Une histoire de l'exploitation laitière : approches génétique, archéozoologique et biomoléculaire

Mélanie Roffet-Salque[1], Pascale Gerbault[2], Rosalind E. Gillis[3]

[1] Organic Geochemistry Unit, School of Chemistry, University of Bristol

[2] Department of Life Sciences, University of Westminster

[3] UMR 7209 « Archéozoologie, archéobotanique : sociétés, pratiques et environnements », Sorbonne Universités, CNRS, MNHN, Paris

Résumé : Le lait a une place importante dans le régime alimentaire d'un certain nombre de nos sociétés modernes, en particulier sur le continent européen. Pourtant, le lait n'est entré dans notre régime alimentaire que tardivement. En effet, ce n'est qu'avec la domestication des bovins, brebis et chèvres il y a plus de 10 000 ans, que l'homme a commencé à consommer du lait. Le lait frais est riche en lactose, le « sucre du lait », et sa consommation par des individus qui y sont intolérants peut provoquer des troubles digestifs. Pourtant, de nos jours, un adulte sur trois dans le monde peut digérer le lactose grâce à la production de l'enzyme lactase permettant l'hydrolyse du lactose en glucose et galactose. En Europe, la production de lactase à l'âge adulte est due à une seule mutation (*-13910*T*) dans le génome humain. Cette adaptation à la consommation de lait frais depuis la Préhistoire suggère une pression de sélection forte dans la population européenne. Tandis que l'analyse d'ADN ancien d'individus du début du Néolithique n'a pas permis de détecter cet allèle, il apparaît chez une proportion plus importante d'individus plusieurs millénaires après la domestication des bovins et caprinés. Outre les analyses génétiques permettant de détecter si les premiers agriculteurs avaient la capacité de digérer le lactose, la problématique de l'exploitation du lait pendant la préhistoire peut être abordée à partir des restes des animaux domestiques. L'étude des ossements animaux découverts sur les sites archéologiques permet d'avoir accès aux stratégies d'abattage des bovins et caprinés, et donc à la gestion démographique des troupeaux. Les courbes d'abattage ont permis de montrer que les caprinés étaient exploités pour leur lait dès le Néolithique précéramique. D'autres méthodes complémentaires des courbes d'abattage, les analyses isotopiques des restes dentaires animaux (bovins et caprinés), permettent d'établir la saisonnalité des naissances et l'âge au sevrage. Bien que relativement récentes, ces études ont déjà montré un sevrage précoce des veaux dans certains sites néolithiques, probablement en lien avec une durée de lactation plus courte chez les vaches néolithiques. L'étude de tessons de poterie est aussi un champ d'investigation précieux pour examiner les débuts de l'exploitation laitière. L'identification de lipides issus de lait dans des poteries du VII^{e} millénaire a permis de montrer que le lait était bien une denrée alimentaire au Proche-Orient. De même, la présence de résidus laitiers dans des récipients perforés découverts dans des sites archéologiques du début du V^{e} millénaire a permis d'identifier la production de fromages. Les approches génétique, archéozoologique et biomoléculaire restent complémentaires pour élucider les débuts de l'histoire de l'exploitation laitière.

1 Recherches et enjeux autour de l'intolérance au lactose chez les populations actuelles

1.1 Rappel de l'importance du lait dans nos sociétés

En 2015, quelques 24,6 milliards de litres de lait ont été collectés en France, ce qui représente un solde commercial de 3,7 milliards d'euros. Le chiffre d'affaires des produits laitiers s'est élevé à 29,8 milliards d'euros, plaçant la filière en deuxième position du secteur agroalimentaire, après la filière viande. Cette production s'appuie sur un cheptel de plus de 19,1 millions de vaches, 7,2 millions de brebis et de 1,3 million de chèvres, réparti dans plus de 63 000 exploitations. Le lait est consommé sous forme brute, de yaourts, de crème, de fromages blancs ou secs, de beurre ou de lait sec. Plus de 40 litres de lait ont été vendus par habitant en 2015 ainsi que près de 12 kg de fromage et 2,6 kg de beurre, faisant des Français les plus gros consommateurs de fromage et de beurre au monde (données synthétisées par le CNIEL, 2016). Ces quelques chiffres montrent l'omniprésence du lait et des produits laitiers dans notre quotidien. Pourtant, ce changement alimentaire est relativement récent dans l'histoire de l'espèce humaine puisqu'il a commencé il y a une dizaine de millénaires avec la domestication des ongulés. En effet, les êtres humains, de même que les autres mammifères, peuvent digérer le lait frais riche en lactose (le sucre principal du lait) sans symptômes d'intolérance avant le sevrage. Toutefois, ceci n'est généralement plus le cas après le sevrage, où l'ingestion de lait cause des symptômes d'intolérance au lactose. L'introduction du lait dans le régime alimentaire humain, faisant suite à la domestication d'animaux laitiers, a permis aux adultes de notre espèce d'avoir accès à une nouvelle ressource alimentaire. La consommation de lait d'animaux domestiques semble avoir eu un rôle majeur sur notre évolution biologique, puisque de nos jours, mondialement, près d'un adulte sur trois peut digérer le lactose.

Pourtant, le lait est longtemps resté invisible en archéologie. En archéozoologie, le travail fondateur de Rütimeyer [1] ouvre une nouvelle perspective : l'âge à l'abattage des animaux découverts sur un site archéologique permet de reconstruire la structure démographique du cheptel domestique et d'en tirer des informations sur les stratégies d'élevage, liées à l'orientation de la production. L'exploitation des animaux pour leur lait peut ainsi être détectée car elle se traduit par des choix de gestion démographique qui lui sont propres [2]. Dans les années 1970, Condamin *et al.* [3] montrent qu'il est possible d'extraire des lipides de tessons de poteries archéologiques et de les analyser par chromatographie afin d'identifier ce qui a été cuisiné dans les poteries. Alors que les méthodes analytiques de l'époque ne permettent pas encore d'identifier les résidus laitiers dans les récipients archéologiques, Poplin [4] pressent déjà que ces analyses biomoléculaires permettront d'apporter un jour nouveau sur la question de « l'origine de la production laitière ». Ce n'est que deux décennies plus tard que les progrès de la chimie analytique permettent de développer une méthode isotopique permettant l'identification de résidus laitiers [5].

Dans ce chapitre, nous nous intéressons aux trois aspects des débuts de la production et de la consommation du lait et des produits laitiers durant la Préhistoire : (i) la génétique de la persistance de la lactase ; (ii) les méthodes archéozoologiques pour

identifier les modalités d'élevage passées ; et enfin (iii) les analyses des lipides préservés dans des poteries préhistoriques.

1.2 Intolérance au lactose : définition

Le lactose est absorbé grâce à la lactase, enzyme digestive responsable de sa décomposition en galactose et glucose. La lactase n'est pas exprimée dans tout l'intestin, mais seulement dans le petit intestin (intestin grêle). Lorsque la lactase est active, elle permet la digestion du lactose avant que celui-ci n'atteigne le colon. La lactase est active chez tous les mammifères, y compris les êtres humains, jusqu'à leur sevrage [6], période à laquelle l'activité de l'enzyme se réduit considérablement et peut même devenir nulle. Ce phénotype est appelé la « non-persistance de la lactase ». En cas de non-persistance de la lactase, lors de consommation de lactose, ce dernier pénètre dans le colon, où il est fermenté par la flore bactérienne intestinale. Cette fermentation peut provoquer des symptômes tels que des crampes d'estomac, une production de gaz, voire des diarrhées [7]. La sévérité de ces symptômes d'intolérance au lactose varie suivant les individus [8], mais leur gravité n'est pas à négliger considérant que dans certains pays de simples diarrhées peuvent être fatales. L'intolérance au lactose est un phénotype partagé par environ 65 % des adultes dans le monde [9]. Les 35 % restant ont une persistance de l'activité de l'enzyme, leur permettant d'être tolérants au lactose.

1.3 Distribution du phénotype de persistance de la lactase en Europe

Il a été montré que la présence du phénotype de persistance de la lactase chez les adultes est corrélée avec une pratique ancestrale du pastoralisme et de la traite laitière [10, 11]. Le phénotype est distribué de façon relativement homogène en Europe, mais de façon beaucoup plus disparate dans d'autres régions géographiques, comme par exemple en Afrique [9]. Ce phénotype de persistance de la lactase est transmis de façon autosomale dominante [12-14], suite à des changements de nucléotides dans la séquence d'ADN située à environ 14kb en amont du promoteur du gène de la lactase (*LCT*) sur le chromosome 2. En effet, ce phénotype est associé à au moins cinq mutations (*-13907*G*, *-13910*T*, *-13915*G*, *-14009*G* et *-14010*C*) [8, 15, 16-19]. Ces mutations sont identifiées par leur position dans la séquence d'ADN suivie du nucléotide associé au phénotype de persistance de l'enzyme. Toutes ces mutations semblent activer l'expression de l'enzyme *in vitro* [17, 19-23], toutefois seulement l'une d'entre elles a pu être associée à l'expression de l'enzyme *in vivo* (*-13910*T*) [24]. Cet allèle est le seul associé à la persistance de la lactase chez les Européens, alors qu'ils ont tous été identifiés sur le continent africain [9].

1.4 Distribution du génotype en Europe

L'étude de l'évolution de la persistance de la lactase à l'échelle de l'Europe, où elle n'est associée qu'à un seul allèle, est une première étape avant une compréhension de sa distribution géographique à l'échelle mondiale. La distribution de l'allèle associé à la persistance de la lactase présente un gradient partant de faibles fréquences dans le sud-est de l'Europe, pour atteindre près de 95 % des adultes au nord-ouest de l'Europe [9]. Une fréquence aussi élevée dans les populations actuelles suggère soit une grande

ancienneté, soit l'existence d'une pression adaptative (ou pression de sélection). Il est possible d'estimer l'âge de mutations à l'aide d'outils de génétique des populations. Dans le cas présent, on procède en comparant la diversité génétique des séquences d'ADN portant un allèle associé à la persistance de la lactase avec celle des séquences d'ADN ne contenant pas cet allèle. L'intervalle de dates le plus large estime que l'allèle *-13910*T* serait apparu entre 2 188 et 20 660 ans [25], tandis que d'autres intervalles plus restreints estiment qu'il serait apparu entre 7 450 et 12 300 ans [26] ou entre 7 475 et 10 250 ans [27]. Un intervalle similaire a été obtenu pour l'allèle le plus fréquent en Afrique (*-14010*C*) [17]. Ces dates sont relativement récentes eu égard à la fréquence du phénotype dans certaines populations. Les coefficients de sélection estimés pour expliquer une émergence aussi récente couplée à des fréquences aussi importantes sont parmi les plus élevés de notre histoire évolutive, s'étalant entre 0,8 % et 19 % pour *-13910*T* [25, 28, 29] et entre 1 % et 15 % pour *-14010*C* [17].

2 Emergence de l'allèle de la persistance de la lactase

2.1 Co-évolution gène-culture : pression de sélection

Il n'est pas surprenant que les intervalles calculés diffèrent puisqu'ils ont été obtenus par l'utilisation de méthodes distinctes. Les dates estimées englobent notamment la période du Néolithique associée au développement de l'agriculture et à la diffusion des animaux domestiques [11, 17, 30-34]. Ceci va de pair avec l'observation que le produit alimentaire contenant la plus haute concentration de lactose est le lait frais [35]. À elles deux, ces observations suggèrent que la persistance de la lactase et la consommation de lait frais ont co-évolué.

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la distribution de ce phénotype et son évolution [11, 36]. La plus populaire est l'hypothèse de l'assimilation du calcium [7], faisant référence aux contraintes adaptatives que les premiers fermiers auraient rencontrées dans des zones géographiques de hautes latitudes. Le calcium est un des éléments essentiels à une bonne santé osseuse et son absorption intestinale est stimulée par la vitamine D. Il est vrai que certains aliments, comme le poisson, sont naturellement riches en vitamine D, mais la majorité d'entre nous produisent leur vitamine D dans la peau sous l'action des rayons solaires ultra-violets B (UVB). L'adoption d'un régime alimentaire à base de céréales aurait entraîné une réduction de la consommation de vitamine D, et dans les latitudes d'Europe du nord tout au moins, la faible intensité de rayons UVB n'aurait pas permis de convertir suffisamment de vitamine D_3 pour nos besoins physiologiques. Comme le lait contient un peu de vitamine D et beaucoup de calcium, il aurait fourni un supplément alimentaire important pour la santé des premiers fermiers capables de boire du lait sans symptômes d'intolérance au lactose. Cette hypothèse n'est toutefois pas appuyée par les découvertes archéologiques, qui ne présentent pas plus de cas de rachitisme chez les premiers fermiers néolithiques en comparaison aux chasseurs-cueilleurs mésolithiques [37]. Ceci souligne que malgré les diverses sources d'informations que nous possédons sur ce phénotype, les explications quant à son évolution indépendante [8, 16, 17] dans différentes populations sont encore débattues.

2.2 ADN ancien : à la recherche de *13910*T*

Les nouvelles techniques de l'ADN ancien ont également contribué à alimenter ce débat en Europe (figure 1). Alors que les échantillons européens les plus anciens ayant été spécifiquement génotypés pour identifier des allèles du gène de la lactase proviennent de contextes néolithiques âgés de 7 840 à 7 630 ans [38], l'allèle *-13910*T* n'a été détecté qu'à des périodes plus récentes, dans des échantillons provenant de fermiers du Néolithique Récent du sud-ouest de l'Europe datant de 5 000 à 4 500 ans [39]. De façon surprenante, cet allèle a également été retrouvé, à une fréquence relativement faible, dans un échantillon de populations de chasseurs-cueilleurs de *Pitted Ware Culture* ou culture de la céramique perforée ; Europe du Nord) vieux de 4 800 à 4 200 ans [40]. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer la présence de cet allèle chez ces chasseurs-cueilleurs, par exemple un échange de gènes (migrations d'individus fertiles ou de leurs gamètes) avec d'autres populations possédant déjà cet allèle. De plus, ce n'est pas parce que l'allèle est présent qu'il est forcément sous pression de sélection, notamment en l'absence de consommation de lait. Les deux phénomènes (présence d'une mutation et pression de sélection) peuvent être découplés [41].

À partir d'il y a 4 450 ans, les échantillons d'ADN ancien présentant cet allèle deviennent plus communs [38, 39, 42-48]. Il semble donc que même si l'allèle *-13910*T* était déjà présent dans les populations néolithiques, son augmentation en fréquence, et probablement la pression de sélection associée à cette augmentation, étaient apparues après la domestication des animaux de ferme et le développement d'un pastoralisme laitier [31].

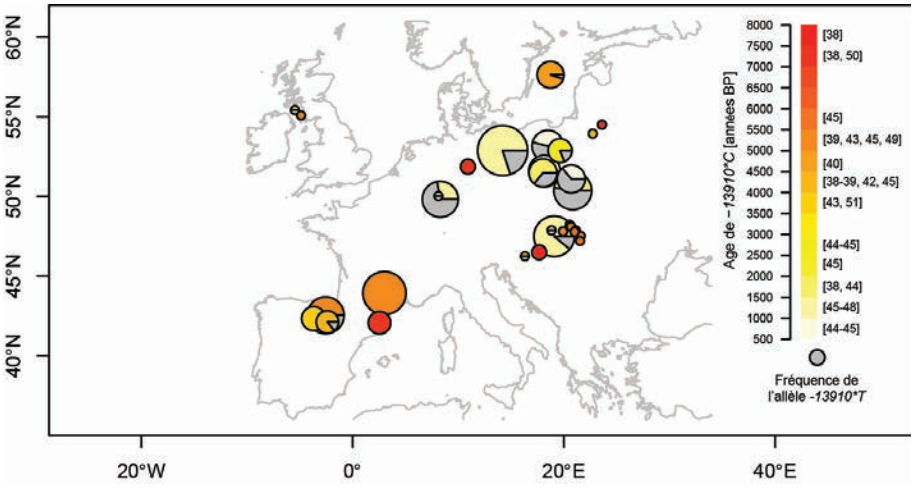


FIGURE 1 – Fréquence de l'allèle *-13910*T* (en gris) associée à la persistance de la lactase (LP) en Europe détecté dans l'ADN ancien d'agriculteurs / éleveurs préhistoriques. La date médiane du site archéologique dont proviennent les échantillons est donnée en années avant le présent (années BP). Le code couleur allant du rouge (échantillons les plus anciens) au crème (échantillons les plus récents) représente la fréquence de l'allèle ancestral *-13910*C*. La taille du diagramme circulaire correspond au nombre d'individus échantillonnés.

2.3 Simulations – co-évolution gène-culture

Des approches de simulations de modèles d'évolution ont très tôt été utilisées pour tester des hypothèses spécifiques visant à comprendre ce phénomène de co-évolution gène-culture en Europe [52]. Plus récemment, Itan *et al.* [29] ont utilisé des données génétiques (les données de distribution de l'allèle dans 12 populations européennes actuelles) et archéologiques (les premiers signes archéologiques de la présence du Néolithique dans ces mêmes régions) pour déterminer les meilleures simulations dans un modèle où l'allèle *-13910*T* était uniquement sélectionné chez des fermiers pastoralistes (et non chez des agriculteurs sans animaux domestiques produisant du lait). Itan *et al.* [29] ont suggéré qu'une pression de sélection d'environ 5,2 % à 15 % débutant entre 6 256 et 8 683 ans en Europe centrale et se diffusant avec l'expansion des fermiers néolithiques vers l'Europe du nord-ouest semblait le plus probable pour ces données. Une autre étude de simulations a suggéré que la pression de sélection sur cet allèle n'a probablement pas été constante sur tout le territoire européen ou encore au cours du Néolithique [28].

3 (Pré-)histoire de la production et de la consommation laitières

3.1 Premiers jalons de la domestication des espèces laitières

En Europe, l'histoire de la consommation laitière est directement liée à l'histoire de l'élevage des animaux laitiers : les chasseurs-cueilleurs du Paléolithique n'ont pas accès au lait de leur gibier. La domestication permet donc un accès privilégié à ce produit obtenu de l'animal sur pied. En plus des trois espèces laitières majoritaires en Europe, le bœuf (*Bos taurus*), le mouton (*Ovis aries*) et la chèvre (*Capra hircus*), dont nous parlerons ici, il existe aujourd'hui d'autres espèces utilisées pour la production du lait dans d'autres régions du monde, par exemple, les chameaux, les chevaux, les buffles et les yaks [53, 54]. Les premières preuves de la domestication des bovins ont été détectées au Proche-Orient, dans des sites archéologiques du XI^{e} millénaire avant le présent [55-57]. Les caprinés (chèvres et moutons) ont aussi été domestiqués dans les montagnes du Zagros il y a environ 10 000 ans [58, 59]. Les données archéozoologiques montrent qu'au Proche-Orient, la chasse est toujours omniprésente à cette période malgré l'adoption de l'élevage des ongulés. Il apparaît même que la source de viande continue à provenir de la chasse plutôt que des premiers animaux domestiques. Il a ainsi été proposé que la consommation de lait ait pu représenter un objectif majeur de la domestication de ces animaux [60].

3.2 Archéozoologie : gestion démographique des troupeaux

Les âges à l'abattage des restes animaux découverts sur les sites archéologiques permettent de reconstituer les stratégies de gestion démographique des troupeaux. L'état d'éruption et d'usure dentaires d'une part et la fusion des os post-crâniaux d'autre part sont deux sources d'information pour la détermination de l'âge à l'abattage des animaux. La stratégie de gestion des troupeaux pour la production laitière ne peut pas être reconstituée en utilisant la fusion des os post-crâniaux car l'âge à l'abattage ne peut être déterminé de manière assez précise pour détecter des différences subtiles

d'une gestion démographique associée à ce type d'exploitation. En général, les archéozoologues utilisent donc les classes d'âge individualisées d'après l'état d'éruption, de remplacement et le stade d'usure des dents [2, 61-65]. De plus, les restes dentaires survivent souvent mieux que les restes osseux [66]. La fréquence des restes dentaires dans les classes d'âge est enregistrée en termes de nombre minimum d'individus (NMI) ou nombre de dents (Nd) [67]. Il en résulte un profil de mortalité ou courbe d'abattage [61] représentant la distribution des fréquences des restes dans chaque classe. Une nouvelle méthode de traitement statistique a été proposée récemment pour renforcer la représentativité de ces profils de mortalité notamment grâce à l'utilisation d'intervalles de crédibilité autour des classes d'âge [68].

Ces profils de mortalité issus de données archéozoologiques peuvent être comparés à des modèles de pratiques de gestions démographiques liées à la production laitière [2, 69, 70]. Le développement de modèles pour interpréter des profils de mortalité ne peut pas se contenter d'une application directe de ce qui est observé dans les élevages actuels. En effet, depuis le XVIII^{e} siècle et en particulier après la Seconde Guerre mondiale, la plupart des races d'animaux domestiques ont été « améliorées » : elles ont subi des changements physiologiques causés par la volonté d'accroissement de la production. Les premiers bovins domestiques n'avaient donc certainement pas les mêmes caractéristiques physiologiques que les bovins modernes. Notamment, tous les ruminants ont besoin d'un réflexe d'éjection pour relâcher leur lait. La mamelle contient des glandes mammaires constituées d'alvéoles entourées par des amas de cellules épithéliales, où la synthèse du lait est stimulée par l'hormone prolactine [71]. Le lait est stocké momentanément dans les alvéoles puis transféré activement par l'induction du réflexe d'éjection dans la citerne des trayons (lait citernal) [72]. La proportion du lait citernal, rendue disponible passivement, est plus élevée chez les caprinés (en particulier chez les chèvres) que chez les bovins [73]. Par conséquent, la stimulation de l'éjection du lait est plus indispensable chez les bovins que chez les caprinés [74]. Clutton-Brock [75] a donc invoqué la nécessité de la présence du veau lors de la traite chez les premiers bovins domestiqués pour que la femelle donne son lait (alors que la plupart des bovins modernes consentent à donner leur lait en l'absence de leur petit).

De plus, de nos jours, les systèmes d'élevage se concentrent sur un seul produit – lait ou viande –, tandis que dans la Préhistoire des systèmes mixtes semblent plus plausibles. Payne [2] a développé trois modèles de pratiques d'élevage pour la production de lait, de viande et de laine chez le mouton. Une certaine distance doit être prise avec ces modèles avant leur application aux systèmes d'élevage néolithiques, car ils sont inspirés d'observations dans des élevages turcs certes traditionnels, mais soumis à la vente des productions sur les marchés : la laine, par exemple, est destinée à la vente pour la fabrication de tapis [76]. Peske [69] a proposé un modèle d'abattage post-lactation pour les bovins, où le maintien en vie des veaux jusqu'au sevrage traduirait la volonté de stimuler une production laitière (figure 2a). À l'inverse, Legge [63, 77] a proposé un modèle d'abattage ciblant les veaux avant l'âge de 6 mois comme le signe d'une production laitière intensive. La production de lait pourrait alors avoir été maintenue par des moyens artificiels ou le partage de veaux entre plusieurs femelles [78] (figure 2b). Dans des zones marginales à fortes contraintes climatiques comme les

îles du nord de l'Écosse, l'abattage des veaux à l'entrée de l'hiver a pu par ailleurs atténuer la pression sur le fourrage [79].

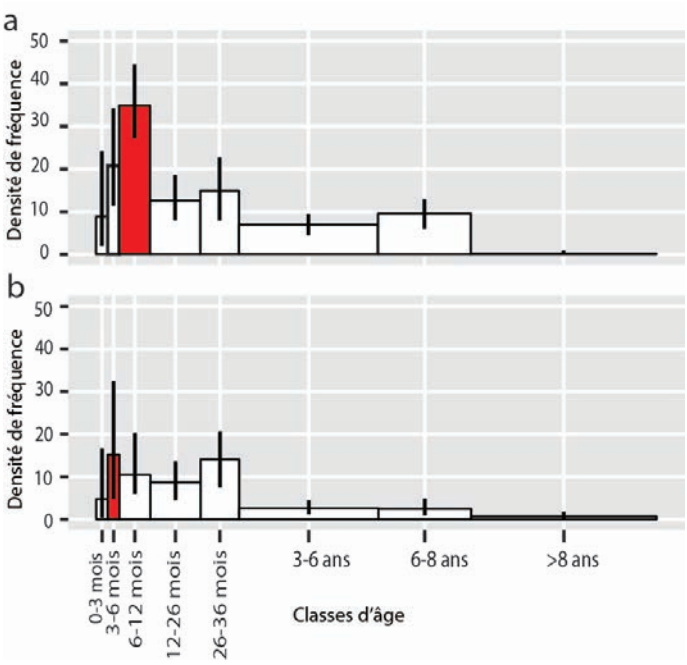


FIGURE 2 – Courbe d'abattage hypothétique pour les bovins avec (a) abattage post-lactation [69] ; et (b) abattage de veaux avant 6 mois – la production pourrait avoir été maintenue par des moyens artificiels ou le partage des veaux entre plusieurs femelles [63, 77]. Méthode basée sur [68].

3.3 État de la recherche : l'exploitation du lait au début du Néolithique

Les profils de mortalité des sites du Levant indiquent que le lait était exploité dès le Néolithique précéramique B (PPNB) moyen autour du IX^{e} millénaire avant notre ère [70] au début de la domestication des caprinés. Les caprinés sont aussi élevés pour leur lait en Turquie au VIII^{e} millénaire avant notre ère [80-83]. Notre compréhension du rôle de la vache dans la production laitière des sites proche-orientaux du Néolithique précéramique est encore limitée en raison de la mauvaise conservation des ossements et de la petite taille des troupeaux [84]. Plus au Nord dans la région de la mer de Marmara, la corrélation entre l'abondance de restes de bovins sur les sites archéologiques et la proportion de résidus laitiers dans les poteries du Proche-Orient a mené Evershed *et al.* [31] à proposer que l'intensité de la production laitière était liée à la présence de bovins. Cependant, à présent, aucune étude n'a été effectuée sur des profils de mortalité de cette région pour examiner si les bovins ont été spécifiquement exploités pour leur lait.

Les communautés néolithiques ont diffusé en Europe suivant deux courants principaux : (i) le long du littoral méditerranéen et (ii) par les Balkans vers l'Europe centrale en remontant le cours des fleuves [85]. D'après les études archéozoologiques, il semble

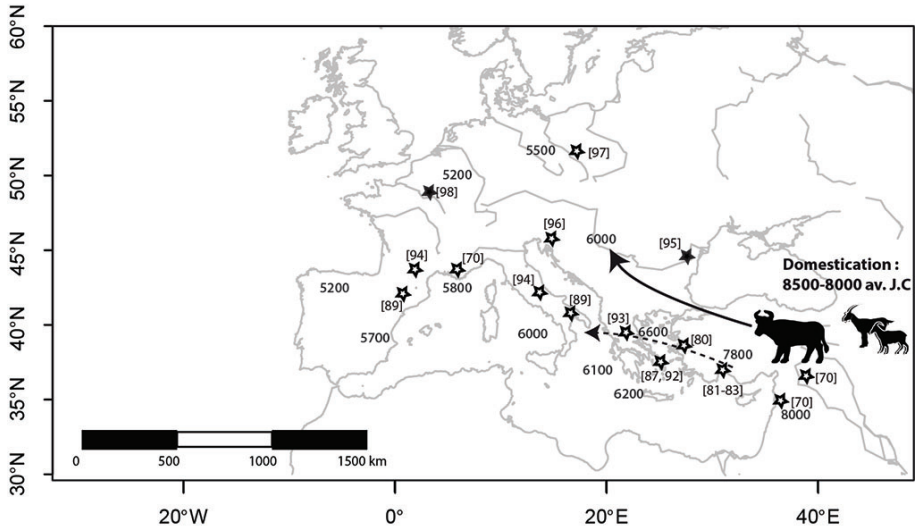


FIGURE 3 – Études archéozoologiques (étoiles blanches : courbes d'abattage et étoiles noires : analyses isotopiques d'ossements archéologiques) montrant l'exploitation des troupeaux pour leur lait.

que les caprinés dominaient les assemblages fauniques en Méditerranée et les bovins les assemblages du Néolithique ancien en Europe centrale. Ces recherches archéozoologiques montrent des différences claires de gestion démographique des troupeaux de caprinés et de bovins dans différentes régions européennes. Par exemple, aucun profil d'abattage pour les caprinés ou les bovins du début du Néolithique (VII^{e} millénaire avant notre ère) ne suggère d'exploitation laitière en Grèce continentale [86]. Cependant, des profils d'abattage montrent que les caprinés étaient utilisés pour leur lait dans les îles de la mer Égée au VI^{e} millénaire avant notre ère [87]. Dans ces environnements insulaires marginaux, l'exploitation laitière peut en effet constituer une source alimentaire précieuse. Les stratégies d'abattage des premiers agriculteurs du bassin méditerranéen en France, en Espagne et en Italie indiquent qu'ils cherchaient à obtenir le lait de leurs bovins et caprinés [88, 89]. Dans le sud de la France, les sites de grottes-bergeries de la culture Cardiale (VI^{e} millénaire avant notre ère) semblent être fréquemment utilisés saisonnièrement en liaison avec une exploitation laitière des caprinés, en complément de sites de plein air utilisés toute l'année [90, 91]. La figure 3 synthétise l'état de la recherche au sujet des données archéozoologiques pour les bovins et les caprinés du début du Néolithique.

3.4 Sevrage et saisonnalité des naissances : analyses géochimiques

Chez les bovins, l'interprétation des courbes d'abattage en termes de gestion démographique est parfois étayée par des analyses isotopiques aidant à comprendre certains paramètres zootechniques des exploitations laitières : alimentation des femelles laitières, sevrage des jeunes, saisonnalité des naissances et disponibilité saisonnière du

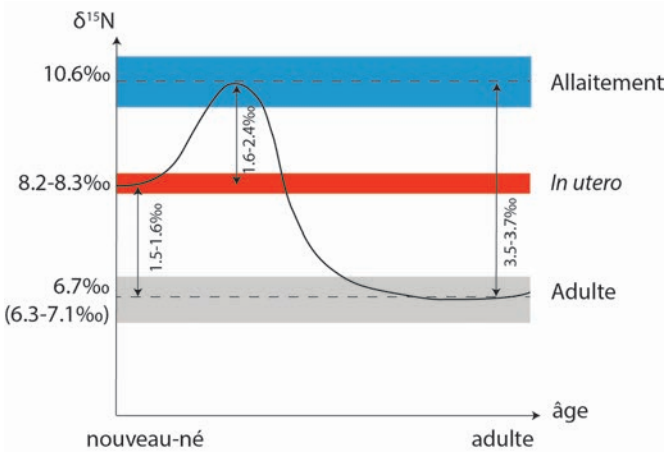


FIGURE 4 – Courbe hypothétique du processus de sevrage (d'après [98]) basée sur les données de Borduşani-Popină [95].

lait. Balasse *et al.* ont mis en place une méthodologie pour l'étude de l'âge du sevrage des veaux à partir de l'analyse des isotopes stables de l'azote (δ^{15}N) dans le collagène de l'os et des dents [99] (figure 4).

Un premier exemple d'application a porté sur les bovins du site de Bercy, Paris (culture du Chasséen, début du IV^{e} millénaire avant notre ère), dont la structuration du profil d'abattage suggérait un pic d'abattage post-lactation lié une exploitation du lait [100]. L'analyse isotopique a ainsi permis de préciser, notamment, un sevrage précoce des veaux de Bercy en comparaison aux veaux européens actuels, renvoyant probablement à une durée de lactation plus courte chez les vaches néolithiques [99]. La même approche a été utilisée pour examiner les bovins du site chalcolithique de Borduşani-Popină, en Roumanie (culture Gumelniţa, 2nde moitié du V^{e} millénaire avant notre ère). L'étude a montré que les veaux âgés de plus de six mois étaient entrés dans le processus de sevrage. En outre, la composition isotopique en carbone (δ^{13}C) du collagène de l'os avait permis de montrer que les jeunes adultes pâturaient dans des lieux différents et plus proches du village que ceux fréquentés par les femelles laitières, laissant suggérer que ceux-ci avaient été séparés des femelles pour réserver la production laitière à la consommation humaine [95]. Enfin, la saisonnalité des naissances, paramètre clef du système d'élevage déterminant la disponibilité du lait au cours de l'année, peut être évaluée par l'analyse de la composition isotopique en oxygène (δ^{18}O) de l'émail dentaire chez les bovins comme chez les caprinés [101-106]. Toutes ces analyses isotopiques, considérées conjointement avec les profils de mortalité, permettent d'approfondir notre compréhension de la gestion des troupeaux pendant le Néolithique, mettant le plus souvent en évidence des stratégies d'élevage sophistiquées (figure 3).

Les études archéozoologiques ont donc montré que la plupart des communautés du Néolithique ancien exploitaient le lait de leurs animaux domestiques, même si des différences entre les pratiques d'élevage sont clairement visibles dans différentes régions

européennes. Les conditions environnementales, mais aussi les préférences alimentaires et les traditions culturelles peuvent avoir joué un rôle dans l'adoption de la pratique laitière.

4 Analyses de résidus lipidiques dans les poteries

4.1 Méthodologies

Alors que les restes animaux permettent d'obtenir des informations sur les pratiques d'élevage, les poteries dans lesquelles ont été cuisinées, entre autres, des produits d'origine animale, sont une source d'information importante pour comprendre les pratiques alimentaires passées. Lors de l'utilisation de poteries en terre cuite, particulièrement pour la cuisson des aliments, les graisses présentes sont en partie absorbées par l'argile poreuse où elles peuvent rester préservées pendant des millénaires [107]. Dès le milieu des années 1970, il a été reconnu qu'il était possible d'extraire puis d'identifier des traces organiques provenant de l'utilisation des poteries [3]. L'analyse est pratiquée sur environ 2 g de tesson de poterie. Celui-ci subit au préalable un nettoyage mécanique dans le but d'enlever toute trace de contamination par des lipides issus du sol ou de la manipulation des tessons. L'échantillon est ensuite réduit en poudre dans un mortier à l'aide d'un pilon. Les lipides potentiellement présents dans l'argile sont extraits avec des solvants organiques [108-110]. L'extrait est alors analysé en utilisant des techniques chromatographiques (pour la séparation des composés), spectrométriques (pour l'identification de ces mêmes composés) et isotopiques (mesure de la composition isotopique en carbone stable des acides gras pour préciser encore l'identification).

La composition moléculaire des extraits permet d'identifier des graisses animales, des huiles végétales [par ex. 111], de la cire d'abeille [par ex. 112], des résines, brais et goudrons [par ex. 113] par l'identification de *biomarqueurs* [107]. En contexte archéologique, les graisses animales sont très souvent dégradées et les composés diagnostiques de certains types de graisses souvent absents (par ex. triglycérides et acides gras insaturés – figure 5). La composition moléculaire de l'extrait ne permet donc pas de distinguer les graisses laitières des graisses adipeuses. Depuis la fin des années 1990, la spectrométrie de masse isotopique permet de distinguer les différents types de graisses animales, même en présence d'extraits archéologiques très dégradés dominés seulement par les acides gras saturés $C_{16:0}$ (palmitique) et $C_{18:0}$ (stéarique) [5]. En effet, des analyses de graisses animales modernes ont montré que la composition isotopique en carbone des acides gras $C_{16:0}$ et $C_{18:0}$ des graisses adipeuses de ruminants (bovins/caprins) est bien distincte de celles des non-ruminants (cochons). Cette distinction est possible grâce aux différences de métabolisme entre les ruminants et les non-ruminants, ainsi que la différence dans la source de l'acide stéarique dans le lait comparé à la graisse adipeuse [114]. Lorsque des graisses animales sont détectées dans des poteries archéologiques, il est donc possible d'identifier leur source et donc déterminer si elles sont d'origine laitière par une analyse isotopique, sans pour autant pouvoir identifier l'espèce qui a produit le lait. Parce que connaître l'origine du lait en contexte archéologique pourrait ouvrir de nouvelles perspectives, l'utilisation de méthodes spectrométriques (NanoESI MS et MS/MS) pour l'identification des acides

gras formant les triglycérides préservés a été explorée en contexte archéologique lacustre où ils sont particulièrement bien préservés [115]. Cette étude préliminaire a montré que les triglycérides les plus diagnostiques pour l'identification de l'espèce ayant fourni le lait sont les triglycérides de faible masse moléculaire. Malheureusement, ce sont aussi ceux qui sont dégradés en premier par hydrolyse [5]. Ce travail prometteur pour l'identification de graisses très bien préservées (par ex. en contexte lacustre) est encore en cours de développement. La base de données de graisses animales modernes (lait et viande) de différentes espèces (chèvre / brebis / vache) devra être étoffée avant de pouvoir être utilisée pour l'identification de graisses animales d'origine archéologique.

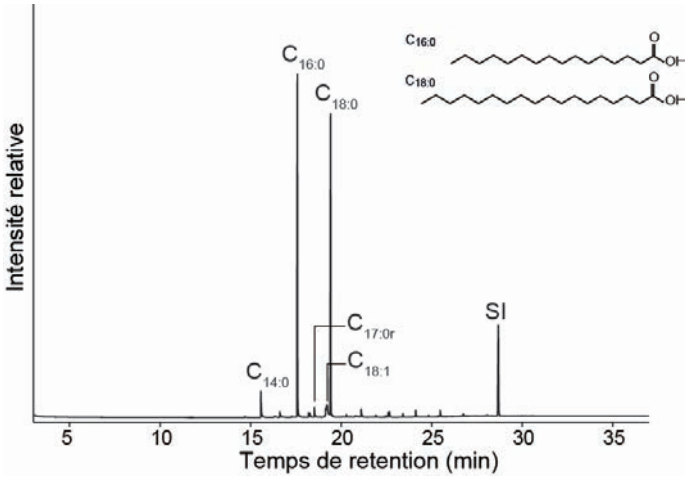


FIGURE 5 – Chromatogramme d'un extrait lipidique provenant d'un tesson néolithique d'Europe centrale caractéristique d'une graisse animale dégradée. Les structures chimiques sont celles de l'acide palmitique ($C_{16:0}$) et stéarique ($C_{18:0}$), acides gras les plus abondants dans les graisses animales dégradées. Légende : $C_{n:m}$, acides gras avec n atomes de carbone et m insaturations, r : ramifié, SI : standard interne (n-tétratriacontane, C_{34}) utilisé pour la quantification des lipides présents dans l'extrait.

4.2 État de la recherche : Moyen-Orient, Europe centrale, Royaume-Uni

Le développement de méthodes analytiques permettant l'identification de résidus laitiers en contexte archéologique a ouvert de nouvelles pistes d'étude quant à l'utilisation du lait en contexte néolithique. Depuis la fin des années 1990, de nombreux projets se sont intéressés à l'ancienneté de la production laitière et la transition entre le Mésolithique des chasseurs-cueilleurs et le Néolithique des premiers agriculteurs (figure 6).

L'étude de plus de 2 200 tessons de poterie provenant du Proche-Orient a montré la présence de résidus laitiers dans des tessons à partir du VII^{e} millénaire avant notre ère [31], ce qui en fait la plus ancienne preuve directe d'exploitation laitière. Ces résultats sont en accord avec les études archéozoologiques détectant des pratiques d'élevage orienté vers la production de lait dès le PPNB, et ce, avant même l'invention de la

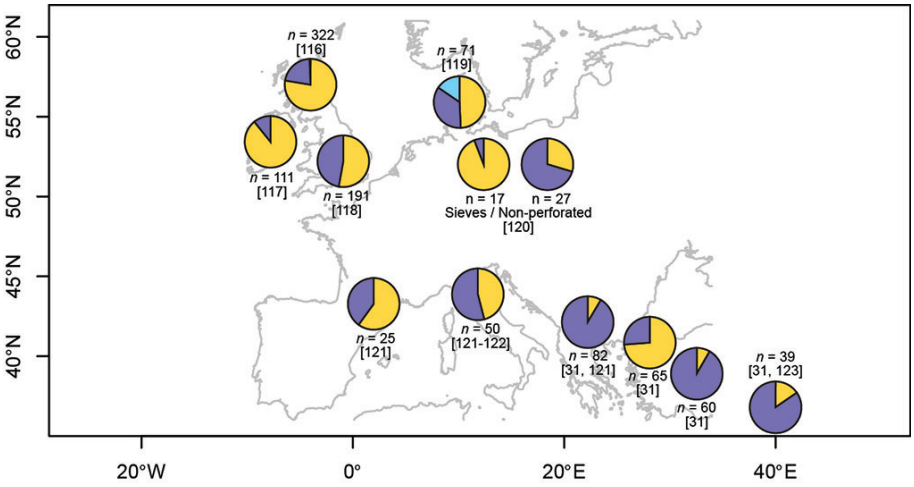


FIGURE 6 – Proportion de résidus provenant de produits laitiers (jaune, $\Delta^{13}C \leq -3.1‰$), de graisses de carcasses de ruminants et non-ruminants (violet, $\Delta^{13}C > -3.1‰$) et de produits aquatiques (bleu, biomarqueurs aquatiques détectés) au Néolithique dans certaines régions européennes. Les nombres n représentent le nombre de résidus lipidiques identifiés comme étant des graisses d'origine animale et analysés par GC-C-IRMS [31, 116-123].

poterie. On assiste à cette époque à la régionalisation de l'exploitation laitière, avec une exploitation intensive autour de la mer de Marmara, et plus discrète ailleurs. La découverte de résidus laitiers dans des tessons appartenant à des poteries de taille et de forme très variables ne permet pas d'expliciter les pratiques alimentaires [31].

La présence de tessons de poterie perforés sur des sites néolithiques européens a attiré l'attention des archéologues dès les années 1980 [4, 124]. En Europe centrale, ces poteries perforés de trous millimétriques découverts dans les sites archéologiques des premiers agriculteurs de la culture du Rubané ont été interprétés comme des faisselles (figure 7ab), preuves de fabrication du fromage dans ces villages [124]. L'omniprésence d'ossements de bovins dans ces mêmes sites, majoritairement issus de femelles matures, a permis de soutenir l'hypothèse selon laquelle il y avait eu exploitation du lait de la vache. Près de trente ans plus tard, l'analyse des lipides extraits de tessons perforés découverts dans la région de Cujavie (Pologne) a confirmé que ces poteries datant entre 5 200 et 4 800 avant notre ère avaient été utilisées pour la manipulation du lait [120] (figure 7c). La présence de perforations dans ces récipients de typologie similaire à des faisselles modernes, ainsi que la détection de lipides d'origine laitière, apportent conjointement la preuve que ces poteries ont été utilisées pour la fabrication du fromage. Les perforations (réalisées avant la cuisson de l'argile) permettent en effet au caillé d'être séparé du petit-lait. Ce procédé permet de transformer le lait cru, riche en lactose, en fromage, produit laitier pauvre en lactose. La fabrication de fromage permet donc de transformer le lait en un produit laitier plus digeste pour les populations intolérantes au lactose. À ce jour, les poteries utilitaires non-perforées de ces mêmes sites n'ont pas livré de résidus laitiers, suggérant que le lait était principalement transformé en fromage.

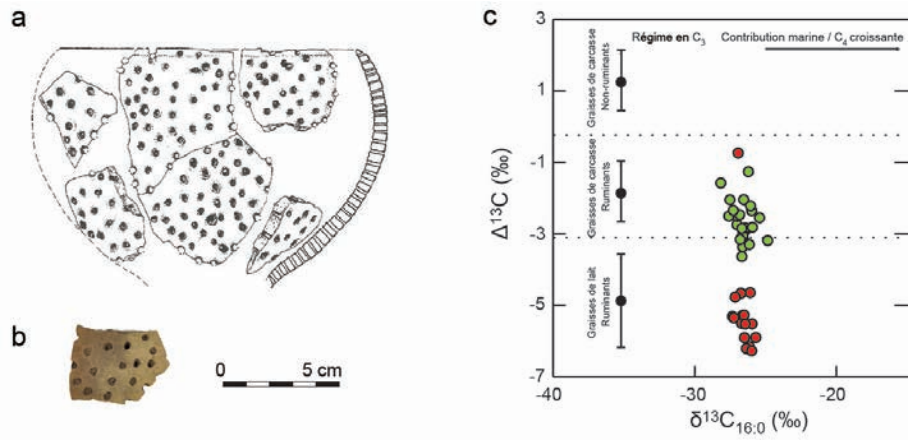


FIGURE 7 – (a) Dessin d'une « faisselle » reconstruite provenant d'un site néolithique de Cujavie (Pologne) ; et (b) photographie de l'un des fragments de cette poterie soumis à l'analyse de résidus lipidiques. (c) Composition isotopique en carbone de graisses animales extraites de tessons non-perforés (en vert) et perforés (en rouge) de la région de Cujavie. Les valeurs de $\Delta^{13}C$ (différence entre les valeurs de $\delta^{13}C$ de l'acide stéarique et de l'acide palmitique) permettent de distinguer entre les graisses de viande de ruminants, les graisses de viande de non-ruminants et les graisses de lait de ruminants. Ici, les tessons perforés présentent des graisses caractéristiques de lait de ruminants, alors que les tessons non-perforés (ou vases à cuire) présentent plutôt des graisses caractéristiques de viande de ruminants. Adapté de [120].

Dans le nord de l'Europe, deux trajectoires différentes dans l'adoption ou non de l'exploitation laitière ont été observées. En effet, la présence de résidus laitiers dans les poteries est importante (> 25 %) dès l'arrivée du Néolithique dans le sud de la Grande-Bretagne [34]. Sur la façade atlantique de la Grande-Bretagne et de l'Irlande, des résidus laitiers ont été en effet détectés dans plus de 80 % des tessons du début du Néolithique. Les premiers Néolithiques colonisant les îles britanniques semblent même délaisser les ressources aquatiques omniprésentes durant le Mésolithique pour exploiter leur cheptel domestique, principalement pour leur lait [116]. Au contraire, une transition plus graduelle entre ressources aquatiques et ressources animales domestiques (dont le lait) a été observée par l'analyse de tessons en Finlande [125] et au Danemark [119] suggérant des stratégies de subsistance opportunistes, alliant la chasse, la pêche et la cueillette à l'élevage, probablement les plus adaptées aux conditions environnementales.

D'autres études s'intéressant à des sites néolithiques du bassin Nord de la Méditerranée ont montré des différences à l'échelle régionale quant à l'intensité de l'exploitation laitière [121]. La présence de traces d'origine laitière est attestée dans des poteries néolithiques à l'est et à l'ouest de la Méditerranée, alors que les analyses des tessons et de l'assemblage osseux montrent une très faible exploitation laitière dans le nord de la Grèce.

5 Perspectives

Les études de génétique des populations suggèrent que l'allèle associé à la persistance de la lactase présente l'une des adaptations récentes de notre espèce pour laquelle la pression de sélection a été extrêmement forte [25, 126]. Tandis que des études de simulation suggèrent que l'allèle aurait été sélectionné en Europe Centrale il y a environ 8 000 ans [29], les études récentes d'ADN ancien ne confirment la présence de cet allèle que plus tard, à partir de 5 000 ans [39] (figure 1). Les raisons pour lesquelles cet allèle aurait été sélectionné restent à élucider. Notamment, cette pression de sélection aurait pu être constante et graduelle, ou bien ponctuelle, mais récurrente. En effet, certaines études archéologiques suggèrent que les premières populations néolithiques aient pu connaître de façon récurrente des décroissances démographiques de populations [127-130]. La raison de ces fluctuations démographiques est également débattue, mais il semble que ces populations aient été soumises à certaines difficultés, par exemple liées à des contraintes environnementales entraînant une diminution de la production agricole et par conséquent des famines, ou bien liées à des maladies infectieuses. Il semble possible que dans un contexte d'équilibre fragile, les adultes ayant accès à une source alimentaire supplémentaire, telle que le lait frais, sans symptômes d'intolérance au lactose, comme des diarrhées, aient eu un avantage adaptatif par rapport à ceux souffrant de ces symptômes. Ceci reste toutefois très hypothétique. De plus, tandis que les études des courbes d'abattages, études isotopiques, et études de résidus lipidiques attestent de l'exploitation laitière des animaux domestiques dès les débuts du Néolithique (figures 3 et 6), il ne nous est pas possible aujourd'hui de confirmer la quantité de lait frais consommée par ces populations. En effet, la consommation de fromage, contenant du lactose naturellement fermenté, cause rarement des symptômes d'intolérance chez les adultes non persistants.

Les analyses archéozoologiques et les analyses de résidus lipidiques préservés dans les poteries sont souvent complémentaires. En effet, les denrées alimentaires préparées dans les poteries correspondent aux produits issus de l'élevage des animaux domestiques présents. Par exemple, la proportion de graisses de ruminants et de non-ruminants reflète le spectre faunique consommé au Royaume-Uni [34], et les graisses laitières dans les poteries du Proche-Orient semblent liées à la présence de bovins dans l'assemblage osseux [31]. Les modalités d'élevage des bovins et des caprins obtenus grâce à l'étude des courbes d'abattage reflètent souvent très bien les produits carnés et laitiers détectés dans les poteries archéologiques, comme en témoignent les données obtenues pour le bassin Méditerranéen [121]. Ces deux approches complémentaires permettent de formuler des hypothèses quant à l'exploitation des animaux domestiques en l'absence de restes osseux [117]. De même, l'étude des restes animaux permet d'apporter des informations spécifiques à l'espèce domestiquée, faisant défaut à l'analyse moléculaire des extraits lipidiques.

Une étude interdisciplinaire de sites archéologiques des premiers éleveurs d'Europe Centrale du Rubané et des cultures ultérieures (par ex. *Trichterbecherkultur*, TRB ou culture des vases à entonnoir) est en cours dans le cadre du projet NeoMilk. L'étude des résidus préservés dans les tessons de poterie (plus de 5 000 tessons) est couplée avec les courbes d'abattage construites pour ces sites. L'utilisation systématique de

méthodes archéozoologiques pour la détection de l'exploitation de la moelle et de la graisse contenues dans les tissus osseux est aussi mise en œuvre [131] et permettra de compléter le spectre de l'exploitation de produits animaux dans ces sites [par ex. 132].

Remerciements

Mélanie Roffet-Salque et Rosalind E. Gillis sont financées par la bourse ERC (European Research Council Advanced Grant) NeoMilk (neomilk-erc.eu) accordée à R. P. Evershed (FP7-IDEAS-ERC/324202). Pascale Gerbault est financée par un programme de bourse Leverhulme Trust attribué à A. M. Migliano (UCL Anthropology) et M. G. Thomas (RP2011-R-045, UCL Genetics, Evolution and Environment). Nous remercions Marie Balasse pour l'aide apportée lors de la rédaction de ce chapitre.

Références

[1] L. Rütimeyer, Die fauna der pfahlbanten der Schweiz. Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften, 1862. 19 : p. 1-248.

[2] S. Payne, Kill-off patterns in sheep and goats : the mandibles from Aşvan Kale. Anatolian Studies, 1973. 23 : p. 281-303.

[3] J. Condamin, F. Formenti, M. O. Metais, M. Michel, et P. Blond, The application of gas chromatography to the tracing of oil in ancient amphorae. Archaeometry, 1976. 18(2) : p. 195-201.

[4] F. Poplin, L'origine de la production laitière. Initiation à l'archéologie et à la Préhistoire, 1980. 17 : p. 13-17.

[5] S. N. Dudd et R. P. Evershed, Direct demonstration of milk as an element of archaeological economies. Science, 1998. 282 : p. 1478-1481.

[6] J. T. Troelsen, Adult-type hypolactasia and regulation of lactase expression. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects, 2005. 1723(1-3) : p. 19-32.

[7] G. Flatz et H. W. Rotthauwe, The human lactase polymorphism : physiology and genetics of lactose absorption and malabsorption. Progress in Medical Genetics, 1977. 2 : p. 205-249.

[8] C. J. E. Ingram, M. F. Elamin, C. A. Mulcare, M. E. Weale, A. Tarekegn, T. Oljira Raga, E. Bekele, F. M. Elamin, M. G. Thomas, N. Bradman, et D. M. Swallow, A novel polymorphism associated with lactose tolerance in Africa : multiple causes for lactase persistence ? Human Genetics 2007. 120 : p. 779-788.

[9] Y. Itan, B. Jones, C. Ingram, D. Swallow, et M. Thomas, A worldwide correlation of lactase persistence phenotype and genotypes. BMC Evolutionary Biology, 2010. 10(1) : p. 36.

[10] F. Simoons, Primary adult lactose intolerance and the milking habit : a problem in biologic and cultural interrelations - II. A culture historical hypothesis. Digestive Diseases and Sciences, 1970. 15(8) : p. 695-710.

[11] C. Holden et R. Mace, Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults. Human Biology, 1997. 69(5) : p. 605-628.

[12] A. Ferguson et J. D. Maxwell, Genetic ætiology of lactose intolerance. The Lancet, 1967. 290(7508) : p. 188-191.

[13] T. Sahi, The inheritance of selective adult-type lactose malabsorption. Scandinavian Journal of Gastroenterology Supplement, 1974. 30 : p. 1-73.

[14] D. M. Swallow et E. J. Hollox, "The genetic polymorphism of intestinal lactase activity in adult humans", in The metabolic and molecular basis of inherited disease, C. R. Scriver, A. L. Beaudet, W. S. Sly, D. Vall, B. Childs, K. W. Kinzler, and B. Vogelstein, Editors. 2000, McGraw-Hill : New York. p. 1651-1662.

[15] N. S. Enattah, T. Sahi, E. Savilahti, J. D. Terwilliger, L. Peltonen, et I. Järvelä, Identification of a variant associated with adult-type hypolactasia. Nature Genetics, 2002. 30 : p. 233-237.

[16] C. J. E. Ingram, T. O. Raga, A. Tarekegn, S. L. Browning, M. F. Elamin, E. Bekele, M. G. Thomas, M. E. Weale, N. Bradman, et D. M. Swallow, Multiple rare variants as a cause of a common phenotype : several

different lactase persistence associated alleles in a single ethnic group. Journal of Molecular Evolution, 2009. 69(6) : p. 579-588.

[17] S. A. Tishkoff, F. A. Reed, A. Ranciaro, B. F. Voight, C. C. Babbitt, J. S. Silverman, K. Powell, H. M. Mortensen, J. B. Hirbo, M. Osman, M. Ibrahim, S. A. Omar, G. Lema, T. B. Nyambo, J. Ghori, S. Bumpstead, J. K. Pritchard, G. A. Wray, et P. Deloukas, Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe. Nature Genetics, 2007. 39(1) : p. 31-40.

[18] F. Imtiaz, E. Savilahti, A. Sarnesto, D. Trabzuni, K. Al-Kahtani, I. Kagevi, M. S. Rashed, B. F. Meyer, et I. Järvelä, The T/G–13915 variant upstream of the lactase gene (LCT) is the founder allele of lactase persistence in an urban Saudi population. Journal of Medical Genetics, 2007. 44(10) : p. e89-e89.

[19] B. L. Jones, T. O. Raga, A. Liebert, P. Zmarz, E. Bekele, E. T. Danielsen, A. K. Olsen, N. Bradman, J. T. Troelsen, et D. M. Swallow, Diversity of lactase persistence alleles in Ethiopia : signature of a soft selective sweep. American Journal of Human Genetics, 2013. 93(3) : p. 538-544.

[20] L. C. Olds et E. Sibley, Lactase persistence DNA variant enhances lactase promoter activity *in vitro* : functional role as a *cis* regulatory element. Human Molecular Genetics, 2003. 12(18) : p. 2333-2340.

[21] R. H. Lewinsky, T. G. K. Jensen, J. Møller, A. Stensballe, J. Olsen, et J. T. Troelsen, T_{-13910} DNA variant associated with lactase persistence interacts with Oct-1 and stimulates lactase promoter activity *in vitro*. Human Molecular Genetics, 2005. 14(24) : p. 3945-3953.

[22] J. T. Troelsen, J. Olsen, J. Møller, et H. Sjöström, An upstream polymorphism associated with lactase persistence has increased enhancer activity. Gastroenterology, 2003. 125(6) : p. 1686-1694.

[23] T. G. K. Jensen, A. Liebert, R. Lewinsky, D. M. Swallow, J. Olsen, et J. T. Troelsen, The –14010*C variant associated with lactase persistence is located between an Oct-1 and HNF1α binding site and increases lactase promoter activity. Human Genetics, 2011. 130(4) : p. 483-493.

[24] L. Fang, J. K. Ahn, D. Wodziak, et E. Sibley, The human lactase persistence-associated SNP –13910*T enables in vivo functional persistence of lactase promoter–reporter transgene expression. Human Genetics, 2012. 131(7) : p. 1153-1159.

[25] T. Bersaglieri, P. C. Sabeti, N. Patterson, T. Vanderploeg, S. F. Schaffner, J. A. Drake, M. Rhodes, D. E. Reich, et J. N. Hirschhorn, Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene. American Journal of Human Genetics, 2004. 74(6) : p. 1111-1120.

[26] M. Coelho, D. Luiselli, G. Bertorelle, A. Lopes, S. Seixas, G. Destro-Bisol, et J. Rocha, Microsatellite variation and evolution of human lactase persistence. Human Genetics, 2005. 117(4) : p. 329-339.

[27] C. Mulcare, The evolution of lactase persistence phenotype, in Research Department of Genetics, Evolution and Environment. 2006, University of London : London.

[28] P. Gerbault, C. Moret, M. Currat, et A. Sanchez-Mazas, Impact of selection and demography on the diffusion of lactase persistence. PLoS ONE, 2009. 4(7) : p. e6369.

[29] Y. Itan, A. Powell, M. A. Beaumont, J. Burger, et M. G. Thomas, The origins of lactase persistence in Europe. PLoS Computational Biology, 2009. 5(8) : p. e1000491.

[30] O. E. Craig, J. Chapman, C. Heron, L. H. Willis, L. Bartosiewicz, G. Taylor, A. Whittle, et M. Collins, Did the first farmers of central and eastern Europe produce dairy foods ? Antiquity 2005. 79 : p. 882-894.

[31] R. P. Evershed, S. Payne, A. G. Sherratt, M. S. Copley, J. Coolidge, D. Urem-Kotsu, K. Kotsakis, M. Özdoğan, A. Özdoğan, O. Nieuwenhuyse, P. M. M. G. Akkermans, D. Bailey, R.-R. Andeescu, S. Campbell, S. Farid, I. Hodder, N. Yalman, M. Özbaşaran, E. Biçakci, Y. Garkinfel, T. Levy, et M. M. Burton, Earliest date for milk use in the Near East and southeastern Europe linked to cattle herding. Nature, 2008. 455 : p. 528-531.

[32] R. Pinhasi, J. Fort, et A. J. Ammerman, Tracing the origin and spread of agriculture in Europe. PLoS Biology, 2005. 3(12) : p. e410.

[33] J. D. Vigne, "Maîtrise et usages de l'élevage et des animaux domestiques au Néolithique : quelques illustrations au Proche-Orient et en Europe", in Populations néolithiques et environnements J. Guilaine, Editor. 2006, Errance : Paris. p. 87-114.

[34] M. S. Copley, R. Berstan, S. N. Dudd, S. Aillaud, A. J. Mukherjee, V. Straker, S. Payne, et R. P. Evershed, Processing of milk products in pottery vessels through British prehistory. Antiquity, 2005. 79 : p. 895-908.

[35] A. Liebert, "The Milkybars are on me. Lactase persistence and its traces within DNA", in May contain traces of milk - Investigating the role of dairy farming and milk consumption in the European Neolithic, LeCHE, Editor. 2012, The University of York : York. p. 127-141.

[36] R. D. McCracken, Lactase deficiency : an example of dietary evolution. Current Anthropology, 1971. 12(4/5) : p. 479-517.

[37] V. Eshed, A. Gopher, R. Pinhasi, et I. Hershkovitz, Paleopathology and the origin of agriculture in the Levant. American Journal of Physical Anthropology, 2010. 143(1) : p. 121-133.

[38] J. Burger, M. Kirchner, B. Bramanti, W. Haak, et M. G. Thomas, Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007. 104(10) : p. 3736-3741.

[39] T. S. Plantinga, S. Alonso, N. Izagirre, M. Hervella, R. Fregel, J. W. M. van der Meer, M. G. Netea, et C. de la Rua, Low prevalence of lactase persistence in Neolithic South-West Europe. European Journal of Human Genetics, 2012. 20(7) : p. 778-782.

[40] H. Malmström, A. Linderholm, K. Lidén, J. Storå, P. Molnar, G. Holmlund, M. Jakobsson, et A. Götherström, High frequency of lactose intolerance in a prehistoric hunter-gatherer population in northern Europe. BMC Evolutionary Biology, 2010. 10(89).

[41] B. M. Peter, E. Huerta-Sanchez, et R. Nielsen, Distinguishing between selective sweeps from standing variation and from a *de novo* mutation. PLoS Genet, 2012. 8(10) : p. e1003011.

[42] I. Mathieson, I. Lazaridis, N. Rohland, S. Mallick, N. Patterson, S. A. Roodenberg, E. Harney, K. Stewardson, D. Fernandes, M. Novak, K. Sirak, C. Gamba, E. R. Jones, B. Llamas, S. Dryomov, J. Pickrell, J. L. Arsuaga, J. M. B. de Castro, E. Carbonell, F. Gerritsen, A. Khokhlov, P. Kuznetsov, M. Lozano, H. Meller, O. Mochalov, V. Moiseyev, M. A. R. Guerra, J. Roodenberg, J. M. Vergès, J. Krause, A. Cooper, K. W. Alt, D. Brown, D. Anthony, C. Lalueza-Fox, W. Haak, R. Pinhasi, et D. Reich, Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. Nature, 2015. 528 : p. 499-503.

[43] L. M. Cassidy, R. Martiniano, E. M. Murphy, M. D. Teasdale, J. Mallory, B. Hartwell, et D. G. Bradley, Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015. 113(2) : p. 368-373.

[44] H. W. Witas, T. Płoszaj, K. Jędrychowska-Dańska, P. J. Witas, A. Masłowska, B. Jerszyńska, T. Kozłowski, et G. Osipowicz, Hunting for the LCT-13910*T allele between the Middle Neolithic and the Middle Ages suggests its absence in dairying LBK people entering the Kuyavia region in the 8^{th} millennium BP. PLoS ONE, 2015. 10(4) : p. e0122384.

[45] C. Gamba, E. R. Jones, M. D. Teasdale, R. L. McLaughlin, G. Gonzalez-Fortes, V. Mattiangeli, L. Domboróczki, I. Kővári, I. Pap, A. Anders, A. Whittle, J. Dani, P. Raczky, T. F. G. Higham, M. Hofreiter, D. G. Bradley, et R. Pinhasi, Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nature Communications, 2014. 5(5257) : p. 1-9.

[46] T. Płoszaj, B. Jerszyńska, K. Jędrychowska-Dańska, M. Lewandowska, D. Kubiak, K. Grzywnowicz, A. Masłowska, et H. W. Witas, Mitochondrial DNA genetic diversity and LCT-13910 and deltaF508 CFTR alleles typing in the medieval sample from Poland. HOMO - Journal of Comparative Human Biology, 2015. 66(3) : p. 229-250.

[47] A. Krüttli, A. Bouwman, G. Akgül, P. Della Casa, F. Rühli, et C. Warinner, Ancient DNA analysis reveals high frequency of European Lactase Persistence allele (T-13910) in Medieval Central Europe. PLoS ONE, 2014. 9(1) : p. e86251.

[48] D. Nagy, G. Tömöry, B. Csányi, E. Bogácsi-Szabó, Á. Czibula, K. Priskin, O. Bede, L. Bartosiewicz, C. S. Downes, et I. Raskó, Comparison of lactase persistence polymorphism in ancient and present-day Hungarian populations. American Journal of Physical Anthropology, 2011. 145(2) : p. 262-269.

[49] M. Lacan, C. Keyser, F.-X. Ricaut, N. Brucato, F. Duranthon, J. Guilaine, E. Crubézy, et B. Ludes, Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011. 108(24) : p. 9788-9791.

[50] M. Lacan, C. Keyser, F.-X. Ricaut, N. Brucato, J. Tarrús, A. Bosch, J. Guilaine, E. Crubézy, et B. Ludes, Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011. 108(45) : p. 18255-18259.

[51] O. Ó. Sverrisdóttir, A. Timpson, J. Toombs, C. Lecoeur, P. Froguel, J. M. Carretero, J. L. Arsuaga Ferreras, A. Götherström, et M. G. Thomas, Direct estimates of natural selection in Iberia indicate calcium absorption was not the only driver of lactase persistence in Europe. Molecular Biology and Evolution, 2014.

[52] K. Aoki, A stochastic model of gene-culture coevolution suggested by the "culture historical hypothesis" for the evolution of adult lactose absorption in humans. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1986. 83(9) : p. 2929-2933.

[53] J.-D. Vigne, "Les origines de la domestication animale, de l'élevage des ongulés et de la consommation de lait au Néolithiqe au Proche-Orient et en Europe", in Cultures des laits du Monde - World milk cultures

- Actes du colloque des 6 et 7 mai 2010 au Muséum d'Histoire Naturelle, M. Bieulac-Scott, Editor. 2011, Observatoire CNIEL des habitudes alimentaires : Paris. p. 22-39.

[54] A. K. Outram, N. A. Stear, R. Bendrey, S. Olsen, A. Kasparov, V. Zaibert, N. Thorpe, et R. P.Evershed, The earliest horse harnessing and milking. Science, 2009. 323(5919) : p. 1332-1335.

[55] D. Helmer, L. Gourichon, H. Monchot, J. Peters, et M. Saña Segui, "Identifying early domestic cattle from Pre-Pottery Neolithic sites on the Middle Euphrates using sexual dimorphism", in Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology 2002, First Steps of Animal Domestication, New archaeozoological approaches, J.-D. Vigne, J. Peters, and D. Helmer, Editors. 2005 : Durham. p. 86-95.

[56] J. Peters, A. von den Driesch, et D. Helmer, "The upper Euphrates-Tigris basin : Cradle of agro-pastoralism ?", in Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology 2002, Durham, First Steps of Animal Domestication, New archaeozoological approaches, J. D. Vigne, J. Peters, and D. Helmer, Editors. 2005, Oxbow Books : Oxford. p. 96-124.

[57] H. Hongo, J. A. Pearson, B. Öksüz, et G. l. i. Ilgezdi, The process of ungulate domestication at Çayönü, southeastern Turkey : a multidisciplinary approach focusing on *Bos sp.* and *Cervus elaphus*. Anthropozoologica, 2009. 44(1) : p. 63-78.

[58] M. A. Zeder et B. Hesse, The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros mountains 10,000 years ago. Science, 2000. 287(5461) : p. 2254-2257.

[59] M. A. Zeder, "A view from the Zagros : new perspectives on livestock domestication in the Fertile Crescent", in Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology 2002, Durham, First Steps of Animal Domestication, New archaeozoological approaches, J. D. Vigne, J. Peters, and D. Helmer, Editors. 2005, Oxbow Books : Oxford. p. 125-146.

[60] J.-D. Vigne, The origins of animal domestication and husbandry : a major change in the history of humanity and the biosphere. Comptes Rendus Biologies, 2011. 334(3) : p. 171-181.

[61] D. Helmer, Biometria i arqueologia a partir d'alguns exemples del Proxim Orient. Cota Zero, 1995. 11 : p. 51-60.

[62] C. F. W. Higham, Stock rearing as a cultural factor in Prehistoric Europe. Proceedings of the Prehistoric Society, 1968. 33 : p. 84-106.

[63] A. J. Legge, Excavations at Grimes Graves Norfolk 1972-1976, Fascicule 4 : Animals, Environment and the Bronze Age Economy. 1992, London : British Museum Press.

[64] I. A. Silver, "The ageing of domestic animals", in Science in archaeology : a survey of progress and research, D. R. Brothwell and E. Higgs, Editors. 1963, Basic Books : New York. p. 283-302.

[65] J.-D. Vigne et D. Helmer, Was milk a "secondary product" in the Old World Neolithisation process ? Its role in the domestication of cattle, sheep and goats. Anthropozoologica, 2007. 42(2) : p. 9-40.

[66] R. L. Lyman, Vertebrate taphonomy. Cambridge manuals in archaeology. 1994, Cambridge, UK : Cambridge University Press.

[67] J.-D. Vigne, Les mammifères post-glaciaires de Corse. Etude archéozoologique. Gallia Préhistoire. 1988 : Editions du CNRS. 334.

[68] P. Gerbault, R. Gillis, J.-D. Vigne, A. Tresset, S. Bréhard, et M. G. Thomas, Statistically robust representation and comparison of mortality profiles in archaeozoology. Journal of Archaeological Science, 2016. 71 : p. 24-32.

[69] L. Peske, Příspěvek k poznání počátku dojení skotu v pravěku (Contribution to the beginning of milking in Prehistory). Archeologické Rozhledy, 1994. 46 : p. 97-104.

[70] D. Helmer, L. Gourichon, et E. Vila, The development of the exploitation of products from *Capra* and *Ovis* (meat, milk and fleece) from the PPNB to the Early Bronze in the northern Near East (8700 to 2000 BC cal.). Anthropozoologica, 2007. 42(2) : p. 41-69.

[71] R. W. Hill, G. A. Wyse, et M. Anderson, Animal physiology. 2nd revised ed. 2004, Massachusetts : Sinauer Associates, Inc.

[72] J. Labussière, "The physiology of milk ejection : consequences on miking techniques", in Biology of lactation, J. Martinet, L.-M. Houdebine, and H. H. Head, Editors. 1999, INRA : Paris. p. 307-333.

[73] P. G. Marnet et M. Komara, Management systems with extended milking intervals in ruminants : Regulation of production and quality of milk. Journal of Animal Science, 2007. 86 : p. 47-56.

[74] M. Balasse, Keeping the young alive to stimulate the production of milk ? Differences between cattle and small stock. Anthropozoologica, 2003. 7 : p. 3-10.

[75] J. Clutton-Brock, "Contributions to discussion", in Farming practice in British Prehistory, R. J. Mercer, Editor. 1981, University Press : Edinburgh. p. 218-220.

[76] P. Halstead, Mortality models and milking : problems of uniformitarianism, optimality and equifinality reconsidered. Anthropozoologica, 1998. 27 : p. 3-20.

[77] A. J. Legge, "Aspects of cattle husbandry", in Farming practice in British Prehistory, R. J. Mercer, Editor. 1981, University Press : Edinburgh. p. 169-181.

[78] A. T. Lucas, Cattle in ancient Ireland. 1989, Kilkenny : Boethius Press.

[79] S. McGrory, E. M. Svensson, A. Götherström, J. Mulville, A. J. Powell, M. J. Collins, et T. P. O'Connor, A novel method for integrated age and sex determination from archaeological cattle mandibles. Journal of Archaeological Science, 2012. 39(10) : p. 3324-3330.

[80] C. Çakırlar, Neolithic dairy technology at the European-Anatolian frontier : implications of archaeozoological evidence from Ulucak Höyük, İzmir, Turkey, ca. 7000-5700 cal. BC. Anthropozoologica, 2012. 47(2) : p. 78-98.

[81] B. S. Arbuckle, "Caprine exploitation at Erbaba Höyük : a pottery Neolithic village in central Anatolia", in Archaeozoology of the Near East VIII, E. Vila, L. Gourichon, A. M. Choyke, and H. Buitenhuis, Editors. 2008. p. 345-365.

[82] B. S. Arbuckle, Revisiting Neolithic caprine exploitation at Suberde, Turkey. Journal of Field Archaeology, 2008. 33(2) : p. 219-236.

[83] B. De Cupere et R. Duru, Faunal remains from Neolithic Höyücek (SW-Turkey) and the presence of early domestic cattle in Anatolia. Paléorient, 2003. 29(1) : p. 107-120.

[84] B. S. Arbuckle, S. W. Kansa, E. Kansa, D. Orton, C. Çakırlar, L. Gourichon, L. Atici, A. Galik, A. Marciniak, J. Mulville, H. Buitenhuis, D. Carruthers, B. De Cupere, A. Demirergi, S. Frame, D. Helmer, L. Martin, J. Peters, N. Pöllath, K. Pawłowska, N. Russell, K. Twiss, et D. Würtenberger, Data sharing reveals complexity in the Westward spread of domestic animals across Neolithic Turkey. PLoS ONE, 2014. 9(6) : p. e99845.

[85] J. Guilaine, ed. *De la vague à la tombe : la conquête néolithique de la Méditerranée*. 2003, Le Seuil : Paris.

[86] P. Halstead et V. Isaakidou, "Early stock-keeping in Greece", in The origins and spread of stock-keeping in the Near East and Europe, S. Colledge, J. Conolly, K. Dobney, and S. Shennan, Editors. 2013, Left Coast Press : Walnut Creek. p. 129-144.

[87] N. Phoca-Cosmetatou, "Initial occupation of the Cycladic islands in the Neolithic : strategies for survival", in The first Mediterranean islanders : initial occupation and survival strategies, N. Phoca-Cosmetatou, Editor. 2011, Oxford University School of Archaeology Monographs : Oxford. p. 77-97.

[88] P. Rowley-Conwy, L. Gourichon, D. Helmer, et J. D. Vigne, "Early domestic animals in Italy, Istria, the Tyrrhenian islands and Southern France", in The origins and spread of domestic animals in Southwest Asia and Europe, S. Colledge, J. Conolly, K. Dobney, K. Manning, and S. Shennan, Editors. 2013, Left Coast Press : Walnut Creek, California. p. 161-194.

[89] R. Gillis, I. Carrère, M. Saña Seguí, G. Radi, et J. D. Vigne, Neonatal mortality, young calf slaughter and milk production during the Early Neolithic of north western Mediterranean. International Journal of Osteoarchaeology, 2016. 26(2) : p. 303-313.

[90] J. D. Vigne et D. Helmer. Nouvelles analyses sur les débuts de l'élevage dans le Centre et l'Ouest méditerranéens. in XXIV^{e} Congrès Préhistorique de France 1994 - Le Néolithique du Nord-Ouest Méditerranéen. 1999. Carcassonne.

[91] D. Helmer, L. Gourichon, H. Sidi Maamar, et J. D. Vigne, L'élevage des caprinés néolithiques dans le sud-est de la France : saisonnalité des abattages, relations entre grottes-bergeries et sites de plein-air. Anthropozoologica, 2005. 40(1) : p. 167-189.

[92] P. Halstead et G. Jones, "Bioarchaeological remains from Kalythies Cave, Rhodes", in The Neolithic period in the Dodecanese, A. Sampson, Editor. 1987, Ministry of Culture : Athens. p. 135-152.

[93] N. Phoca-Cosmetatou, The terrestrial economy of a lake settlement : the faunal assemblage from the first phase of occupation of Middle Neolithic Dispilio (Kastoria, Greece). Anaskamma 2008. 2 : p. 47-68.

[94] R. E. Gillis, Osteological and stable isotopic contributions to the study of dairy husbandry during the European Neolithic., in Musée National d'Histoire Naturelle. 2012 : Paris.

[95] R. Gillis, S. Bréhard, A. Bălăşescu, J. Ughetto-Monfrin, D. Popovici, J.-D. Vigne, et M. Balasse, Sophisticated cattle dairy husbandry at Borduşani-Popină (Romania, fifth millennium BC) : the evidence

from complementary analysis of mortality profiles and stable isotopes. World Archaeology, 2013. 45(3) : p. 447-472.

[96] M. Preston, "Neolithic shepherds and their herds in the northern Adriatic basin", in Animals in the Neolithic of Britain and Europe, D. Sirjeantson and D. Field, Editors. 2006, Oxbow Books. p. 63-94.

[97] J. Smyth, R. Gillis, M. Roffet-Salque, E. V. Johnson, D. T. Altoft, I. Kendall, M. Bartkowiak, M. Osypińska, J. Pyzel, I. Sobkowiak-Tabaka, V. Heyd, A. Marciniak, J. D. Vigne, M. Balasse, A. K. Outram, et R. P. Evershed, Integrated approaches to animal exploitation in the Central European Early Neolithic : a case study from Ludwinowo 7 (Kuyavia, Poland ; 5250-5000 cal BC). Environmental Archaeology, en préparation.

[98] M. Balasse, De l'exploitation du lait au Néolithique Moyen en Europe tempérée. Examen des modalités de sevrage des bovins par l'analyse isotopique des ossements archéologiques. 1999 : Paris VI.

[99] M. Balasse et A. Tresset, Early weaning of Neolithic domestic cattle (Bercy, France) revealed by intra-tooth variation in nitrogen isotope ratios. Journal of Archaeological Science 2002. 29 : p. 853–859.

[100] A. Tresset, Le rôle des relations homme-animal dans l'évolution économique et culturelle des sociétés des V^{e}-VI^{e} millénaires en Bassin Parisien. 1996, Université de Paris I, Panthéon-Sorbonne : Paris.

[101] M. Balasse, A. B. Smith, S. H. Ambrose, et S. R. Leigh, Determining sheep birth seasonality by analysis of tooth enamel oxygen isotope ratios : the Late Stone Age site of Kasteelberg (South Africa). Journal of Archaeological Science, 2003. 30(2) : p. 205-215.

[102] M. Balasse, L. Boury, J. Ughetto-Monfrin, et A. Tresset, Stable isotope insights (δ^{18}O, δ^{13}C) into cattle and sheep husbandry at Bercy (Paris, France, 4th millennium BC) : birth seasonality and winter leaf foddering. Environmental Archaeology, 2012. 17(1) : p. 29-44.

[103] M. Balasse, G. Obein, J. Ughetto-Monfrin, et I. Mainland, Investigating seasonality and season of birth in past herds : a reference set of sheep enamel stable oxygen isotope ratios. Archaeometry, 2012. 54(2) : p. 349-368.

[104] M. Balasse, C. Tornero, S. Bréhard, J. Ughetto-Monfrin, V. Voinea, et A. Bălăşescu, "Cattle and sheep herding at Cheia, Romania, at the turn of the fifth millennium cal BC : a view from stable isotope analysis", in Early farmers : the view from archaeology and science, A. Whittle and P. Bickle, Editors. 2014, Oxford University Press : Oxford. p. 115-142.

[105] M. Balasse, D. Frémondeau, et C. Tornero, Rythmes saisonniers des élevages préhistoriques en Europe tempérée. L'outil isotopique traceur de la distribution des naissances du cheptel domestique. Les nouvelles de l'archéologie, 2015. 138 : p. 49-54.

[106] C. Tornero, M. Balasse, M. Molist, et M. Saña, Seasonal reproductive patterns of early domestic sheep at Tell Halula (PPNB, Middle Euphrates Valley) : Evidence from sequential oxygen isotope analyses of tooth enamel. Journal of Archaeological Science : Reports, 2016. 6 : p. 810-818.

[107] R. P. Evershed, Organic residue analysis in archaeology : the archaeological biomarker revolution. Archaeometry, 2008. 50(6) : p. 895-924.

[108] S. Charters, R. P. Evershed, L. J. Goad, A. Leyden, P. W. Blinkhorn, et V. Denham, Quantification and distribution of lipid in archaeological ceramics : implications for sampling potsherds for organic residue analysis and the classification of vessel use. Archaeometry, 1993. 35(2) : p. 211-223.

[109] R. P. Evershed, C. Heron, et L. J. Goad, Analysis of organic residues of archaeological origin by high-temperature gas chromatography and gas chromatography-mass spectrometry. The Analyst, 1990. 115 : p. 1339-1342.

[110] M. Correa-Ascencio et R. P. Evershed, High throughput screening of organic residues in archaeological potsherds using direct methanolic acid extraction. Analytical methods, 2014. 6 : p. 1330-1340.

[111] M. S. Copley, R. P. Evershed, P. J. Rose, A. Clapham, D. N. Edwards, et M. C. Horton, Processing palm fruits in the Nile Valley — biomolecular evidence from Qasr Ibrim. Antiquity, 2001. 75(289) : p. 538-542.

[112] M. Roffet-Salque, M. Regert, R. P. Evershed, A. K. Outram, L. J. E. Cramp, O. Decavallas, J. Dunne, P. Gerbault, S. Mileto, S. Mirabaud, M. Pääkkönen, J. Smyth, L. Šoberl, H. L. Whelton, A. Alday-Ruiz, H. Asplund, M. Bartkowiak, E. Bayer-Niemeier, L. Belhouchet, F. Bernardini, M. Budja, G. Cooney, M. Cubas, E. M. Danaher, M. Diniz, L. Domboróczki, C. Fabbri, J. E. González-Urquijo, J. Guilaine, S. Hachi, B. N. Hartwell, D. Hofmann, I. Hohle, J. J. Ibáñez, N. Karul, F. Kherbouche, J. Kiely, K. Kotsakis, F. Lueth, J. P. Mallory, C. Manen, A. Marciniak, B. Maurice-Chabard, M. A. Mc Gonigle, S. Mulazzani, M. Özdoğan, O. S. Perić, S. R. Perić, J. Petrasch, A.-M. Pétrequin, P. Pétrequin, U. Poensgen, C. J. Pollard, F. Poplin, G. Radi, P. Stadler, H. Stäuble, N. Tasić, D. Urem-Kotsou, J. B. Vuković, F. Walsh, A. Whittle,

S. Wolfram, L. Zapata-Peña, et J. Zoughlami, Widespread exploitation of the honeybee by early Neolithic farmers. Nature, 2015. 527 : p. 226-230.

[113] M. Regert, T. Devièse, A.-S. Le Hô, et A. Rougeulle, Reconstructing ancient Yemeni commercial routes during the Middle Ages using a structural characterization of terpenoid resins. Archaeometry, 2008. 50(4) : p. 668-695.

[114] M. S. Copley, R. Berstan, S. N. Dudd, G. Docherty, A. J. Mukherjee, V. Straker, S. Payne, et R. P. Evershed, Direct chemical evidence for widespread dairying in prehistoric Britain. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003. 100(4) : p. 1524-1529.

[115] S. Mirabaud, C. Rolando, et M. Regert, Molecular criteria for discriminating adipose fat and milk from different species by nanoESI MS and MS/MS of their triacylglycerols : application to archaeological remains. Analytical Chemistry, 2007. 79(16) : p. 6182-6192.

[116] L. J. E. Cramp, J. Jones, A. Sheridan, J. Smyth, H. Whelton, J. Mulville, N. Sharples, et R. P. Evershed, Immediate replacement of fishing with dairying by the earliest farmers of the northeast Atlantic archipelagos. Proceedings of the Royal Society B, 2014. 281 : p. 20132372.

[117] J. Smyth et R. P. Evershed, Milking the megafauna : Using organic residue analysis to understand early farming practice. Environmental Archaeology, 2016. 21(3) : p. 214-229.

[118] M. S. Copley, R. Berstan, A. J. Mukherjee, S. N. Dudd, V. Straker, S. Payne, et R. P. Evershed, Dairying in antiquity. III. Evidence from absorbed lipid residues dating to the British Neolithic. Journal of Archaeological Science, 2005. 32(4) : p. 523-546.

[119] O. E. Craig, V. J. Steele, A. Fischer, S. Hartz, S. H. Andersen, P. Donohoe, A. Glykou, H. Saul, D. M. Jones, E. Koch, et C. P. Heron, Ancient lipids reveal continuity in culinary practices across the transition to agriculture in Northern Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011. 108(44) : p. 17910-17915.

[120] M. Salque, P. I. Bogucki, J. Pyzel, I. Sobkowiak-Tabaka, R. Grygiel, M. Szmyt, et R. P. Evershed, Earliest evidence for cheese making in the sixth millennium BC in northern Europe. Nature, 2013. 493 : p. 522-525.

[121] C. Debono Spiteri, R. E. Gillis, M. Roffet-Salque, L. Castells Navarro, J. Guilaine, I. M. Muntoni, M. Saña Segui, D. Urem-Kotsou, H. L. Whelton, O. E. Craig, J. D. Vigne, et R. P. Evershed, Regional asynchronicity in dairy production and processing in early farming communities of the northern Mediterranean. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, sous presse.

[122] L. Šoberl, A. Žibrat Gašparič, M. Budja, et R. P. Evershed, Early herding practices revealed through organic residue analysis of pottery from the early Neolithic rock shelter of Mala Triglavca, Slovenia. Documenta Praehistorica XXXV, 2008 : p. 253-260.

[123] M. W. Gregg, E. B. Banning, K. Gibbs, et G. F. Slater, Subsistence practices and pottery use in Neolithic Jordan : molecular and isotopic evidence. Journal of Archaeological Science, 2009. 36(4) : p. 937-946.

[124] P. I. Bogucki, Ceramic sieves of the Linear Pottery culture and their economic implications. Oxford Journal of Archaeology, 1984. 3(1) : p. 15-30.

[125] L. J. E. Cramp, R. P. Evershed, M. Lavento, P. Halinen, K. Mannermaa, M. Oinonen, J. Kettunen, M. Perola, P. Onkamo, et V. Heyd, Neolithic dairy farming at the extreme of agriculture in Northern Europe. Proceedings of the Royal Society B, 2014. 281(1791) : p. 20140819.

[126] P. C. Sabeti, P. Varilly, B. Fry, J. Lohmueller, E. Hostetter, C. Cotsapas, X. Xie, E. H. Byrne, S. A. McCarroll, R. Gaudet, S. F. Schaffner, et E. S. Lander, Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations. Nature, 2007. 449(7164) : p. 913-918.

[127] S. Shennan, Demographic continuities and discontinuities in Neolithic Europe : evidence, methods and implications. Journal of Archaeological Method and Theory, 2013. 20(2) : p. 300-311.

[128] S. Shennan, S. S. Downey, A. Timpson, K. Edinborough, S. Colledge, T. Kerig, K. Manning, et M. G. Thomas, Regional population collapse followed initial agriculture booms in mid-Holocene Europe. Nature Communications, 2013. 4 : p. 2486.

[129] K. W. Wirtz et C. Lemmen, A global dynamic model for the Neolithic transition. Climatic Change, 2003. 59(3) : p. 333-367.

[130] M. Karmin, L. Saag, M. Vicente, M. A. W. Sayres, M. Järve, U. G. Talas, S. Rootsi, A.-M. Ilumäe, R. Mägi, M. Mitt, L. Pagani, T. Puurand, Z. Faltyskova, F. Clemente, A. Cardona, E. Metspalu, H. Sahakyan, B. Yunusbayev, G. Hudjashov, M. DeGiorgio, E.-L. Loogväli, C. Eichstaedt, M. Eelmets, G. Chaubey, K. Tambets, S. Litvinov, M. Mormina, Y. Xue, Q. Ayub, G. Zoraqi, T. S. Korneliussen, F. Akhatova, J.

Lachance, S. Tishkoff, K. Momynaliev, F.-X. Ricaut, P. Kusuma, H. Razafindrazaka, D. Pierron, M. P. Cox, G. N. N. Sultana, R. Willerslev, C. Muller, M. Westaway, D. Lambert, V. Skaro, L. Kovačević, S. Turdikulova, D. Dalimova, R. Khusainova, N. Trofimova, V. Akhmetova, I. Khidiyatova, D. V. Lichman, J. Isakova, E. Pocheshkhova, Z. Sabitov, N. A. Barashkov, P. Nymadawa, E. Mihailov, J. W. T. Seng, I. Evseeva, A. B. Migliano, S. Abdullah, G. Andriadze, D. Primorac, L. Atramentova, O. Utevska, L. Yepiskoposyan, D. Marjanović, A. Kushniarevich, D. M. Behar, C. Gilissen, L. Vissers, J. A. Veltman, E. Balanovska, M. Derenko, B. Malyarchuk, A. Metspalu, S. Fedorova, A. Eriksson, A. Manica, F. L. Mendez, T. M. Karafet, K. R. Veeramah, N. Bradman, M. F. Hammer, L. P. Osipova, O. Balanovsky, E. K. Khusnutdinova, K. Johnsen, M. Remm, M. G. Thomas, C. Tyler-Smith, P. A. Underhill, E. Willerslev, R. Nielsen, M. Metspalu, R. Villems, et T. Kivisild, A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture. Genome Research, 2015. 25 : p. 459-466.

[131] A. K. Outram, C. J. Knüsel, S. Knight, et A. F. Harding, Understanding complex fragmented assemblages of human and animal remains : a fully integrated approach. Journal of Archaeological Science, 2005. 32(12) : p. 1699-1710.

[132] P. C. R. Parmenter, E. V. Johnson, et A. K. Outram, Inventing the Neolithic ? Putting evidence-based interpretation back into the study of faunal remains from causewayed enclosures. World Archaeology, 2015. 47(5) : p. 819-833.