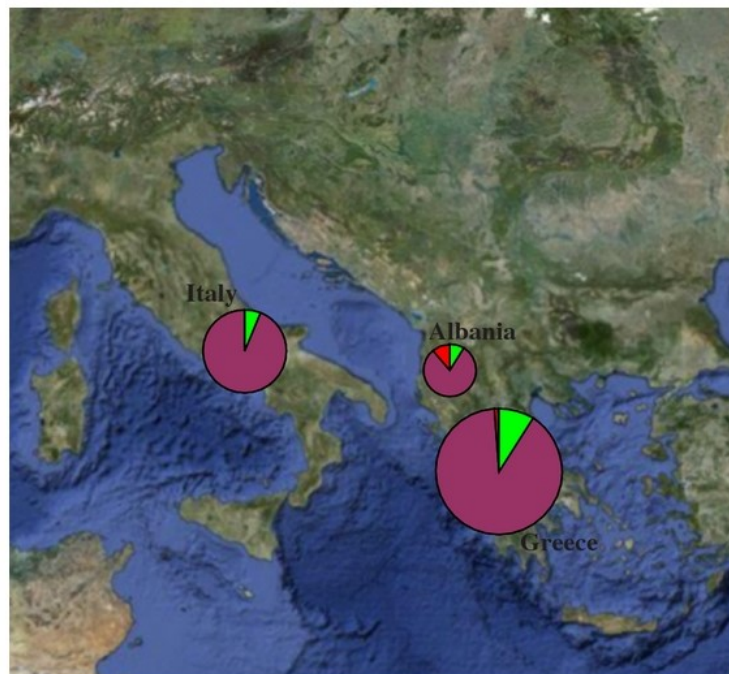


Fig. 39. Distribution géographique des haplogroupes de la chèvre, les cercles sont proportionnels au nombre d'échantillons (vert: haplogroupe A; violet: haplogroupe B; rouge: haplogroupe C) (Pariset et al. 2011:1651)

c. Porc

Les études génétiques basées sur les échantillons anciens de porc ont identifié deux haplogroupes majeurs nommés Y1 et Y2, originaires du Proche-Orient (Larson et al. 2007: 15277). Les données concernant l'haplogroupe Y1 se superposent à la route migratoire Nord passant par les Balkans plutôt que les routes côtières ou maritimes (Larson et al. 2007:

15278). Cette trajectoire semble identique à celle empruntée par l'engrain et par le blé amidonnier à la même époque (Larson et al. 2007: 15279). L'haplogroupe Y2, quant à lui, se retrouve en Corse et en Croatie et le lien est plus difficile à établir avec la néolithisation. Il y a un manque évident de données pour pouvoir établir un lien entre la Méditerranée et ces régions (Larson et al. 2007: 15279).

Interprétation générale

Analyses des données

Les données archéologiques du Néolithique témoignent principalement de contacts entre le Proche-Orient, les îles (Crète et Chypre) et le continent grec :

- L'architecture de Crète et de Chypre témoignent de contacts avec le Levant, tandis que celle de la Grèce indique à la fois une influence proche-orientale et des Balkans.
- Les figurines anthropomorphes chypriotes et grecques sont fort semblables à celles du Levant, tandis que certaines statuettes zoomorphes de Chypre rappellent également les représentations anatoliennes. Les figurines découvertes en Crète mettent en évidence l'existence de contacts avec les Cyclades.
- La présence d'obsidiennes, issues de Cappadoce, à Chypre et en Crète suggère des échanges entre l'Anatolie et ces deux régions. Chypre révèle également la présence d'obsidiennes originaires du site de Göllü Dag en Anatolie, tandis que la Grèce ne semble indiquer aucun lien ni avec l'Anatolie, ni avec le Levant.
- Les restes fauniques des îles mettent en évidence la présence d'espèces domestiques (mouton) associées à l'Anatolie, mais également des espèces sauvages (daim), importées par l'homme, originaires du Levant. La Grèce révèle des similitudes avec la Crète et l'Anatolie.
- Les restes archéobotaniques indiquent dans le cas de la Crète un lien manifeste avec l'Anatolie, via la présence de *Triticum Aestivum* (blé amidonnier) dans les deux régions, absent dans d'autres zones comme la Grèce ou Chypre. La Grèce met elle aussi en avant un lien avec l'Anatolie. Les restes végétaux de Chypre indiquent clairement un apport extérieur de certaines espèces végétales domestiques (blé, orge, épeautre) sans situer précisément leur origine. Les outils liés à l'agriculture découverts à Chypre suggèrent de façon cohérente une origine proche-orientale.

Il y a un manque d'informations dans les données archéologiques pour aller plus loin dans les analyses (Perlès 2008: 278). La colonisation maritime semble concerner les îles mais aussi le continent grec, ce qui n'entre pas en conflit avec la possibilité de foyers d'origines

multiples, comme semblent l'appuyer les données archéologiques (Perlès 2008: 279-80). Ceci pourrait expliquer les différences et les similitudes de la culture matérielle des régions considérées. Si l'on considère la voie de migration maritime plutôt que terrestre et les dangers qu'elle implique, cela a pu mener à une migration aux dimensions plus restreintes, ainsi qu'à un déséquilibre entre les sexes, les âges, ... qui conduirait à la perte de savoirs techniques ou de compétences. Cela pourrait expliquer les différences et similitudes de la culture matérielle, comme cela pourrait expliquer pourquoi certains aspects de cette culture subissent des réinventions techniques. On constate cet aspect à Knossos où la production de céramique est totalement innovante en termes de techniques et de styles (Isaakidou 2005: 65). Une autre interprétation envisageable est un changement volontaire de se distinguer de la culture matérielle originale. Ceci implique un changement conscient des pratiques socio-culturelles, qui peut conduire à des difficultés supplémentaires d'identification de liens entre des régions.

Les données génétiques sont malheureusement peu nombreuses au niveau des régions qui nous intéressent directement pour la période concernée en raison des conditions environnementales peu propices à la conservation de l'ADN. Néanmoins, des sources indirectes comme les populations néolithiques d'Europe Centrale (STA, LBK et LBKT) se sont avérées intéressantes à notre recherche. Les données ainsi récoltées viennent corroborer les interprétations archéologiques qui témoignent de contacts entre le Proche-Orient, les îles (Crète et Chypre) et le continent grec. Elles donnent également une indication de l'existence de migrations entre ces régions et pas uniquement d'échanges culturels.

Les résultats des analyses génétiques argumentent majoritairement en faveur de la diffusion mixte. Seuls quelques éléments n'ont pas pu appuyer l'existence de migrations au Néolithique, spécifiquement le gène de la lactase et l'haplogroupe R.

Le gène de la lactase ne permet pas de conclure sur les mouvements de populations entre le Mésolithique et le Néolithique. Néanmoins, comme développé dans le chapitre précédent, cela pourrait s'expliquer par le fait que la mutation n'avait pas encore eu lieu à cette époque et dans ces régions, rendant son absence non-significative.

L'haplogroupe R suggère dans certains cas une diffusion démique du Proche-Orient Mésolithique vers la Crète Néolithique. Mais, il indique également la possibilité d'une diffusion culturelle entre le Proche-Orient et l'Europe via les Balkans, illustrant la possibilité d'une diffusion différente selon les régions. Cela peut aussi s'interpréter par l'influence très

réduite de cette route migratoire durant le Néolithique au profit des autres routes, via les côtes méditerranéennes (Paschou et al. 2014: 9211).

Par ailleurs, les autres haplogroupes étudiés, notamment G et E du chromosome Y, révèlent la présence de discontinuités entre le Mésolithique et le Néolithique. Cela pourrait s'interpréter par l'existence de migrations à cette époque, suivant un gradient Sud-Est Nord-Ouest et plaidant en faveur de mouvements de populations issues du Proche-Orient vers les îles de Chypre et de Crète. Ils contribuent à renforcer l'interprétation d'une diffusion démique.

L'haplogroupe J du chromosome Y établit aussi un lien évident, d'une part entre la Crète et l'Anatolie, et d'autre part entre la Grèce, la Thessalie et la Macédoine. Ces données sont cohérentes avec l'identification des routes migratoires possibles reliant le Proche-Orient à l'Europe, via les côtes orientales ou via les Balkans (Paschou et al. 2014: 9211). Les bases de données modernes peuvent compléter les informations disponibles pour Chypre, qui peut potentiellement ainsi être relié à l'Anatolie au Néolithique (Hay 2009a:).

Quant aux haplogroupes mitochondriaux (HVS, N1a et H), ils conduisent tous à la conclusion qu'il y a bien eu des mouvements de populations au Néolithique assez importants pour que cela ait eu un impact sur le génome des civilisations. L'étude du segment hypervariable (HVS) indique que les populations insulaires ont une ascendance issue du Proche-Orient voire de l'Anatolie. Les haplogroupes N1a et H illustrent un afflux de pools génétiques différents au Néolithique, soulignant la possibilité de migrations de populations à cette époque. Ces résultats sont cohérents avec les conclusions de l'analyse du HVS.

Les données modernes d'ADN mitochondrial se sont, quant à elles, révélées en faveur de la diffusion culturelle comme le montre certaines études de Cavalli-Sforza (Cavalli-Sforza et al. 1997: 248), Richards (Richards et al. 2000: 1271), ou encore Barbujani (Chikhi et al. 2002: 11008). Ce qui contraste avec les données archéologiques et des résultats d'études d'ADN ancien qui témoignent d'une contribution importante du Proche-Orient au début de l'agriculture en Europe (Haak et al. 2010: 6-7) ou en tout cas d'une discontinuité entre le génome des chasseurs cueilleurs du Mésolithique et les premiers agriculteurs du Néolithique (Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2). Celle-ci est également mise en évidence par Bramanti en 2009 (Bramanti et al. 2009: 5). Cet aspect supporte l'hypothèse d'un flux génétique extérieur aux populations indigènes mésolithiques via des migrations au Néolithique. Cela montre bien

à quel point les interprétations basées sur l'ADN moderne, doivent être considérées avec prudence.

Les données génétiques anciennes mitochondriales et du chromosome Y confondues sont majoritairement en faveur de l'existence de mouvements de populations au Néolithique, mais pas forcément de façon absolue. On constate également qu'aucun haplogroupe mitochondrial ne conduit à la conclusion d'une diffusion culturelle, et que certains haplogroupes du chromosome Y ne corroborent pas totalement une diffusion démique. Ainsi, on peut supposer que les femmes et les hommes n'ont pas suivi les mêmes modèles de migrations au Néolithique.

Les données génétiques basées sur l'étude de la faune illustrent également un gradient Sud-Est Nord-Ouest, qui semble cohérent avec les résultats des analyses du génome humain. Le cas du bœuf n'apporte pas d'informations plus précises sur le déroulement et l'origine de ces mouvements. Par contre, l'analyse des caprinés, selon le marqueur, suggère un lien entre la Grèce et l'Anatolie. De fait, l'haplogroupe F n'indique pas de lien entre ces deux régions, contrairement à l'haplogroupe B. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que toutes les régions d'Anatolie n'ont pas participé aux mouvements de populations vers la Grèce. Pourtant, si l'on compare ces résultats aux autres données génétiques, peu d'arguments plaident en faveur de l'existence de migrations entre ces deux régions. Il est également plausible que seuls certains individus aient été concernés par la migration, ce qui pourrait expliquer pourquoi seuls certains haplogroupes semblent appuyer l'existence de déplacements de populations humaines.

Par ailleurs, au sein des sociétés humaines, les animaux sont davantage considérés comme un bien que comme une personne. Ils sont majoritairement dépendants de l'Homme en ce qui concerne leurs déplacements, spécifiquement ceux impliquant un nombre d'individus suffisamment important pour observer des changements au niveau du génome. Or, il est possible, qu'en tant que biens, les animaux aient fait l'objet de commerce sans qu'ils soient pour autant associés à des migrations humaines. Les données animales et végétales peuvent ainsi uniquement nous renseigner sur l'existence de contacts et d'échanges entre des régions sans pouvoir affirmer la présence de mouvements de populations humaines.

Interprétation des résultats

L'étude génétique des populations du Néolithique de l'Est de la Méditerranée n'a pas mis en évidence un mode unique de diffusion. La majorité des haplogroupes étudiés plaident en faveur d'une diffusion impliquant des mouvements de populations (démique ou mixte).

Néanmoins l'haplogroupe E met, quant à lui en avant, la possibilité que la diffusion soit un phénomène hétérogène. C'est-à-dire que l'ensemble de la diffusion Néolithique ne se déroule pas forcément de la même façon pour tous les individus dans toutes les régions. Par ailleurs, les haplogroupes peuvent potentiellement être associés à des groupes de populations différentes. Si on considère cet aspect, le fait que les divers haplogroupes suggèrent des interprétations différentes, peut indiquer d'une part, que des groupes distincts d'individus existent au sein d'une même région et d'autre part, que leurs comportements migratoires diffèrent entre eux. Si les haplogroupes étaient tous présents au sein des individus d'un même groupe, ils devraient théoriquement conduire aux mêmes résultats. Les conclusions différentes apportées par les haplogroupes E et J semblent plaider en faveur d'une non-uniformité des groupes d'individus au Néolithique.

Dès lors, des données supplémentaires au niveau de l'haplogroupe E sont nécessaires en Grèce Néolithique, afin de déterminer si le site de *Franchthi* peut être représentatif de l'ensemble de la Grèce ou s'il est réellement un cas particulier.

Suite au développement des nouvelles technologies et à l'amélioration de leurs performances, les analyses ont pu inclure de plus en plus les données de l'ADN nucléaire. Cela a permis d'étudier l'ensemble du génome codant, mais surtout offrir la possibilité d'étudier les lignées paternelles, difficilement accessibles auparavant, et plus uniquement maternelles. Les études antérieures à ce développement interprétaient de ce fait les mouvements de populations, uniquement sur base des données mitochondriales, issues des lignées maternelles.

Les comparaisons entre les résultats des deux lignées engendrent de nouvelles perspectives. En effet, les résultats ne sont pas identiques selon qu'on étudie les données mitochondriales ou du chromosome Y (Matisoo-Smith et al. 2012: 109 ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 2). Cela laisse envisager que l'histoire des populations est beaucoup plus complexe que ce que les premières données, basées uniquement sur l'ADN mitochondrial, laissaient envisager.

Les données issues de l'ADN mitochondrial sont univoques quant à l'existence de migrations importantes. Alors que dans les résultats issus du chromosome Y, certains marqueurs, comme l'haplogroupe E, sont moins unanimes sur ce point. Les hommes semblent ainsi moins sujets aux migrations que les femmes. Cela est tout à fait étonnant quand on parle de migrations importantes lors de l'expansion Néolithique, puisque cela implique que l'ensemble de la population n'était pas soumis aux mêmes lois de déplacements selon le sexe (ex. génétique).

Lors de la Néolithisation, un des changements majeurs a été la sédentarisation des populations. Les individus passent d'un statut de nomades et de chasseurs-cueilleurs à celui de sédentaires et d'agriculteurs. Selon qu'ils soient nomades ou sédentaires, un contrôle différent de l'espace a été opéré par les individus. Cela suppose également une appropriation du territoire, dont les ressources appartiennent aux occupants.

Ces modifications ont un impact sur l'organisation sociale des populations. Une certaine hiérarchie basée sur le contrôle des terres a pu se mettre en place petit à petit et changer les relations sociales entre les individus. Les résultats indiquant les déplacements majoritairement liés aux femmes pourraient s'interpréter par l'ascendance des hommes sur le territoire et donc leurs intérêts dans le fait de ne pas se déplacer pour conserver leurs biens et les transmettre à la descendance masculine. La société serait alors perçue comme patriarcale/patrilocale.

Selon les marqueurs utilisés dans les analyses la contribution néolithique aux populations ultérieures varie beaucoup (Lacan 2011: 28). En générale, les marqueurs mitochondriaux suggèrent une contribution de 15% (Paschou et al. 2014: 9211 ; Richards et al. 2000: 1271), de 66% pour les autosomes (Belle et al. 2006: 1600) et de 80% pour le chromosome Y (Balaresque et al. 2010: 6). Les données diffèrent fortement pour les femmes et les hommes peut-être en raison d'un manque de données brutes qui viendraient nuancer ces résultats. D'autre part, cela pourrait s'expliquer par des pratiques culturelles, par exemple, par un flux génétique mitochondrial extérieur important (les femmes se déplacent), tandis qu'il semble réduit pour le chromosome Y (les hommes restent sur place).

La situation serait différente avec une prise de pouvoir des femmes sur les ressources territoriales et le développement d'une société matriarcale/matrilocale.

Les deux modèles sont présents dans l'histoire, comme on peut le constater encore aujourd'hui dans certaines cultures.

Les données génétiques suggèrent une organisation patriarcale dans les îles et le continent grec. Cependant, la civilisation minoenne de l'âge du Bronze en Crète, originaire des premiers agriculteurs, est aujourd'hui de plus en plus considérée comme étant une société matriarcale. Cela peut paraître étonnant pour une culture issue de populations fondamentalement patriarcales. Récemment une ascendance fort proche entre la civilisation Mycénienne et Minoenne (Anatolie Occidentale) a été mise en évidence, alors qu'elles possèdent une organisation sociale différente : patriarcale pour les mycéniens, matriarcale pour les minoens (Lazaridis et al. 2017: 1). Des études génétiques approfondies au sein de ces civilisations pourraient venir argumenter ces constatations, notamment en ce qui concerne l'émergence d'une civilisation matriarcale en Crète.

Une autre interprétation des faits suggérerait la nature polygamiques de certaines sociétés patriarcales et pourrait expliquer que l'on constate davantage d'arguments en faveur de mouvements de populations chez les femmes que chez les hommes.

Une plus grande diversité des haplogroupes mitochondriaux au Néolithique que ceux du chromosome Y est constatée au sein des données du Néolithique (Hay 2009c ; Szécsényi-Nagy et al. 2015: 1). Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse d'une organisation sociale patrilocale qui implique un plus grand mouvement des femmes que des hommes. Si les femmes se déplacent, elles apportent un nouveau pool génétique au niveau mitochondrial dans une région, d'où la diversité. Celui-ci se mélange avec le pool génétique indigène, tandis que dans le cas des hommes, restant sur place, peu de mélanges vont se produire au niveau du chromosome Y. Même si des femmes étrangères migrent vers ces régions, cela n'aurait pas d'incidence sur le chromosome Y.

Conclusions et perspectives

Le cadre et les objectifs de l'étude consistaient à définir l'apport que peut fournir la génétique à une problématique archéologique. Ce travail a abordé la thématique des mouvements de populations au Néolithique dans l'Est de la Méditerranée et à leur confrontation avec les données génétiques.

L'étude s'est focalisée sur la période transitoire du Mésolithique au Néolithique, c'est-à-dire entre les chasseurs cueilleurs et les premiers agriculteurs. Cette transition est déterminante dans l'histoire humaine et la compréhension de l'évolution des populations.

Les principales conclusions de l'étude appliquée à cette période sont :

- La génétique comme l'archéologie témoignent de mouvements de populations au Néolithique. L'influence du Proche-Orient est précisée dans presque tous les domaines, que ce soit les données archéologiques ou les haplogroupes étudiés. Ces données ont conclu à une diffusion Sud-Est Nord-Ouest du Néolithique, suivant un modèle hétérogène de diffusion, principalement démique. Les îles de Crète et de Chypre attestent une origine levantine ou anatolienne de leur culture. La Grèce met, quant à elle, en avant une influence proche-orientale et des Balkans. Ces interprétations correspondent aux routes migratoires terrestres et maritimes potentielles reliant le Proche-Orient à l'Europe.
- La différence claire entre les génomes des chasseurs-cueilleurs et des premiers agriculteurs semble en faveur du modèle de la diffusion démique lors de l'expansion Néolithique.
- L'étude d'ADN ancien semble, selon les marqueurs, indiquer un apport massif de nouveau pool génétique à partir du Néolithique. Cela est cohérent avec des migrations se produisant entre le Mésolithique et le Néolithique. Ces résultats privilégient le modèle de diffusion démique voire mixte au cours de l'expansion Néolithique.
- L'haplogroupe E met également en avant, suivant le site de *Franchthi*, que le modèle de diffusion du Néolithique n'est pas un processus homogène. C'est-à-

dire que l'ensemble de la diffusion Néolithique ne s'est pas déroulée de la même façon pour tous les groupes d'individus d'une même région.

- L'ensemble des données génétiques suggère un mode d'organisation des sociétés néolithiques fondé sur un pouvoir patriarcal, illustré par l'ADNmt qui montre davantage de preuves de mouvements que le chromosome Y.
 - Les bases de données modernes doivent être considérées avec précaution. Elles doivent être confrontées avec les résultats des analyses de bases de données anciennes et archéologiques afin de pouvoir être significatives dans les interprétations générales.
- La génétique permet d'établir de nouveaux marqueurs temporels (haplogroupes caractéristiques du Néolithique du Sud-Est de la Méditerranée) décryptant les évolutions et changements au sein de populations déterminées. Ces marqueurs doivent être choisis en raison de leur invariance ou des variations au sein des populations. En établissant des hypothèses de travail précises, elles conduisent à un résultat objectif et factuel permettant soit de corroborer les interprétations issues de l'archéologie classique, soit de découvrir de nouvelles perspectives en répondant à des questions auxquelles l'archéologie classique ne pourrait pas répondre ou seulement de façon partielle. Elle a par exemple permis de confirmer des mouvements de populations depuis le Proche-Orient vers l'Égée, d'approcher des pratiques culturelles des populations du Néolithique dans les régions ciblées, notamment le statut particulier des animaux domestiques, et d'identifier le fonctionnement fondamental de ces sociétés, basé sur une hiérarchie masculine.
- L'approche génétique permet aussi de rencontrer les événements marquants du développement et de l'évolution des populations humaines.

Quant aux perspectives de l'étude,

- Au-delà du cas spécifique étudié, l'étude réalisée dans le cadre de ce mémoire a permis de montrer l'existence de passerelles entre des domaines différents de la Génétique et de l'Archéologie. La convergence de ces domaines constitue une nouvelle source d'informations pour les études des données archéologiques. Il serait intéressant que dans les recherches archéologiques futures, une attention toute

particulière soit portée sur le matériel potentiellement utilisable pour des analyses génétiques.

- La plus grande accessibilité, la plus grande performance et le moindre coût des outils de génétique, la vulgarisation et l'approfondissement des concepts constituent des facteurs clés pour le développement du champ de la génétique appliquée à l'archéologie.
- La génétique et l'horloge moléculaire sont promises à un avenir très riche et encore à développer. Elles exigent des compétences transversales de nature scientifique et archéologiques qui sont encore difficiles à rassembler, en témoignent les découvertes et recherches encore très récentes.
- Des nouvelles méthodologies pourraient être pensées, combinant à la fois des outils technologiques de pointe, des études archéologiques de savoir et des modèles statistiques adaptés. Un nouveau domaine d'étude et de formation pourraient être initié en se basant sur les derniers états de connaissances et de la technologie favorisant un meilleur alignement des champs d'études archéologiques classiques et nouveaux issus de la génétique et de la statistique.
- De nouveaux champs d'investigation pourraient être envisagés en développant une collection de nouvelles données permettant d'enrichir les bases de données anciennes. De nouveaux modèles statistiques permettraient de tester les hypothèses les plus probables qui pourraient ensuite être complétées par l'analyse de données archéologiques. Plus les bases de données anciennes seront enrichies plus le champ des questions pourra être élargi et comparé avec d'autres régions, d'autres populations, d'autres époques.
- L'approche génétique permet par complémentarité d'élargir les approches archéologiques classiques et de s'inscrire dans un faisceau sémantique d'analyses et de méthodes. Prise isolément, l'approche génétique ne pourrait pas contribuer de la même façon car elle trouve un enrichissement à être rattachée à des données et des interprétations archéologiques. Réciproquement, les données archéologiques pourront bénéficier de l'apport génétique moléculaire en affirmant ou infirmant les conclusions interprétatives archéologiques. Il y a un effet de réciprocité qui mérite d'être souligné.

- Finalement, la cohérence entre les différentes approches (archéologique et génétique) est essentielle pour inférer des interprétations et aboutir à des conclusions pertinentes.

Difficultés rencontrées

Le manque de données concernant les régions ciblées pour la période du Néolithique, tant au niveau archéologique que génétique, a été la difficulté principale de cette recherche. Les découvertes et analyses futures sont donc essentielles pour approfondir les interprétations. Le manque de convention universelle au sein des données génétiques a aussi été une source de confusion qu'une uniformisation de la part des chercheurs pourrait éviter. Ceci met en évidence l'importance de concevoir et de standardiser des banques de données reprenant un nombre d'échantillons suffisant pour être représentatif d'une période dans une région donnée.

Par ailleurs, l'ensemble des domaines n'a pas pu être traité de manière exhaustive, par exemple l'étude céramologique, ce qui mériterait d'être réalisé dans le futur.

De plus, au cours des recherches, il m'a semblé évident que certains cours dispensés à l'UCL, comme des cours de Phylogénie et de Statistique, auraient été intéressants pour faciliter la compréhension des articles et des méthodes employées.

Lexique

- **Adénine** : nom de l'une des quatre bases azotées constituant l'ADN. Elle est complémentaire de la thymine.
- **ADN ou acide désoxyribonucléique** : macromolécule double brin enroulée en hélice constituée de *nucléotides* complémentaires deux à deux positionnées dans un ordre bien précis. Elle est présente dans le noyau des cellules *eucaryotes*, dans les cellules procaryotes (sans noyau), dans les *mitochondries* ainsi que dans les chloroplastes. Elle est à la base de processus biologiques aboutissant à la production de *protéines*, elle détient ainsi l'ensemble des informations nécessaires au développement et au fonctionnement d'une cellule et de l'organisme auquel celle-ci appartient. Elle constitue ce qu'on appelle couramment le patrimoine génétique ou héréditaire.
- **Allèle** : forme (séquence différente de nucléotides) que peut prendre un *gène*.
- **Arbres phylogénétiques** : représentation schématique en forme d'« arbre » ou de « buissons » qui permet de mettre en évidence les liens de parenté entre espèces ou entre *taxons*. Ils sont constitués de branches, qui symbolisent l'évolution des espèces, et de nœuds, qui désignent leurs ancêtres communs. Plus les branches sont divergentes plus l'ancêtre commun est lointain, Il contient également souvent chacune des innovations apparues successivement.
- **Autosomes** : chromosome homologue ayant la même structure.
- **Chromosome** : structure condensée (bâtonnet) que prend la molécule d'ADN lorsque la cellule se divise ou se multiplie. Ils sont en nombre différent selon les espèces et sont organisés sous forme de paires, par exemple l'être humain en possède 23 paires dans le noyau de chacune de ses cellules. Dans chaque paire, un chromosome provient de la mère et l'autre du père de l'individu. La transmission est donc mendélienne. Chacun des chromosomes a une forme différente.

- **Cytosine** : nom de l'une des quatre bases azotées constituant l'ADN. Elle est complémentaire de la *guanine*.
- **Diploïdes** : ce dit des cellules qui contiennent des paires de chromosomes homologues, l'un venant du père de l'individu, l'autre de la mère.
- Elles peuvent survenir spontanément lors de la division cellulaire ou être provoquées par des facteurs environnementaux.
- **Eucaryote** : Organisme qui est constitué de cellules qui possèdent un noyau.
- **Exon** : partie codante d'un *gène*
- **Gène** : fragment d'ADN (portion de chromosome), qui contient notamment la séquence codant pour une *protéine* spécifique ou un acide nucléique. En l'absence de *mutation*, le gène est situé au même endroit sur le chromosome de chaque individu d'une espèce donnée. Il existe souvent plusieurs allèles différents pour un même gène. Les gènes eucaryotes sont constitués d'une alternance d'*exons* et d'*introns*, commençant et finissant par un *exon*.
- **Génome** : ensemble de l'ADN d'un organisme.
- **Guanine** : nom de l'une des quatre bases azotées constituant l'ADN. Elle est complémentaire de la *cytosine*.
- **Haplogroupes** : ensemble d'*haplotypes*. La plupart des études utilise une nomenclature qui a été définie une première fois en 2002 par le Y Chromosome Consortium (YCC). Cet arbre comprend 15 haplogroupes majeurs (A, B, C, D, E, G, H, I, J, L, M, N, O, Q et R). Chaque sous-haplogroupe est nommé par le nom de son haplogroupe plus un numéro de sous-branche (exemple R1). Puis les sous-haplogroupes des sous-haplogroupes sont nommés avec la dénomination de son haplogroupe parent plus une lettre minuscule (exemple R1b) et ainsi de suite en alternant lettres et chiffres. On peut réaliser des arbres « phylogénétique » dans lesquels figurent les haplogroupes plutôt que les taxons.

- **Haploïdes** : ce dit des cellules qui ne contiennent qu'un seul chromosome par paire.
- **haplotype** : ensemble de gènes génétiquement liés sur un même chromosome et donc transmis ensemble ou non transmis à la génération suivante.
- **Hétérosomes** : chromosome homologue mais de structure différente. Les chromosomes sexuels, XY chez l'homme sont des hétérosomes.
- **Intron** : partie non codante d'un *gène*.
- **L'ADN mitochondrial (ADNmt)** : molécule d'ADN circulaire contenue dans les *mitochondries* (organites qui produisent l'énergie cellulaire). L'ADNmt est distinct de l'ADN nucléaire contenu dans le noyau. La transmission de cet ADN est généralement dite non *mendélienne* car il est transmis uniquement par la mère.
- **Locus** : emplacement fixe occupé par un gène sur un chromosome.
- **Méiose** : mécanisme lié à la production de gamètes. Il comporte deux phases, la première est réductionnelle c'est-à-dire qu'elle transforme la cellule diploïde de départ en deux cellules haploïdes.
- **Mitochondries** : petites unités fonctionnelles (organite) contenues dans le cytoplasme des cellules qui produisent l'énergie nécessaire au fonctionnement de la cellule.
- **Mitose** : mécanisme de multiplication cellulaire se déroulant conventionnellement en quatre étape : la prophase, la métaphase, l'anaphase et la télophase.
- **Mutation** : Une mutation génétique consiste en une modification de la séquence d'ADN d'un gène et donc de la protéine codée par ce gène. Ceci peut induire une modification plus ou moins importante dans les caractéristiques de l'organisme.
- **Nucléotides** : molécule organique qui est l'élément de base d'un acide nucléique tel que par exemple l'ADN. Il est composé d'une base nucléique ou base azotée, d'un sucre, et de groupements phosphate.

- **Protéines** : macromolécules constituées d'acides aminés placés dans un ordre bien déterminé suivant le plan indiqué par le *gène* qui code pour elle. Elles jouent un rôle important dans de nombreuses fonctions vitales. Toute erreur dans leur constitution peut modifier le fonctionnement, la constitution ou l'apparence de l'organisme.
- **Séquençage du génome** : Enumération de la succession des bases d'un brin d'ADN. Les bases des *nucléotides* sont en effet, complémentaires deux à deux, *Adénine* avec *Thymine* et *Cytosine* avec *Guanine*, ce qui permet de décrire une molécule d'ADN en énumérant uniquement la liste des bases d'un des deux brins de l'échelle. Cette détermination est d'autant plus difficile que le génome étudié est grand et riche en séquences répétées. Pour ce qui est de l'Homme, la première séquence du génome humain fut disponible en avril 2003, à quelques « trous » près.
- **Taxon** : Un taxon est un groupe d'organismes vivants, par exemple une espèce, qui ont un ancêtre commun et donc des caractéristiques communes.
- **Thymine** : nom de l'une des quatre bases azotées constituant l'ADN. Elle est complémentaire de *l'adénine*.
- **Transmission mendélienne** : transmission des caractères héréditaires suivant les lois de Mendel.

Bibliographie

ABOUKHALID R. (2013). "Caractérisation anthropo-génétique d'un échantillon de la population marocaine en utilisant les marqueurs uni-parentaux (Chromosome Y et ADN mitochondrial)".

ASTRUC L. and BRIOIS F. (2017). "L'outillage de pierre taillée à Chypre du Xe au milieu du VI^e millénaire avant notre ère : une évocation". *Nouvelles données sur les débuts du Néolithique à Chypre*, J.-D. VIGNE, F. BRIOIS AND M. TENGBERG, Paris

BALARESQUE P., BOWDEN G. R., ADAMS S. M., LEUNG H.-Y., KING T. E., ROSSER Z. H., GOODWIN J., MOISAN J.-P., RICHARD C. and MILLWARD A. (2010). "A predominantly neolithic origin for European paternal lineages", *PLoS biology*, **8**(1): e1000285.

BARDEL C. (2005). *Mise en évidence de facteurs génétiques de risque en utilisant des phylogénies d'haplotypes*, Thèse de Doctorat, Ph. D. thesis, Université Paris VI.

BARRÈRE J. (2009). "ADN nucléaire et ADN mitochondrial." Retrieved 14/08/2017, 21/01/2009, from <http://accs.ens-lyon.fr/biotic/genetic/adn/html/adnmito.htm>.

BELLE E. M., LANDRY P.-A. and BARBUJANI G. (2006). "Origins and evolution of the Europeans' genome: evidence from multiple microsatellite loci", *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**(1594): 1595-1602.

BERSAGLIERI T., SABETI P. C., PATTERSON N., VANDERPLOEG T., SCHAFFNER S. F., DRAKE J. A., RHODES M., REICH D. E. and HIRSCHHORN J. N. (2004). "Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene", *The American Journal of Human Genetics*, **74**(6): 1111-1120.

BOLLONGINO R., BURGER J., POWELL A., MASHKOUR M., VIGNE J.-D. and THOMAS M. G. (2012). "Modern taurine cattle descended from small number of Near-Eastern founders", *Molecular biology and evolution*: mss092.

BRAMANTI B., THOMAS M. G., HAAK W., UNTERLÄNDER M., JORES P., TAMBETS K., ANTANAITIS-JACOBS I., HAIDLE M. N., JANKAUSKAS R. and KIND C.-J. (2009). "Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers", *science*, **326**(5949): 137-140.

BRANIGAN K. (1971). "Cycladic Figurines and Their Derivatives in Crete", *The Annual of the British School at Athens*, **66**: 57-78.

BRIOIS F., GUILAINE J. and GRATUZE B. (1997). "Obsidiennes du site néolithique précéramique de Shillourokambos (Chypre)", *Paléorient*: 95-112.

BROMHAM L. and PENNY D. (2003). "The modern molecular clock", *Nature Reviews Genetics*, **4**(3): 216-224.

BROODBANK C. (1999). "Colonization and Configuration in the Insular Neolithic of the Aegean". *Neolithic Society in Greece (Sheffield Studies in Archaeology, 2)*, P. HALSTEAD, Sheffield: 15-41.

- BROODBANK C. (2008). "Long after hippos, well before palaces: the culture and contexts of Neolithic Crete", Oxbow.
- BROODBANK C. and STRASSER T. F. (1991). "Migrant farmers and the Neolithic colonization of Crete", *Antiquity*, **65**(247): 233-245.
- BURGER J., KIRCHNER M., BRAMANTI B., HAAK W. and THOMAS M. G. (2007). "Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**(10): 3736-3741.
- CAVALLI-SFORZA L. and MINCH E. (1997). "Paleolithic and Neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool", *American journal of human genetics*, **61**(1): 247.
- CHAVANE M.-J. (1980). "L'os et l'ivoire à Chypre de l'époque néolithique à l'époque classique", *Travaux de la Maison de l'Orient*, **1**(1): 19-40.
- CHIKHI L., NICHOLS R. A., BARBUJANI G. and BEAUMONT M. A. (2002). "Y genetic data support the Neolithic demic diffusion model", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**(17): 11008-11013.
- CHILDE G., CHILDE V. G. and FURON R. (1963). *De la préhistoire à l'histoire*, Gallimard.
- COELHO M., LUISELLI D., BERTORELLE G., LOPES A. I., SEIXAS S., DESTRO-BISOL G. and ROCHA J. (2005). "Microsatellite variation and evolution of human lactase persistence", *Human genetics*, **117**(4): 329-339.
- COLLEDGE S. and CONOLLY J. (2007). "A review and synthesis of the evidence for the origins of farming on Cyprus and Crete", *The origins and spread of domestic plants in Southwest Asia and Europe*: 53-74.
- COLLEDGE S., CONOLLY J., SHENNAN S., BELLWOOD P., BOUBY L., HANSEN J., HARRIS D., KOTSAKIS K., ZDOAN M. and PELTENBURG E. (2004). "Archaeobotanical Evidence for the Spread of Farming in the Eastern Mediterranean 1", *Current anthropology*, **45**(S4): S35-S58.
- COOPER G. M. (1999). *La cellule: une approche moléculaire*, De Boeck Supérieur.
- DABNEY J., KNAPP M., GLOCKE I., GANSAUGE M.-T., WEIHMANN A., NICKEL B., VALDIOSERA C., GARCÍA N., PÄÄBO S. and ARSUAGA J.-L. (2013). "Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**(39): 15758-15763.
- DAGORN C. (s. d.). "L'amplification de fragments d'ADN in Vitro : la PCR." Retrieved 15/03/2017, s. d. , from <http://www.gnis-pedagogie.org/biotechnologie-biologie-amplification-fragment-adn.html>.
- DEBRUYNE R. and BARRIEL V. (2006). "Évolution biologique et ADN ancien", *médecine/sciences*, **22**(5): 502-506.
- DELHON C. (2001). "L'analyse phytolithique: un nouvel outil pour l'étude des paléoenvironnements", *Revue d'archéométrie*, **25**(1): 53-63.
- DEMOULE J.-P. (2017). *La révolution néolithique*, Le Pommier.

- DEMOULE J.-P. and PERLÈS C. (1993). "The Greek Neolithic: a new review", *Journal of World Prehistory*, 7(4): 355-416.
- DIKAIOS P. (1936). "La Civilisation néolithique dans l'île de Chypre", *Syria*: 356-364.
- DOUKA K., EFSTRATIOU N., HALD M. M., HENRIKSEN P. S. and KARETSOU A. (2017). "Dating Knossos and the arrival of the earliest Neolithic in the southern Aegean", *antiquity*, 91(356): 304-321.
- DOUZERY E. J., DELSUC F. and PHILIPPE H. (2006). "Les datations moléculaires à l'heure de la génomique", *médecine/sciences*, 22(4): 374-380.
- EDWARDS C. J., BOLLONGINO R., SCHEU A., CHAMBERLAIN A., TRESSET A., VIGNE J.-D., BAIRD J. F., LARSON G., HO S. Y. and HEUPINK T. H. (2007). "Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs", *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1616): 1377-1385.
- ESTES R. (2014). "Snps and Strs." Retrieved 14/08/2017, Avril 2014, from <http://www.southbalticmodalhaplotype.org/SnpsAndStrs/>.
- EVANS J. (1994). *The early millennia: continuity and change in a farming settlement, Knossos: A Labyrinth of History: Papers Presented in Honour of Sinclair Hood*, British School at Athens.
- GONZY G. (s. d.). "Les mécanismes de recombinaison." Retrieved 12/08/2017, from <http://gec.sdv.univ-paris-diderot.fr/genetique/chapitre8.html>.
- GUILAINE J. (2008). *Les racines de la Méditerranée et de l'Europe*, Fayard.
- GUILAINE J., BRIOIS F., VIGNE J.-D., CARRÈRE I., DE CHAZELLES C.-A., COLLONGE J., GAZZAL H., GÉRARD P., HAYE L. and MANEN C. (2002). "L'habitat néolithique pré-céramique de Shillourokambos (Parekklisha, Chypre)", *Bulletin de correspondance hellénique*, 126(2): 590-597.
- GUILAINE J., BRIOIS F., VIGNE J.-D., PERRIN T., BÉLIEZ Y., CARRÈRE I., GÉRARD P. and REMICOURT M. (2004). "Shillourokambos (Parekklisha). L'établissement néolithique pré-céramique", *Bulletin de correspondance hellénique*, 128(21): 1006-1021.
- GUILAINE J. and LE BRUN A. (2003). "Le Néolithique de Chypre: actes du colloque international organisé par le Département des Antiquités de Chypre et l'École Française d'Athènes, Nicosie 17-19 mai 2001", *Bulletin de Correspondance Hellénique*.
- HAAK W., BALANOVSKY O., SANCHEZ J. J., KOSHEL S., ZAPOROZHCHENKO V., ADLER C. J., DER SARKISSIAN C. S., BRANDT G., SCHWARZ C. and NICKLISCH N. (2010). "Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities", *PLoS Biol*, 8(11): e1000536.
- HAY M. (2009a, Mai 2017). "Haplogroup J2 (Y-DNA)." Retrieved 14/08/2017, from http://www.eupedia.com/europe/Haplogroup_J2_Y-DNA.shtml.

HAY M. (2009b, janvier 2014). "Maps of Neolithic & Bronze Age migrations around Europe." Retrieved 14/08/2017, from http://www.eupedia.com/europe/neolithic_europe_map.shtml#.

HAY M. (2009c, janvier 2014). "Origine, répartition, âge et relation ethnique des haplogroupes européens." Retrieved 14/08/2017, from http://www.eupedia.com/europe/origines_haplogroupes_europe.shtml

HAY M. (2009d, janvier 2014). "Origins and history of Haplogroup R1b (Y-DNA)." Retrieved 19/07/2017, from http://www.eupedia.com/europe/Haplogroupe_R1b_ADN-Y.shtml.

HAY M. (2009e, avril 2017). "Origins and history of Haplogroup T (Y-DNA)." Retrieved 19/07/2017, from http://www.eupedia.com/europe/Haplogroupe_T_ADN-Y.shtml.

HOFMANOVÁ Z., KREUTZER S., HELLENTHAL G., SELL C., DIEKMANN Y., DÍEZ-DEL-MOLINO D., VAN DORP L., LÓPEZ S., KOUSATHANAS A., LINK V., KIRSANOW K., CASSIDY L. M., MARTINIANO R., STROBEL M., SCHEU A., KOTSAKIS K., HALSTEAD P., TRIANTAPHYLLOU S., KYPARISSI-APOSTOLIKA N., UREM-KOTSOU D., ZIOTA C., ADAKTYLOU F., GOPALAN S., BOBO D. M., WINKELBACH L., BLÖCHER J., UNTERLÄNDER M., LEUENBERGER C., ÇILINGIROĞLU Ç., HOREJS B., GERRITSEN F., SHENNAN S. J., BRADLEY D. G., CURRAT M., VEERAMAH K. R., WEGMANN D., THOMAS M. G., PAPAGEORGOPOULOU C. and BURGER J. (2016). "Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**(25): 6886-6891.

ISAAKIDOU V. (2005). *Bones from the labyrinth: Faunal evidence for management and consumption of animals at Neolithic and Bronze Age Knossos, Crete*, Thèse de Doctorat, University of London.

ITAN Y., POWELL A., BEAUMONT M. A., BURGER J. and THOMAS M. G. (2009). "The origins of lactase persistence in Europe", *PLoS computational biology*, **5**(8): e1000491.

KING R., ÖZCAN S., CARTER T., KALFOĞLU E., ATASOY S., TRIANTAPHYLLOU C., KOUVATSI A., LIN A., CHOW C. E. and ZHIVOTOVSKY L. (2008). "Differential Y-chromosome Anatolian Influences on the Greek and Cretan Neolithic", *Annals of human genetics*, **72**(2): 205-214.

LACAN M. (2011). *La Néolithisation du bassin méditerranéen : Apports de l'ADN ancien*, Thèse de Doctorat, Toulouse.

LACAN M., KEYSER C., RICAUT F.-X., BRUCATO N., DURANTHON F., GUILAINE J., CRUBÉZY E. and LUDES B. (2011). "Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(24): 9788-9791.

LARSON G., ALBARELLA U., DOBNEY K., ROWLEY-CONWY P., SCHIBLER J., TRESSET A., VIGNE J.-D., EDWARDS C. J., SCHLUMBAUM A., DINU A., BĂLĂȚESCU A., DOLMAN G., TAGLIACOZZO A., MANASERYAN N., MIRACLE P., VAN WIJNGAARDEN-BAKKER L., MASSETI M., BRADLEY D. G. and COOPER A. (2007). "Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**(39): 15276-15281.

LAZARIDIS I., MITTNIK A., PATTERSON N., MALLICK S., ROHLAND N., PFRENGLE S., FURTWÄNGLER A., PELTZER A., POSTH C., VASILAKIS A., MCGEORGE P. J. P., KONSOLAKI-

YANNOPOULOU E., KORRES G., MARTLEW H., MICHALODIMITRAKIS M., ÖZSAIT M., ÖZSAIT N., PAPANATHASIOU A., RICHARDS M., ROODENBERG S. A., TZEDAKIS Y., ARNOTT R., FERNANDES D. M., HUGHEY J. R., LOTAKIS D. M., NAVAS P. A., MANIATIS Y., STAMATOYANNOPOULOS J. A., STEWARDSON K., STOCKHAMMER P., PINHASI R., REICH D., KRAUSE J. and STAMATOYANNOPOULOS G. (2017). "Genetic origins of the Minoans and Mycenaeans", *Nature*, **advance online publication**.

LE BRUN A. (Mars 2001). "Le néolithique de Chypre." Retrieved 13/08/2017, from https://www.clio.fr/BIBLIOTHEQUE/le_neolithique_de_chypre.asp.

LE FOL E. (2013). "La place de l'homme dans le groupe des vertébrés." Retrieved 14/08/2017, Mai 2013, from http://www.svt-monde.org/IMG/png/place_de_l_homme_dans_le_grp_des_vertébres-2.png.

MARINVAL P. (1986). "III. Analyse paléocarpologique d'une empreinte", *Gallia préhistoire*, **29**(1): 191-191.

MATISOO-SMITH L. and HORSBURGH K. A. (2012). *DNA for Archaeologists*, Left Coast Press.

MCCRACKEN R. D. (1971). "Lactase deficiency: an example of dietary evolution", *Current Anthropology*, **12**(4/5): 479-517.

MCINTOSH S. K. and SCHEINFELDT L. B. (2012). "It's getting better all the time: Comparative perspectives from Oceania and West Africa on genetic analysis and archaeology", *African Archaeological Review*, **29**(2-3): 131-170.

MÉNIEL P. and CHAIX L. (2001). *Archéozoologie. Les animaux et l'archéologie*. Paris, France, Errance.

MÜLLER S. and GÖLLNER-HEIBÜLT H. (2012). "Genetic fingerprinting: a look inside", *Science in School*, **22**: 49-56.

MURRAY M. (2003). "The Plant Remains. 59-71 in The colonisation and settlement of Cyprus: investigations at Kissonerga-Mylouthkia, 1976-1996, edited by Edgar J. Peltenburg. Lemba Archaeological Project Cyprus, Vol. III. 1", *Studies in Mediterranean Archaeology*, **70**: 4.

NADERI S., REZAEI H.-R., POMPANON F., BLUM M. G. B., NEGRINI R., NAGHASH H.-R., BALKIZ Ö., MASHKOUR M., GAGGIOTTI O. E., AJMONE-MARSAN P., KENCE A., VIGNE J.-D. and TABERLET P. (2008). "The goat domestication process inferred from large-scale mitochondrial DNA analysis of wild and domestic individuals", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**(46): 17659-17664.

OMRAK A., GÜNTHER T., VALDIOSERA C., SVENSSON E. M., MALMSTRÖM H., KIESEWETTER H., AYLWARD W., STORÅ J., JAKOBSSON M. and GÖTHERSTRÖM A. (2016). "Genomic evidence establishes Anatolia as the source of the European Neolithic gene pool", *Current Biology*, **26**(2): 270-275.

ORLANDO L. and HANNI C. (2000). "Du nouveau pour l'ADN ancien", *Société Française de Génétique*, **16**.

PALA M., OLIVIERI A., ACHILLI A., ACCETTURO M., METSPALU E., REIDLA M., TAMM E., KARMIN M., REISBERG T. and KASHANI B. H. (2012). "Mitochondrial DNA signals of late

glacial recolonization of Europe from near eastern refugia", *The American journal of human genetics*, **90**(5): 915-924.

PAPATHANASSOPOULOS G. and GOULANDRÉ H. N. (1996). *Neolithic culture in Greece*, Nicholas P. Goulandris Foundation.

PARISET L., MARIOTTI M., GARGANI M., JOOST S., NEGRINI R., PEREZ T., BRUFORD M., AJMONE MARSAN P. and VALENTINI A. (2011). "Genetic diversity of sheep breeds from Albania, Greece, and Italy assessed by mitochondrial DNA and nuclear polymorphisms (SNPs)", *The Scientific World Journal*, **11**: 1641-1659.

PASCHOU P., DRINEAS P., YANNAKI E., RAZOU A., KANAKI K., TSETOS F., PADMANABHUNI S. S., MICHALODIMITRAKIS M., RENDA M. C., PAVLOVIC S., ANAGNOSTOPOULOS A., STAMATOYANNOPOULOS J. A., KIDD K. K. and STAMATOYANNOPOULOS G. (2014). "Maritime route of colonization of Europe", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**(25): 9211-9216.

PELTENBURG E. J. and WASSE A. (2001). *Neolithic revolution: new perspectives on Southwest Asia in light of recent discoveries on Cyprus*, Council for British Res.

PERLÈS C. (1990). "L'outillage de pierre taillée néolithique en Grèce : approvisionnement et exploitation des matières premières", *Bulletin de correspondance hellénique*: 1-42.

PERLÈS C. (2001). *The Early Neolithic in Greece. The First Farming Communities in Europe*. Cambridge.

PERLÈS C. (2008). *Grèce et Balkans: deux voies de pénétration distinctes en Europe*, La révolution néolithique dans le monde, Actes du colloque de la Cité des sciences et de l'industrie, Paris.

PERRON K. and LINDER P. (s. d.). "Extraction d'ADN." Retrieved 14/08/2017, from http://bioutils.unige.ch/experiences/exp_extract_adn.php.

PERROT J. (2003). "Chypre au regard du Proche-Orient", *Bulletin de correspondance hellénique*: 389-396.

RAVEN P., JOHNSON G., LOSOS J. and SINGER S. (2007). *Biologie. de Boeck*, Bruxelles.

RENFREW C. (2001). "From molecular genetics to archaeogenetics", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**(9): 4830-4832.

RICHARDS M., MACAULAY V., HICKEY E., VEGA E., SYKES B., GUIDA V., RENGO C., SELLITTO D., CRUCIANI F. and KIVISILD T. (2000). "Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool", *The American Journal of Human Genetics*, **67**(5): 1251-1276.

RINDOS D. (1984). *The origins of agriculture: an evolutionary perspective*, Academic Press.

ROLDAN D. L. (2011). *Détection de QTL: interaction entre dispositif expérimental et méthodes statistiques*, Thèse de Doctorat, Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier.

- SANGER F., NICKLEN S. and COULSON A. R. (1977). "DNA sequencing with chain-terminating inhibitors", *Proceedings of the national academy of sciences*, **74**(12): 5463-5467.
- SCHEU A. (2017). "Neolithic animal domestication as seen from ancient DNA", *Quaternary International*.
- SIMMONS A. (2011). *Re-writing the colonisation of Cyprus: tales of hippo hunters and cow herders*, na.
- SIMONI L., CALAFELL F., PETTENER D., BERTRANPETIT J. and BARBUJANI G. (2000). "Geographic patterns of mtDNA diversity in Europe", *The American Journal of Human Genetics*, **66**(1): 262-278.
- STORDEUR D. (2003). *De la Vallee de l'Euphrate a Chypre? A la recherche d'indices de relations au neolithique*, Bulletin de Correspondance Hellenique.
- SZÉCSÉNYI-NAGY A., BRANDT G., HAAK W., KEERL V., JAKUCS J., MÖLLER-RIEKER S., KÖHLER K., MENDE B. G., OROSS K., MARTON T., OSZTÁS A., KISS V., FECHER M., PÁLFI G., MOLNÁR E., SEBŐK K., CZENE A., PALUCH T., ŠLAUS M., NOVAK M., PEČINA-ŠLAUS N., ÓSZ B., VOICSEK V., SOMOGYI K., TÓTH G., KROMER B., BÁNFFY E. and ALT K. W. (2015). "Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**(1805).
- UNIVERSITÉ-PIERRE-ET-MARIE-CURRIE. (s. d.). "Origine des polymorphismes : SNP." Retrieved 14/08/2017, from http://www.edu.upmc.fr/sdv/masselot_05001/polymorphisme/snp.html.
- VIGNE J.-D., BRIOIS F., ZAZZO A., WILLCOX G., CUCCHI T., THIÉBAULT S., CARRÈRE I., FRANEL Y., TOUQUET R., MARTIN C., MOREAU C., COMBY C. and GUILAINE J. (2012). "First wave of cultivators spread to Cyprus at least 10,600 y ago", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(22): 8445-8449.
- VIGNE J.-D., CARRERE I. and GUILAINE J. (2003). "Unstable status of early domestic ungulates in the Near East: The example of Shillourokambos (Cyprus, IXth-VIIIth millennia cal. BC)", *BULLETIN DE CORRESPONDANCE HELLENIQUE-SUPPLEMENT-*: 239-252.
- VOSKARIDES K., MAZIÈRES S., HADJIPANAGI D., DI CRISTOFARO J., IGNATIOU A., STEFANOU C., KING R. J., UNDERHILL P. A., CHIARONI J. and DELTAS C. (2016). "Y-chromosome phylogeographic analysis of the Greek-Cypriot population reveals elements consistent with Neolithic and Bronze Age settlements", *Investigative genetics*, **7**(1): 1.
- WARREN P., JARMAN M., JARMAN H., SHACKLETON N. and EVANS J. (1968). "Knossos Neolithic, Part II", *Annual of the British School at Athens*, **63**: 239-276.
- WATKINS T. (2004). "Putting the colonization of Cyprus into context", *Neolithic Revolution: New Perspectives on Southwest Asia in Light of Recent Discoveries on Cyprus. Levant Supplementary Series*, **1**: 23-34.
- WILLCOX G. (2002). "Geographical variation in major cereal components and evidence for independent domestication events in Western Asia", *The dawn of farming in the Near East*, **6**: 133-140.

