

**UNIVERSITE TOULOUSE III – PAUL SABATIER
U.F.R. SVT**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA**

THÈSE

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE TOULOUSE III
DOCTEUR DE LA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL**

Discipline: Anthropologie biologique

présentée et soutenue publiquement

Par **Stéphane Mazières**

Le 25 septembre 2006

Titre:

**LE PEUPEMENT AMERINDIEN DE LA GUYANE FRANÇAISE :
APPORT DES MARQUEURS MOLECULAIRES**

Membres du jury

LARROUY Georges, Professeur émérite Université Paul Sabatier, Toulouse,
directeur de thèse

SALZANO Francisco, Professeur Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto
Alegre, directeur de thèse

CRUBEZY Eric, Professeur Université Paul Sabatier, Toulouse

MORAL Pedro, Professeur Universitat de Barcelona

Membres invités

BOETSCH Gilles, DR CNRS, Marseille

DUGOUJON Jean-Michel, DR CNRS, Toulouse

HERNANDEZ Miquel, Professeur Universitat de Barcelona

LUDES Bertrand, Professeur Université Louis Pasteur, Strasbourg

SEVIN André, IR CNRS Toulouse

JOLY Nicolle, PMI, Cayenne

AUTEUR: Stéphane MAZIERES

TITRE: Le peuplement amérindien de Guyane française : apport des marqueurs moléculaires.

DIRECTEURS DE THESE: Pr. Georges LARROUY et Pr. Francisco SALZANO

RESUME en français

Pour appréhender l'histoire du peuplement autochtone de Guyane française, six populations indiennes (Palikur, Emerillon, Kaliña, Wayampi, Apalaí et Matsiguenga) ont été examinées pour les marqueurs de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y, et trois testées pour sept loci autosomaux. Après extraction de l'ADN des sérums ou hématies prélevés sur le terrain, les fragments ont été amplifiés par PCR, analysés par digestion enzymatique et séquençage automatique à la recherche des composantes biologiques amérindiennes principales. Notre travail démontre que chez les populations amérindiennes, la dérive génétique n'explique pas toute la variabilité génétique. Notamment, l'interprétation associant anthropobiologie, ethnologie, linguistique et histoire a révélé son utilité. Enfin, ce travail a montré l'implication directe des groupes non amérindiens dans la dynamique de mise en place des populations indiennes de Guyane française.

MOTS-CLES

Amérindiens, populations, Guyane française, peuplement, ADN

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE

Anthropologie biologique

INTITULES ET ADRESSES DES LABORATOIRES

Centre d'Anthropologie, 39 allées Jules Guesde, 31000 Toulouse.

Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15053, 91501-970 Porto Alegre, RS, Brazil.

*Quand le dernier arbre sera abattu,
La dernière rivière empoisonnée,
Le dernier poisson capturé,
Alors seulement vous vous apercevrez que l'argent ne se mange pas.*

Parole amérindienne (Brésil)

*A mes parents, Catherine et Pierre,
A mes grands-parents, Manou, Gine,
Et Coco.*

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens à remercier le Professeur Georges Larrouy pour la confiance qu'il m'a accordée en me proposant de poursuivre des travaux inestimables à ses yeux. On ne peut valoriser la marque de cette confiance qu'en connaissant la force des liens qui le rattachent à la Guyane. Qu'il soit également remercié pour son soutien permanent, qu'il ait été scientifique comme moral.

Je remercie aussi le Professeur Eric Crubézy d'avoir accepté de m'encadrer durant cette thèse. A lui aussi je voudrais souligner sa dynamique et le soutien qu'il a pu m'apporter.

Enfin, je remercie tout particulièrement le professeur Francisco Salzano pour son accueil et sa disponibilité sans lesquels mon intégration et le déroulement de mes séjours n'auraient pas été aussi remarquables.

Que ces trois personnes soient également remerciées pour leurs conseils, leur disponibilité sans égal et leur rigueur scientifique sans lesquels je n'aurai pas émergé du capharnaüm parfois rencontré. Enfin, je souhaiterais leur adresser ma profonde reconnaissance pour m'avoir permis d'aller sur le terrain et notamment d'apprécier ce que la Guyane renferme de piquant, d'humide, de sucré et d'humain. Mais de ces années passées à leurs côtés, je retiendrai surtout les hommes qu'ils sont.

Au titre de l'action "La Guyane et l'évolution du peuplement amérindien du Nord-est amazonien", remercions le Centre d'Anthropologie, le Ministère de la Culture et spécialement le CNRS en Guyane (direction: A. Pavé).

De la même manière, un grand merci à Nicolle Joly pour son rôle de premier rang dans ce travail et surtout pour toute sa gentillesse.

Du laboratoire, je n'oublierai jamais Denise Larrouy, Line Hillat, Morgane Gilbert, Clotilde Coudray, Jacques Coularou, Jean-Michel Dugoujon et surtout Evelyne Guitard et le Professeur Jean-François Magnaval pour avoir égayé nombre manipulations et déjeuners. De tous, je tiens spécialement à saluer André Sevin, sans qui toutes mes aventures ne seraient pas arrivées. Merci à vous tous pour ces moments partagés.

Merci aussi au Professeur Norbert Telmon d'être venu participer à l'aventure.

Je remercie sincèrement le Professeur Rougé et le Docteur Grimoud pour leur soutien lors des épreuves administratives.

Ma profonde reconnaissance pour les Professeurs Gilles Boëtsch et Pedro Moral qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'être les rapporteurs de ce travail. Aussi, je tiens à remercier

le Pr. Bertrand Ludes, le Pr. Georges Larrouy, le Pr. Miquel Hernandez, le Dr. Jean-Michel Dugoujon et les membres invités André Sevin et Nicolle Joly d'avoir accepté de juger ce travail.

Merci aussi à Emili González-Pérez, Marc Vía, Antoni López, Esther Esteban, Magda Gaya Vidal, Mireia Esparza, Neus Martínez Abadías, Rolando González-José, Sergio Avena et Marilina Martucci pour vos coups de pouce et ces moments passés entre Catalogne et Argentine. Merci aussi de m'avoir fait connaître cette dernière et guidé à travers la langue de Cervantès. Je n'oublierai jamais la touche de Gardel que certains y ont apportée. La proxima vez, Sergio, vendré con vos a la cancha de Boca! Un grand merci à Raúl Carnese pour son accueil et ces merveilleux séjours à Buenos Aires. Enfin, salut et merci à Claudio Bravi! En espérant que nos chemins se croisent à nouveau. Un abrazo grande chicos!

A mes inoubliables compagnons brésiliens Carlos André da Veiga Lima Rosa, Verônica Zembrzuski, Fabiana Kohlrausch, Jana Jaeger, Ana Paula Guimarães, Andrea Marrero, Tatiana Pereira, Jacqueline Battilana, Shaiane Goulart Crossetti, Marilu Fiegenbaum, Silvana de Almeida, Sidia Callegari-Jacques, Mara Hutz et Cátira Bortolini. Merci pour votre extraordinaire accueil, votre gentillesse, votre aide surtout et tous les instants vécus. A de futurs churrascos...

Merci à William Rendu, Anthony Baudon, Odile et Solange Rigaud, Nathalie Grenet, Mélanie Frelat, Maxime Malfilâtre et Camille Scaon, amis, compères, complices et éléments catalyseurs de ma vie. Courage, bonheur et santé pour tous.

Enfin et surtout, merci à ma famille, Cathy, Pierre, Françoise, Alain, Luc, Margaux, Alex, Antho et spécialement mes grands-parents, qui n'ont jamais cessé de me soutenir et de croire en moi.

Ce travail a pu être réalisé grâce au soutien de l'Institut Pasteur, l'IRD et le Centre d'Hémostylogie du CNRS. Les missions qui en ont fourni le matériel ont été réalisées en 1962, 1971 (Owampi, Emerillon, Oyana). Entre 1976 et 1982 pour les Palikur et les Kaliña par le Docteur Franck Joly et son épouse Nicolle.

*Ce travail se veut plus particulièrement dédié au **docteur Franck Joly**. Médecin d'un rare dévouement aux populations dont il a eu la santé en charge, il a en 1971, lors d'une mission conjointe avec l'Institut Pasteur et notre équipe, attiré notre attention sur les Palikur. Dès 1974 avec son épouse Nicolle, il entreprend la mise en forme des généalogies des Palikur résidants sur la rive guyanaise de l'Oyapock en même temps que les premiers prélèvements biologiques. Nous réaliserons avec lui plusieurs enquêtes de terrain. Affecté à l'hôpital André Bouron de Saint Laurent du Maroni, il poursuivra avec notre équipe les travaux sur les Palikur et entreprendra une étude analogue sur les Kaliña, interrompue par sa mort. C'est un homme rare dont la chaleureuse humanité a marqué tous ceux qui l'ont approché.*

G.L.

Ce travail est aussi dédié aux nations amérindiennes de la Guyane Française, Palikur, Kaliña, Oyampi, Emerillon, Oayana qui en constituent l'objet. Il veut souligner à travers leur histoire génétique, la dynamique originale de chacune d'entre elles.

Nous les remercions donc et pensons avoir contribué utilement à la reconstitution de leur parcours.

TABLE DES MATIERES

	Page
Introduction générale	14
1^{ère} PARTIE : le peuplement de l'Amérique: synthèse et questions	19
I.1 L'origine asiatique du peuplement.....	20
I.2 Ancienneté du peuplement et voies de passage vers l'Amérique.....	21
I.2.1 La Béringie.....	21
I.2.2 Le littoral Pacifique.....	21
I.2.3 Les voies de passage plus hypothétiques.....	23
I.2.4 L'outil génétique et l'ancienneté du peuplement.....	23
I.3 Le nombre de vagues de migration.....	25
I.3.1 Théorie des trois vagues migratoires.....	25
I.3.2 Théorie de la vague migratoire unique.....	26
I.3.3 Théorie des deux composantes biologiques.....	27
I.4 Les questions qui demeurent.....	28
2^{ème} PARTIE : Anthropologie, génétique des populations et marqueurs moléculaires ... 30	
I.1. Les concepts de la génétique des populations.....	31
I.1.1 Définir la population et choisir l'échantillon.....	31
I.1.2 Le polymorphisme génétique.....	33
I.1.3 Le déséquilibre de liaison, l'haplotype et l'haplogroupe.....	33
I.1.4 L'équilibre de Hardy-Weinberg.....	35
I.1.5 Les variations du polymorphisme génétique.....	36
I.1.5.a <i>Le choix non panmictique du conjoint</i>	36
I.1.5.b <i>Les variations d'effectif: dérive génétique et goulot d'étranglement</i>	36
I.1.5.c <i>Les mouvements d'individus: migration, effet fondateur et fusion-fission</i>	37
I.1.5.d <i>La sélection naturelle</i>	40
I.1.6 Les problèmes rencontrés par l'Anthropologue.....	42
I.1.6.a <i>Les limites des méthodes classiques</i>	42
I.1.6.a <i>Le polymorphisme, dérive génétique ou sélection naturelle?</i>	45
II.2 Les marqueurs moléculaires.....	49
II.2.1 L'ADN: structure et fonction biologique.....	49
II.2.2 Les marqueurs moléculaires fréquemment utilisés.....	52
II.2.2.a <i>Les SNPs (Single nucleotide polymorphisms)</i>	52
II.2.2.b <i>Les SINEs (Short Interspersed Repetitive Elements)</i>	54
II.2.2.c <i>Les SSLP (Simple Sequence Length Polymorphisms)</i>	56

II.2.3 L'ADN mitochondrial.....	57
II.2.3.a Description.....	57
II.2.3.b La région de contrôle (D-Loop).....	59
II.2.3.c La 9bp deletion.....	60
II.2.3.d Propriétés de l'ADN mitochondrial.....	60
II.2.4 Le chromosome Y.....	62
II.2.4.a Description.....	62
II.2.4.b La région non-recombinante (NRY).....	63
II.2.5 Quelques exemples d'application.....	64
II.2.5.a Populations anciennes et identification.....	64
II.2.5.b Paléoépidémiologies et paléopathologies.....	64
II.2.5.c L'Eve et l'Adam africains.....	65
II.2.5.d L'horloge moléculaire.....	65
II.2.5.e Métissage.....	66
II.2.5.f Peuplement et mouvement de populations.....	67
II.3 Les marqueurs à transmission uniparentale en Amérique.....	68
II.3.1 La diversité génétique de l'ADN mitochondrial amérindien.....	68
II.3.1.a L'haplogroupe X.....	69
II.3.1.b Les haplogroupes composés.....	72
II.3.2 Variabilité génétique du chromosome Y amérindien.....	73
II.4 Conclusion.....	75
3^{ème} PARTIE. La Guyane française : entre Guyanes et Amazonie.....	76
III.1 Description physique du cadre de notre étude.....	77
III.1.1 Les Guyanes.....	77
III.1.2 Géographie et climat de la Guyane française.....	79
III.1.3 Couverture végétale de la Guyane française.....	80
III.2 Les populations amérindiennes de Guyane française : aspects culturels, historiques et démographiques.....	83
III.2.1 Les familles linguistiques de Guyane et leur histoire.....	83
III.2.1.a Les Arawak.....	84
III.2.1.b Les Karib.....	87
III.2.1.c Les Tupi-guaraní.....	89
III.2.2 Les populations amérindiennes de Guyane française.....	91
III.2.2.a Les populations du littoral.....	93
- Kaliña.....	95
- Palikur.....	98
- Arawak-Lokono.....	104
III.2.2.b Les populations de l'intérieur.....	105
- Wayampi.....	107
- Emerillon.....	109

- Wayana.....	110
III.2.3 Le groupe voisin Apalaí.....	111
III.2.4 Les Matsigenka: une population Arawak péruvienne.....	112
III.3 Le peuplement autochtone postcolombien.....	114
III.4 Conclusion.....	117
4^{ème} PARTIE. Analyse moléculaire des populations de Guyane française.....	119
IV.1 Matériel et Méthodes.....	120
IV.1.1 Description des échantillons.....	120
IV.1.2 Les enquêtes généalogiques.....	122
IV.1.3 Protocoles d'extraction de l'ADN.....	123
<i>IV.1.3.a Kit NucleoSpin® Blood QuickPure (Macherey-Nagel).....</i>	<i>123</i>
<i>IV.1.3.b Méthode du phénol-chloroforme-alcool isoamylique.....</i>	<i>124</i>
<i>IV.1.3.c Méthode de Lahiri et Nurnberger (1991).....</i>	<i>124</i>
<i>IV.1.3.d kit QIAmp MiniKit (Qiagen).....</i>	<i>125</i>
IV.1.4 Analyse de l'ADN mitochondrial.....	126
<i>IV.1.4.a Méthodes d'analyse des polymorphismes de longueur.....</i>	<i>126</i>
- Visualisation des fragments avant digestion enzymatique.....	128
- Digestion enzymatique et lecture des fragments digérés.....	128
- Détermination de la 9bp-deletion.....	129
<i>IV.1.4.b Séquençage de la région de contrôle (kit BigDye™ Terminator, AppliedBiosystem, v1.1).....</i>	<i>130</i>
- Purification des produits de PCR.....	130
- Estimation de la quantité d'ADN obtenue.....	130
- Réaction de séquence.....	131
- Précipitation à l'éthanol-acide acétique.....	131
- Séquençage automatique.....	131
<i>IV.1.4.c Séquençage de la région de contrôle (DYEnamic™ ET Dye Terminator Cycle Sequencing Kit for MegaBACE™ DNA Analysis Systems, Amersham Biosciences).....</i>	<i>132</i>
- Protocole de purification utilisé.....	132
- Estimation de la quantité d'ADN obtenue.....	132
- Réaction de séquence.....	133
- Précipitation.....	133
- Séquençage automatique.....	133
IV.1.5 Analyse du chromosome Y.....	134
<i>IV.1.5.a Amplification des polymorphismes bialléliques.....</i>	<i>137</i>
<i>IV.1.5.b Digestion enzymatique et lecture des génotypes.....</i>	<i>137</i>
IV.1.6 Analyse des marqueurs autosomaux.....	139

IV.1.6.a	<i>Amplification des polymorphismes de longueur</i>	139
IV.1.6.b	<i>Digestion enzymatique et visualisation des fragments</i>	141
IV.1.7	Critères de validation des résultats.....	142
IV.1.7.a	<i>Les précautions de manipulation requises</i>	142
IV.1.7.b	<i>Réitération des manipulations et croisement avec les</i> <i>généalogies</i>	143
IV.1.7.c	<i>Les mutations fantômes et la méthode du Network (Bandelt et</i> <i>al., 2002)</i>	143
IV.2	Analyses statistiques.....	145
IV.2.1	Paramètres statistiques estimés à partir des fréquences alléliques.....	145
IV.2.2	Paramètres statistiques estimés à partir des profils HVI.....	146
IV.2.3	Estimations des paramètres démographiques	146
IV.2.4	Analyse comparative.....	147
IV.2.5	Tests de corrélation.....	148
IV.2.6	Simulation informatique de l'exogamie de clan.....	149
IV.3	Les marqueurs moléculaires en Guyane française: Résultats.....	150
IV.3.1	Les marqueurs autosomaux.....	150
IV.3.1.a	<i>Test de l'équilibre de Hardy-Weinberg</i>	151
IV.3.1.b	<i>Fréquences alléliques et différenciation génique</i>	151
IV.3.2	Les marqueurs à transmission uniparentale.....	152
IV.3.2.a	<i>Distribution des lignées fondatrices paternelles</i>	152
IV.3.2.b	<i>Distribution des lignées fondatrices maternelles</i>	153
IV.3.2.c	<i>Variations de séquence de la région HVI et distribution des</i> <i>haplotypes</i>	154
IV.3.3	Indices de diversité génétique.....	159
IV.3.4	Fréquences des haplogroupes, profils haplotypiques HVI et relations génétiques.....	160
IV.4	Le peuplement amérindien de Guyane française: éléments de discussion.....	163
IV.4.1	Méthode du <i>median-joining network</i> et validation des profils HVI....	163
IV.4.2	Métissage et passé historique.....	165
IV.4.3	Mise en place des Palikur et des Emerillon.....	172
IV.4.3.a	<i>Effets du goulot d'étranglement sur la diversité génétique</i> ...	176
IV.4.3.b	<i>Effets de l'exogamie de clan sur la diversité génétique</i>	178
IV.4.4	Les relations avec le groupe arawak Matsiguenga.....	180
IV.4.5	La Guyane française dans le complexe amazonien.....	181
IV.4.5.a	<i>Confrontation marqueurs classiques et moléculaires</i>	181
IV.4.5.b	<i>Vision panoramique de l'ADN mitochondrial</i>	185
IV.5	Conclusions.....	188
	Conclusions générales	189
	Bibliographie	193

Annexes	221
Mazières S, Sevin A, Bonnet F, Crubézy E, Salzano FM, Larrouy G. Genetic Studies in French Guiana Populations: Synthesis. Am J Phys Anthropol. Soumis pour publication.	222
Mazières S, Guitard E, Sevin A, Joly N, Dugoujon J-M, Salzano F, Larrouy G, Crubézy E. 2006. Structure génétique et histoire biologique de trois populations amérindiennes de Guyane française. Anthropol 11:51-59.....	248
Origine des clans Palikur.....	257

Abréviations:

%: pourcent
 °C: degré Celsius
 µg: microgramme
 µl: microlitre
 Å: angström
 ADNmt: ADN mitochondrial
 cm³: centimètre cube
 dNTP: désoxyribonucléotide
 g: gramme
 h: heure
 km: kilomètre
 km²: kilomètre carré
 M: molaire (nombre de moles par litre)
 min: minute
 ml: millilitre
 mm: millimètre
 mM: millimolaire
 N: nombre de sujets
 ng: nanogramme
 pmol: picomole
 rpm: nombre de tours par minute
 sec: seconde
 U: unité
 xg: vitesse de centrifugation
 χ²: chi-deux

INTRODUCTION GENERALE

L'Amérique fascine tant pour l'histoire de sa découverte que par sa richesse archéologique. De plus, sa position géographique particulière fait de ce continent l'une des régions du monde à avoir été peuplées les plus tardivement. L'Amérique a toujours suscité un grand intérêt chez les anthropologues (Greenberg *et al.*, 1986; Campbell, 1997; Crubézy *et al.*, 2002). Les populations amérindiennes sont aussi le centre d'intérêt de l'essentiel des études menées sur ce continent. Celles-ci tentent d'appréhender le peuplement initial de l'Amérique, dont les étapes principales sont aujourd'hui pressenties malgré certains désaccords relatifs notamment à l'ancienneté de la colonisation et la façon dont les premiers colonisateurs seraient arrivés (Torroni *et al.*, 1992; Horai *et al.*, 1993; Merriwether *et al.*, 1995; Underhill *et al.*, 1996; Bonatto et Salzano, 1997; Salzano, 2002).

Parmi ces travaux, ceux menés en Amérique du Sud fournissent certainement les éléments de réponse les plus informatifs (Dillehay et Collins, 1988; Bahn, 1993; Roosevelt *et al.*, 1996; Meltzer, 1997; Bortolini *et al.*, 2003; Neves *et al.*, 2003; Pucciarelli *et al.*, 2006). Par ailleurs, c'est également sur ce même continent Sud que les études sont les plus nombreuses (Ward et Neel, 1970; 1976; Salzano, 1971; Black *et al.*, 1988; Rothhammer et Silva, 1990; Urban, 1992; Callegari-Jacques *et al.*, 1994; Cavalli-Sforza *et al.*, 1994; Rothhammer *et al.*, 1997; Bortolini *et al.*, 1998; Demarchi *et al.*, 2001a; Keyeux *et al.*, 2002). L'Amérique du Sud bénéficie donc d'un exceptionnel éventail de données, alliant archéologie, linguistique, ethnologie et biologie.

Cependant, alors que certaines régions sud-américaines apportent de plus en plus d'informations en partie à cause de leur localisation particulière (Andes, Chaco, Terre de Feu), la frange Nord-Est de l'Amérique du Sud fait figure d'exception. Malgré une position également cruciale qui la place à la jonction des aires d'expansion de trois familles linguistiques (Karib, Tupí et Arawak) et que délimite au Sud le fleuve Amazone, très probable voie essentielle de communication et de pénétration, cette région appelée Guyanes n'a pas connu la même densité des recherches. Sans doute les conditions environnementales y sont elles pour quelque chose.

De plus, les Guyanes ne jouissent pas d'un climat favorable à la conservation des restes archéologiques. Les témoins des différentes étapes de la mise en place ancienne sont donc difficilement accessibles. En effet, les Amérindiens utilisaient essentiellement (et utilisent encore) la matière végétale ou organique pour la construction de leur habitat et de leur mobilier. Ceux-ci se dégradent rapidement dans des conditions climatiques tropicales. Quelques restes organiques ont cependant pu bénéficier de conditions taphonomiques exceptionnelles (milieu anaérobie notamment) dont les pirogues enfouies dans la vase sont la

parfaite illustration. De la même manière, les restes humains survivent difficilement aux conditions taphonomiques qu'imposent le climat et le sol guyanais. A ce titre, une entrevue entre notre équipe et le chef du service des urgences de Cayenne nous apprendra qu'un corps mis en terre disparaît entièrement au bout de 5 ans. Les chances de mettre à jour une sépulture s'amenuisent encore plus quand on sait que les Amérindiens ont souvent pour coutume de brûler leurs défunts. Les céramiques et les pièces lithiques sont donc les principaux vestiges à partir desquels une reconstitution de l'occupation ancienne guyanaise peut être envisageable. A ce jour, cette reconstruction n'a été réalisable que pour la bande littorale (Rostain, 1994).

Le statut de la Guyane française s'inscrit directement dans le contexte scientifique inachevé des Guyanes que nous venons de décrire. Les premières découvertes archéologiques remontent à 1821, avec la mise au jour d'une pirogue intacte, d'une pagaie et des poteries par Jesse de Forest, mais jusqu'au milieu du 20^{ème} siècle, peu de vestiges seront examinés en Guyane française en raison du développement tardif de l'archéologie (Rostain, 1994). Les découvertes les plus nombreuses et les plus prestigieuses se font alors dans les pays limitrophes. Emilio Goeldi (directeur du Musée de Belém renommé Museu Paraense Emilio Goeldi en 1931) découvre en 1895 deux puits funéraires artificiels sur la rive de la rivière Cunani, dont il rapporte les premières pièces du complexe Aristé. De la même manière, Betty Meggers et Clifford Evans ont prospecté sur le littoral d'Amapá et l'embouchure de l'Amazone (Ile de Marajó). Leurs travaux sont aujourd'hui une référence pour l'archéologie amazonienne.

Parce que l'archéologie se heurte aux conditions environnementales, la biologie peut se révéler comme une approche complémentaire à la compréhension du peuplement autochtone de la Guyane française. La Guyane abrite actuellement cinq populations amérindiennes dont les traits culturels ont su être conservés. Au cours des missions menées par le Pr. G. Larrouy (CNRS) avec le soutien de l'Institut Pasteur, de nombreux échantillons sanguins de ces populations ont été prélevés dans le respect des règles d'éthique. Dès les années 1960, les premières études biologiques sur les groupes indiens de Guyane française ont alors été conduites sur la base de plusieurs systèmes érythrocytaires, sériques et hémoglobiniques du sang (Larrouy *et al.*, 1964a,b; Bonnet, 1990; Dugoujon *et al.*, 1994a,b; repris dans Mazières *et al.*, [soumis pour publication]).

Les résultats obtenus ont montré une intéressante corrélation entre la biologie et l'ethnohistoire avec l'individualisation génétique de deux groupes (Emerillon et Palikur) malgré un taux de métissage chez un groupe littoral (Kaliña) 2 à 30 fois supérieur à celui détecté parmi 17 autres populations (Ward *et al.*, 1975; Neel *et al.*, 1977; Black *et al.*, 1988;

Callegari-Jacques *et al.*, 1994; Santos *et al.*, 1998; Goicoechea *et al.*, 2001a). En effet, l'image biologique des Emerillon a été interprétée comme résultant du sévère goulot d'étranglement survenu dans les années 1950. En ce qui concerne les Palikur, leur particularité génétique serait en relation avec leur caractéristique organisation sociale clanique qui interdit l'exogamie de population. A noter également la présence du facteur Diego A, un allèle fréquent dans certaines populations asiatiques qui rappelle l'origine asiatique commune à tous les Amérindiens (Cavalli-Sforza *et al.*, 1994).

Cependant, ces travaux n'ont pas permis de relier formellement les populations de Guyane française à un quelconque groupe amazonien et des zones d'ombre demeurent (O'Rourke et Suarez, 1985; Mazières *et al.*, [Annexe 1]). Une vision moléculaire pourrait donc fournir de nouveaux éléments quant à l'étude du peuplement des Guyanes. Notamment, l'analyse des traceurs des lignées maternelles et paternelles permettrait d'apprécier le comportement génétique des Palikur et des Emerillon et de reconsidérer les hypothèses émises jusque-là (goulot d'étranglement et endogamie). De même, les mêmes marqueurs permettraient d'affiner les résultats observés chez les Kaliña comme les relations génétiques avec les groupes voisins. Enfin, seul véritable représentant organisé en population du stock linguistique Arawak en Guyane, les Palikur semblent constituer une unité biologique particulière. Leur comparaison avec une population Arawak de la frange occidentale de l'Amazonie pourrait venir conforter l'hypothèse avancée par les linguistes d'une origine péri andine (Urban, 1992; Campbell, 1997).

Les échantillons sanguins prélevés sont aujourd'hui conservés au Centre d'Anthropologie de Toulouse (FRE 2960) et sont le substrat du projet collectif de recherche "La Guyane française et le peuplement autochtone du Nord-Est amazonien" (direction : Pr. Larrouy) dont le but est l'application des techniques de la biologie moléculaire pour une approche des groupes indiens de Guyane française par les marqueurs portés par l'ADN (Acide DésoxyriboNucléique, notre patrimoine génétique). Ce projet a été l'occasion d'unir scientifiquement notre équipe à celle du Pr. Salzano de l'UFGRS (Porto Alegre), également détentrice de nombreux échantillons de groupes amazoniens. Ainsi, l'approche biologique du peuplement permettra de remonter à l'histoire biologique des groupes humains; confrontée aux données historiques et à celles de l'anthropologie sociale et culturelle, elle devrait jeter un éclairage nouveau sur l'histoire du peuplement de la Guyane dans le complexe amazonien.

Nous entamerons ce travail doctoral par quelques rappels sur le peuplement de l'Amérique afin de familiariser le lecteur avec l'environnement amérindien et ses questions (Partie I). Puis, nous avons jugé nécessaire de présenter les concepts et les outils de la

génétique des populations puisqu'ils constituent les éléments de travail et de réflexion de l'anthropobiologiste (Partie II). Ensuite, nous aborderons pleinement la Guyane française avec notamment une description des groupes amérindiens qui la peuplent (Partie III). Enfin, ce travail viendra s'articuler autour de l'application des techniques modernes de la biologie auprès de quatre populations amérindiennes de Guyane française, d'une population du Pérou et d'une autre du Nord du Brésil (Partie IV). Notamment, nous présenterons les procédés qui nous ont permis d'accéder au matériel génétique à partir d'échantillons sériques prélevés il y a près de 20 ans. Les résultats obtenus nous permettront de discuter de la mise en place des groupes amérindiens actuels de Guyane française avec à l'esprit les questions suivantes:

- 1) A partir de la première base de données moléculaires du nord-est de l'Amazonie, quelle est la variabilité génétique actuelle des populations indiennes de Guyane française?
- 2) L'hypothèse d'expansion de la famille arawak à partir de l'aire péruvienne (Urban, 1992) peut-elle être validée par l'analyse génétique des Palikur de Guyane et des Matsigenka du Pérou?
- 3) Existe-il une complémentarité entre les résultats obtenus pour les marqueurs portés par l'ADN, les marqueurs génétiques du sang et les données ethnohistoriques relatives à la Guyane française?
- 4) Enfin, quelles informations peut fournir l'approche moléculaire de ces populations à la compréhension de la dynamique du peuplement autochtone de la Guyane française?

1^{ERE} PARTIE

LE PEUPLEMENT DE L'AMERIQUE: SYNTHESE ET QUESTIONS

I.1 L'ORIGINE ASIATIQUE DU PEUPEMENT

L'hypothèse de l'origine asiatique (et unique) de tous les Amérindiens est formulée dès le XVI^{ème} siècle par le jésuite espagnol José de Acosta. A partir de la moitié du XX^{ème} siècle et avec l'utilisation de la biologie étendue à l'étude des populations, l'origine asiatique des populations amérindienne est confirmée. L'inventaire immuno-hématologique (ensemble des systèmes sériques, protéiques et enzymatiques du sang) dressé par Cavalli-Sforza *et al.* (1994) et Dugoujon *et al.* (1995) révèle en effet de nombreux gradients de fréquences entre les populations des ensembles Asie et Amérique. La présence de ces gradients suggère une entrée par le Détroit de Béring; un point que nous aborderons plus loin. Enfin, l'analyse de l'ADN mitochondrial a conforté l'hypothèse de l'origine asiatique des populations amérindiennes, du fait de la présence de lignées amérindiennes typiquement dérivées de lignées asiatiques (Wallace *et al.*, 1985; Torroni *et al.*, 1993; Bailliet *et al.*, 1994; Merriwether *et al.*, 1996; Bandelt *et al.*, 2003).

Mais dans un modèle de peuplement par le Nord, il est intéressant de noter le plus faible degré d'affinité génétique entre les populations amérindiennes et les groupes sibériens adjacents. En effet, les études génétiques montrent que les populations asiatiques apparentées aux Amérindiens se situent plus profondément dans le continent asiatique, dans une région comprise entre la Mongolie, les montagnes de l'Altaï et du Saïan (populations Setkups et Kets) et l'aire peri-Baïkal (Figure 1; Merriwether *et al.*, 1996 ; Santos *et al.*, 1999; Karafet *et al.*, 1999). Les fluctuations climatiques qu'a connues cette partie de l'Asie depuis la glaciation du Würm ne sont certainement pas étrangères aux mouvements de populations qui peuvent expliquer ces apparentes anomalies.

I.2 ANCIENNETE DU PEUPEMENT ET VOIES DE PASSAGES VERS L'AMERIQUE

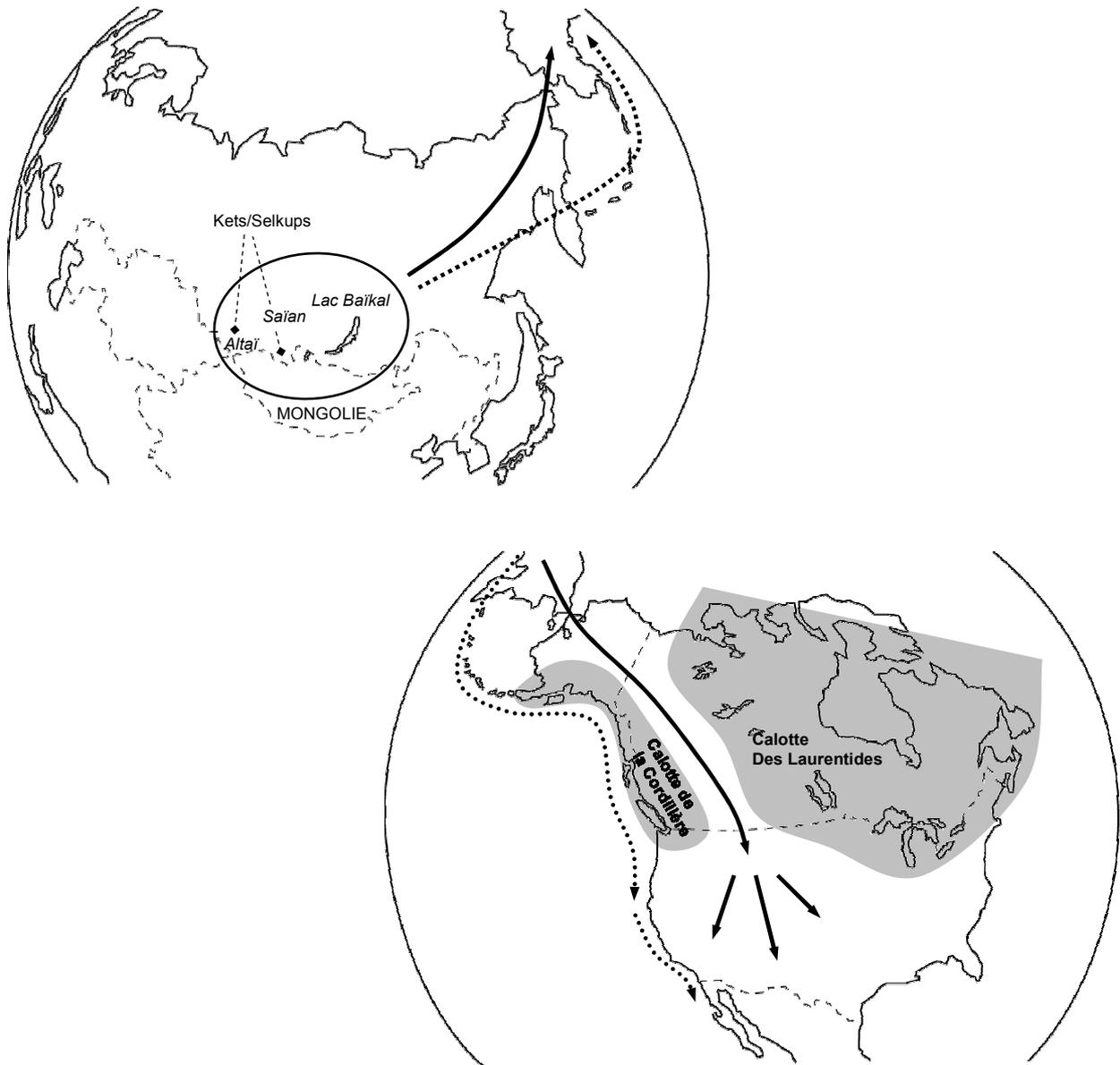
I.2.1 La Béringie

Hypothèse formulée par José de Acosta puis confirmée par de nombreuses études génétiques, le peuplement de l'Amérique aurait commencé par le Nord (Figure 1). A la faveur d'évènements climatiques froids, des populations d'Asie auraient joint l'Amérique après avoir traversé le Déroit de Béring par voie terrestre. Cette traversée a certainement été possible au cours des dernières glaciations quaternaires (-30.000 à -11.000 ans environ), quand les actuels hauts-fonds étaient émergés (Crubézy *et al.*, 2002; Eshleman *et al.*, 2003). Ces estimations sont confortées par de nombreux éléments archéologiques mis au jour en Amérique du Nord et en Sibérie. Notamment, la culture lithique de Clovis (Nouveau Mexique, environ 11.500 ans) a longtemps défendu l'hypothèse d'un peuplement aux alentours de 12.000 ans avant notre ère; ses artisans étant alors perçus comme les véritables premiers occupants du continent par l'école nord-américaine.

I.2.2 Le littoral Pacifique

Cependant, de nombreux chercheurs pensent que lorsque la Béringie était franchissable, l'Amérique du Nord ne l'était certainement pas; à cause d'immenses glaciers qui recouvraient le continent et n'avaient du laisser que peu souvent ouvert le couloir qui les sépare (couloir de l'Alberta; Dalton, 2003). Une autre hypothèse de plus en plus soutenue avance un peuplement par le littoral Pacifique (Dalton, 2003; Eshleman *et al.*, 2003; Schurr et Sherry, 2004). Ainsi, des populations d'Asie auraient atteint l'Alaska puis longé le littoral ouest du continent américain à pied ou par cabotage, évitant ainsi les glaciers qui occupent l'espace nord-américain (Figure 1). Ce chemin permettrait notamment d'expliquer la présence en Amérique du Sud de sites contemporains voire antérieurs à l'industrie de Clovis, et dont l'ancienneté est aujourd'hui communément acceptée par la communauté scientifique (sites de Monte Verde au Chili: 12.500 voire 33.000 ans ; Dillehay et Collins, 1988; Meltzer, 1997; site de Pedra Furada Pedra Pintada au Brésil: respectivement 50.000 et 11.200 ans; Bahn, 1993; Roosevelt *et al.*, 1996). Cependant, les preuves matérielles de cette voie de passage sont aujourd'hui submergées (Dalton, 2003).

Figure 1. Cartes montrant l'origine en Asie des lignées amérindiennes et les voies de migration qu'elles auraient empruntées (compilées d'après Merriwether *et al.*, 1996; Karafet *et al.*, 1999 et Eshleman *et al.*, 2003). Flèches pleines: migration par la Béringie impliquant un passage entre les glaciers (*Alberta ice free corridor*). Flèches en pointillés: migration par le littoral Pacifique, permettant de contourner la couverture glaciaire présente sur la majeure partie du continent nord américain.



I.2.3 Les voies de passage plus hypothétiques

Afin d'expliquer l'ancienneté des sites archéologiques sud-américains, un passage par l'Australie via l'Antarctique et le Cap Horn a été suggéré (Crubézy *et al.*, 2002). Malheureusement, aucune donnée matérielle ne peut confirmer une telle hypothèse. Par ailleurs, à la faveur de certaines de ces données génétiques, notamment la prédominance de l'haplogroupe mitochondrial B chez les populations andines, une vague de peuplement par voie trans-Pacifique a été imaginée par Cann (1994) (repris dans Rothhammer et Bianchi, 1995). Encore, la faiblesse de cette hypothèse tient dans l'absence d'argument scientifique concret (Bonatto *et al.* 1996). Enfin, la description de l'haplogroupe X chez des populations modernes et anciennes d'Amérique du Nord (Brown *et al.*, 1998; Stone et Stoneking, 1998), une lignée anciennement liée au X européen, a permis d'envisager la possibilité d'une migration issue d'Europe à l'Holocène (Brown *et al.*, 1998). Là aussi, l'absence de preuves matérielles d'une telle migration ne permet pas de l'accréditer.

I.2.4 L'outil génétique et l'ancienneté du peuplement

Pour évaluer l'ancienneté du peuplement de l'Amérique, la génétique et ses techniques de datations ont été employées (Tableau 1). Ces techniques permettent une estimation de l'âge de séparation de deux lignées (temps de divergence), à partir de l'analyse de la diversité interne de celles-ci. Il convient de préciser que les dates de divergences estimées à partir d'un marqueur ne traduisent pas forcément l'histoire évolutive des populations mais en premier lieu celle du marqueur. Malgré cette considération, l'écart entre les estimations avancées et l'industrie de Clovis (plus de 20.000 ans contre 11.500 ans) n'écarte pas la possibilité d'un peuplement avant Clovis (Torroni *et al.*, 1994; Forster *et al.*, 1996; Bonatto et Salzano, 1997).

Toutefois, les récentes évaluations chronologiques des lignés paternelles Q-M242, Q-M3 et Q-M19 (Bortolini *et al.*, 2003; Seielstad *et al.*, 2003; Zegura *et al.*, 2004) proposent un peuplement plus récent, il y a 14.000 ans, par des populations porteuses des chromosomes Q-M242 (Bortolini *et al.*, 2003). Ces chromosomes auraient ensuite dérivé sur place en Q-M3 puis Q-M19. L'apparition "fulgurante" de ces lignées suggère d'ailleurs une dispersion rapide dans le continent accompagné d'un processus de différenciation de même ampleur (*tribalization process*; Bortolini *et al.*, 2003). De la même manière, les dates de divergence des haplogroupe mitochondriaux et spécialement de l'haplogroupe B suggèrent également un

flux migratoire plus récent. Certains auteurs ont même supposé qu'il ait été introduit tout récemment (il y a 1000 ans; Demarchi *et al.*, 2001a) car excepté le sujet de 4000 ans examiné par Ribeiro-dos-Santos *et al.* (1996), très peu de restes amérindiens (antérieurs au XIX^{ème} siècle!!) ont été attribués à l'haplogroupe B (Monsalve *et al.* 1996; Lalueza *et al.*, 1997; Stone et Stoneking, 1998; Demarchi *et al.*, 2001a; Dejean *et al.*, 2005; Moraga *et al.*, 2005).

Enfin, les dates mentionnées dans le Tableau 1 soulèvent un autre aspect du peuplement de l'Amérique. Alors que certains auteurs suggèrent une introduction simultanée des quatre lignées maternelles fondatrices, d'autres pensent que le peuplement initial de l'Amérique a connu plusieurs phases. Ainsi, trois théories principales se disputent le mode d'arrivée des premiers colonisateurs, impliquant une à trois vagues de migration successives comme le résume González-José (2003); Horai *et al.* (1993) proposent même une arrivée indépendante de chacun des 4 haplogroupes mitochondriaux.

Tableau 1. Dates de divergences (en années BP) des haplogroupes mitochondriaux et du chromosome Y comparées aux estimations de Cavalli-Sforza *et al.*, (1994). Pris de Eshleman *et al.* (2003) et complété. ^a intervalle de confiance (95%). ^b nomenclature du Y Chromosome Consortium (2002).

ADN mitochondrial		Divergence
Torrioni <i>et al.</i> , 1994	A	25 862 – 34 091
	B	11 724 – 15 456
	C	33 105 – 43 636
	D	18 276 – 24 091
Schurr <i>et al.</i> , 1999	A	26 969 – 35 550
	B	13 483 – 17 773
	C	40 972 – 54 009
	D	19 483 – 25 682
Forster <i>et al.</i> , 1996	A, B, C, D	20 180 ± 1000
Horai <i>et al.</i> , 1993	A, B, C, D	14 000 – 21 000
Bonato et Salzano, 1997	A, B, C, D	30 000 – 40 000
Brown <i>et al.</i> , 1998	X	12 000 – 17 000 ou 23 000 – 36 000
Stone et Stoneking, 1998 ^a	A	12 000 – 30 000 ou 25 000 – 57 000
	B	8 000 – 21 000 ou 16 000 – 41 000
	C	6 000 – 21 000 ou 13 000 – 40 000
	D	9 000 – 27 000 ou 19 000 – 51 000
Chromosome Y ^b		
Underhill <i>et al.</i> , 1996	Q-M3	30 000
Seielstad <i>et al.</i> , 2003	Q-M242	15 000
Bortolini <i>et al.</i> , 2003	Q-M19	7 000 – 8 000
	Q-M242	13 611 – 15 416
Zegura <i>et al.</i> , 2004	Q-M3	10 100
Marqueurs classiques		
Cavalli-Sforza <i>et al.</i> , 1994		32 000

I.3 LE NOMBRE DE VAGUES DE MIGRATION

I.3.1 Théorie des trois vagues migratoires

Au milieu des années 1980, un schéma de peuplement de l'Amérique par trois vagues successives venues d'Asie a été proposé à partir d'éléments linguistiques, dentaires et génétiques (Greenberg *et al.*, 1986). Cette théorie repose essentiellement sur un regroupement linguistique des Amérindiens en trois groupes distincts (Figure 2). Selon ce modèle tripartite, la première vague serait arrivée il y a 12.000 ans pour donner naissance aux groupes de langue Amérinde et dont les artisans de Clovis feraient partie. La seconde vague serait à l'origine des populations Na-déné qui occupent actuellement l'Alaska, la côte Nord du Pacifique et un petit espace du Sud-Ouest de l'Amérique du Nord. Enfin, la troisième et dernière vague aurait amené les groupes Esquimau-aléoute, situés sur la périphérie Nord de l'Amérique du Nord. L'indépendance des vagues Amérinde et Na-déné a recueilli plus tard le soutien de l'ADN mitochondrial. Les auteurs placent entre 18.000 et 35.500 ans l'arrivée des précurseurs de l'Amérinde et entre 5 et 16.000 ans pour les précurseurs des groupes Na-déné (Torroni *et al.*, 1992, 1993).

Figure 2. Carte de l'Amérique montrant la distribution des trois groupes linguistiques proposés par Greenberg *et al.* (1986). Pris et modifié de Torroni *et al.* (1992).



La révision du modèle tripartite de Greenberg *et al.* (1986) par ces mêmes auteurs soutient cependant l'hypothèse d'une arrivée antérieure à l'industrie de Clovis, en accord avec les récentes données archéologiques sud-américaines (Dillehay et Coollins, 1988; Bahn, 1993; Roosevelt *et al.*, 1996; Meltzer, 1997). Par ailleurs, il convient de souligner que depuis,

l'homogénéité biologique de chaque tronc linguistique est de plus en plus remise en question (Rothhammer *et al.*, 1997; Tarazona-Santos *et al.*, 2001; González-José *et al.* 2001a,b; 2002, 2003, Pucciarelli *et al.*, 2006). D'après Gibbons (1996), il est également difficile de classer l'ensemble des langues amérindiennes précisément en trois groupes; un chiffre 3 que l'auteur qualifie de "magique" tant les données génétiques et dentaires lui correspondent trop parfaitement. Mais malgré ses déroutes, le modèle tripartite de Greenberg *et al.* (1986) demeure l'hypothèse de départ des études menées jusqu'à présent sur le peuplement de l'Amérique (Horai *et al.*, 1993; Bailliet *et al.*, 1994; Bonatto et Salzano *et al.*, 1997; González-José *et al.*, 2001a; Salzano, 2002; Schurr, 2002; Santos, 2004).

1.3.2 Théorie de la vague migratoire unique

Cette théorie apparaît dans la deuxième moitié des années 1990, quand Merriwether *et al.* (1995), Forster *et al.* (1996), Underhill *et al.* (1996), Bianchi *et al.* (1997), Bonatto et Salzano (1997), Karafet *et al.* (1997), puis récemment Silva *et al.* (2002) suggèrent à partir de l'analyse de la variation de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y que les lignées observées ont été introduites simultanément sur le continent. Ces travaux montrent par ailleurs plus de similitudes entre les groupes Amérinde, Na-déné et Esquimaux-aléoutes qu'avec quelque population asiatique. D'après les analyses de diversité nucléotidique de l'haplogroupe A, cette migration se serait produite à partir d'une expansion survenue dans l'Est de l'Asie Centrale, il y a 30 à 40.000 ans (Bonatto et Salzano, 1997).

Autre aspect de cette théorie, les modèles de peuplement de l'Amérique proposés notamment par Greenberg *et al.* (1986) et Forster *et al.* (1996), communément appelée *Out of Asia*, considèrent la Béringie comme une passerelle. Dans le scénario proposé par Bonatto et Salzano (1997), dénommé *Out of Beringia*, la Béringie est plutôt perçue comme un refuge. Quittant l'Asie il y a environ 30.000 ans, des populations s'y seraient longtemps installées avant de se propager en Amérique par le couloir de l'Alberta. Puis, il y a approximativement 14 ou 20.000 ans, la fermeture de ce dernier aurait isolé les populations situées au Sud (à l'origine des groupes de langues amérinde) de celles restées en Béringie (qui donneront naissance aux groupes na-déné, esquimaux-aléoutes et probablement Chukchi). Cet isolement permettrait d'expliquer les affinités entre les populations Na-déné et Esquimaux d'une part, et leurs relations plus distantes avec les populations amérindiennes d'autre part (Bonatto et Salzano, 1997).

I.3.3 Théorie des deux composantes biologiques

Selon cette théorie proposée initialement par Neves et Pucciarelli (1989, 1990, 1991, 1998), l'espace américain aurait été occupé successivement par deux composantes biologiques bien différenciées. En effet, les séries crâniennes amérindiennes les plus anciennes (7500 ans pour celles du site de Lagoa Santa [Etat de Minas Gerais, Brésil]; Neves *et al.*, 2003) s'écartent significativement de la morphologie asiatique, représentée par les amérindiens actuels. De plus, les analyses comparatives ont montré une affinité particulière entre les crânes anciens et les séries africaines et australiennes (Aborigènes). Deux flux de migrations auraient probablement peuplé l'Amérique, accompagnés d'une brutale apparition des caractères asiatiques. Cette configuration reçoit depuis peu le soutien de certaines études du chromosome Y (Ruiz-Linarez *et al.*, 1999; Lell *et al.*, 2002; Bortolini *et al.*, 2003; Seielstad *et al.*, 2003; Schurr et Sherry, 2004).

Néanmoins, la morphologie jusque-là décrite comme caractéristique des restes anciens a été observée sur des sujets modernes (an 1500 de notre ère) dans la péninsule de Basse Californie (Mexique); une région fortement isolée depuis l'Holocène par la formation du désert de Sonora (González-José *et al.* 2003), ainsi que dans la série récente des chasseurs-cueilleurs de Terre de Feu (González-José, 2003). Ces auteurs soulignent alors la possibilité d'une intervention de mécanismes évolutifs *in situ* (dérive génétique ou pression de sélection) qui auraient pu donner naissance aux groupes actuels (à morphologie crânienne asiatique) à partir de populations Paléoindiennes (à morphologie crânienne australo-mélanésienne).

Les notions de "vagues migratoires" sont donc à considérer avec précaution car elles peuvent créer des confusions. En effet, la plupart des modèles de peuplement du Nouveau Monde parlent de "vagues" en se référant à des événements de diffusion successifs pendant lesquels des populations biologiquement (ou culturellement) différenciées pénètrent en Amérique. Or deux composantes biologiques n'impliquent pas forcément deux événements migratoires indépendants (González-José *et al.*, 2003). Ne pouvant assurément associer une caractéristique biologique à une vague de migration indépendante et craignant de faire l'amalgame, les auteurs de cette théorie préfèrent donc appréhender le peuplement de l'Amérique en terme de "composantes biologiques".

I.4 LES QUESTIONS QUI DEMEURENT

Posons-nous la question des différences obtenues, notamment celles concernant l'étude indépendante du chromosome Y et de l'ADN mitochondrial. Nous verrons en 2^{ème} Partie (III) la composition génétique précise des populations amérindiennes pour ces deux structures, mais retenons ici qu'elles sont constituées de cinq lignées mitochondriales contre une seule pour le chromosome Y. Par exemple, Q-M242 et Q-M19 sont très faiblement représentées, moins de 10% des sujets testés (Underhill *et al.*, 1996; Bortolini *et al.*, 2003). La diversité génétique amérindienne n'est donc pas la même quand les populations sont abordées par le flanc maternel ou paternel. Pourquoi moins de lignées paternelles? Ceci reflèterait-il une dynamique particulière du peuplement amérindien initial?

D'après certains auteurs, il semble que le passage de l'Asie à l'Amérique ait été accompagné d'une diminution importante des effectifs (Wallace *et al.*, 1985; Bonatto et Salzano, 1997). La baisse de diversité interne de chaque haplogroupe mitochondrial détecté par ces auteurs et par l'étude d'insertions *Alu* (Novick *et al.*, 1998) a récemment été confirmée par un recensement bibliographique exhaustif (plus de 30.000 séquences de la région hypervariable I de l'ADN mitochondrial; Bravi, 2005), venant démentir les précédentes interprétations de Ward *et al.* (1991). Le goulot d'étranglement serait plus perceptible encore quand le chromosome Y est pris en considération. Pour expliquer le plus faible nombre de lignées paternelles, il a été suggéré une pratique courante de la polygamie ou une surmortalité des hommes en relation avec la guerre et les activités cynégétiques périlleuses qu'ils pratiquaient (Malhi et Smith, 2002).

Pourquoi des désaccords dans les dates proposées? Très certainement les estimations des dates de divergence pâtissent certainement d'une mauvaise calibration des taux de mutations, en particulier en ce qui concerne l'ADN mitochondrial. L'approximation de ces taux peut notamment entraîner des marges d'erreur importantes à l'échelle des populations humaines. De plus, l'observation de mutations dans les couples mères/enfants provoque une surestimation des taux de mutation et donc une exagération des dates de divergences (Heyer *et al.*, 2001).

Depuis une quinzaine d'années, la biologie moléculaire vient donc nous aider à éclaircir les modalités du peuplement initial de l'Amérique (Horai *et al.*, 1993; Bonatto et Salzano, 1997; Underhill *et al.*, 1996; Salzano, 2002; Seielstad *et al.*, 2003; Eshleman *et al.*,

2003; Schurr et Sherry, 2004). Cependant, alors qu'une origine mongole et "péri-Baïkal" semble convenir à l'ensemble des scénarii formulés, les données génétiques ne permettent pas de s'orienter avec certitude vers un modèle précis concernant la date d'entrée des premiers colonisateurs et leur mode d'arrivée. Le survol bibliographique que nous venons d'effectuer sur le peuplement initial de l'Amérique révèle de nombreuses zones d'ombre, ce que soulignent Jones (2003) et le titre on ne peut plus évocateur du travail de synthèse de Salzano (2002) : *Widespread but uneven information*.

2^{EME} PARTIE

ANTHROPOLOGIE, GENETIQUE DES POPULATIONS ET MARQUEURS MOLECULAIRES

II.1 LES CONCEPTS DE LA GENETIQUE DES POPULATIONS

La génétique des populations humaines est l'une des disciplines participant à l'étude biologique des populations humaines. Savoir si les fréquences alléliques dans une population sont le résultat de forces conséquentes, par opposition à aléatoires, est l'un des thèmes principaux de la génétique des populations. Leur comparaison permet d'établir des relations génétiques et *in fine*, de participer à la reconstitution de l'histoire biologique des groupes humains. Deux interrogations dominent fréquemment la discipline: 1) comment se maintiennent les nombreux polymorphismes génétiques dans les populations? 2) quel est le sens des différences de fréquences de ces polymorphismes entre les groupes ethniques? Point de mire de la génétique des populations depuis longtemps, ces deux questions ont été propulsées au premier plan par les progrès de la biologie et notamment l'utilisation des marqueurs moléculaires. Mais toute étude de génétique des populations commence par l'essence même de la discipline sur laquelle repose toute la pertinence du travail mené : la définition de la population et la constitution de l'échantillon de référence (ou d'analyse) à partir de celle-ci.

II.1.1 Définir la population et choisir l'échantillon

The term "population" is itself problematic: are humans really divided into separate populations, and if they are, how do we define them?

MacEachern (2000) met là le doigt sur un point crucial en anthropologie. Comment décrire la population sans retomber dans une différenciation¹ des groupes humains telle celles élaborées à la fin du XIX^{ème} siècle? La définition de la population en tant que sujet d'étude anthropologique va dépendre de la discipline et des questions posées. Par exemple, l'épidémiologiste va s'intéresser aux cas cliniques observés dans une région géographique ou dans une classe d'âge, ou encore dans une catégorie de personnes définie par leur activité. De

¹ Pour rappel, la race ne s'applique pas à l'homme. La définition race chez l'humain ne se base en effet sur aucun critère scientifique (race blanche, noire, juive, aryenne, pyrénéenne, etc.), souvent une connotation hiérarchisante et discriminative pour des théories racistes et délétères. En réalité, ce terme se réfère uniquement aux produits d'une reproduction sélective et dirigée par l'homme, comme celle des animaux domestiques (race canine, bovine, ovine, etc.).

ce point de vue, la population serait alors un terme générique qui pourrait se caractériser comme l'ensemble des individus ayant en commun une ou plusieurs caractéristiques pour lesquelles des données peuvent être recueillies et analysées.

L'anthropobiologiste va préférentiellement s'appuyer des critères pour définir sa population d'étude comme il se doit. Il va pour cela recueillir les données relatives à l'aire de répartition, l'appartenance linguistique, l'histoire démographique, la structure sociale, le mode du choix du conjoint et tout autre information l'aidant à cerner son groupe d'étude et le renseignant sur la dynamique des gènes de ce groupe qu'il va ensuite s'efforcer d'interpréter (Salzano, 1971). Pour lui, nous retiendrons cette définition proposée par Crubézy *et al.* (2002):

Une population regroupe les individus des deux sexes et de tous âges qui partagent un même territoire, qui échangent des conjoints, qui observent des règles communes de comportement social et qui ont, par conséquence, un patrimoine génétique commun.

Une fois l'identification et la définition de la population réalisées, il s'agit d'en sélectionner un échantillon représentatif, toujours en fonction de la question posée en amont de l'étude. Pour les populations du passé, cette constitution peut s'avérer contraignante, tout va dépendre de l'état de conservation, lui-même dépendant du mode d'enfouissement et des conditions taphonomiques. Pour les populations actuelles, la pertinence de l'échantillon va dépendre de trois éléments principaux : la taille de la population, le nombre de sujets dans l'échantillon et surtout le choix des sujets à prélever en fonction de la question posée. Une population trop importante peut perdre en rigueur de définition et de stabilité, il devient notamment difficile d'en maîtriser les entrées et les sorties. La taille de l'échantillon est également d'une haute importance. C'est elle qui va déterminer la représentativité de la population. Par exemple, lorsque Torroni *et al.* (1992) présentent les indices de diversité génétique de populations représentées par un individu et guère plus de 5 pour Horai *et al.* (1993), on pourrait parler d' "abus". Toutefois, si l'échantillon semble petit en absolu, il convient de relativiser. Callegari-Jacques *et al.* (1994) qui travaillent avec seulement 32 individus Kararaô (Brésil) contre 1541 et 2516 Yanomama (Brésil-Venezuela) examinés par Gershowitz *et al.* (1972) et Ward *et al.* (1975), nous présentent en fait un échantillonnage de près de 90% de la population réelle car les données historiques montrent qu'à l'époque de leur travail, il ne subsistait que 36 individus. Dans un cas similaire, les interprétations des résultats devront tenir compte d'un probable goulot d'étranglement démographique. Enfin, le choix des

sujets est nécessairement primordial. Néanmoins, lorsque Carvajal-Carmona *et al.* (2000) publient "*Strong Amerind/White sex bias and a possible Sephardic contribution among the founders of a population in Northwest Colombia*", la confusion est plus que possible. Le donneur peut en effet appartenir à plusieurs catégories simultanément: affiliation continentale, couleur de la peau, membre d'un groupe religieux ou habitant du Nord-ouest de la Colombie (MacEachern, 2000).

II.1.2 Le polymorphisme génétique

Chez les organismes diploïdes (organismes à deux jeux de chromosomes, l'un d'origine maternelle, l'autre de provenance paternelle), un caractère n'est pas en général commandé par un gène unique, mais par un couple de gène homologues, dits allèles. Du fait des mutations, l'allèle peut se présenter sous des multiples formes. Le caractère est alors dit polymorphique. Quand deux allèles sont identiques, on parle d'homozygotie. Dans le cas contraire, on parle d'hétérozygotie. Nous sommes en général hétérozygotes pour la majorité de nos gènes. D'une manière générale, le polymorphisme génétique se traduit par l'existence, à un locus donné, de plusieurs types de gènes ou de séquences présents à plus d'1% dans la population; chacune de ces formes constituant un allèle (Crubézy *et al.*, 2002).

II.1.3 Le déséquilibre de liaison, l'haplotype et l'haplogroupe

Dans une population, la fréquence de l'association d'un allèle d'un gène avec un allèle d'un autre gène est égale au produit de la fréquence de chacun de ces allèles dans la population. Cependant, certaines combinaisons d'allèles sont observées avec une fréquence supérieure à la fréquence attendue, et d'autres ne sont jamais observées. La répartition des différentes combinaisons d'allèles est donc déséquilibrée. Ce phénomène, appelé déséquilibre de liaison, est à l'origine de combinaisons plus fréquentes les unes que les autres. Ces combinaisons sont regroupées sous le terme d'*haplotypes* (Schaid, 2004).

Le déséquilibre de liaison intervient le plus souvent entre loci physiquement proches sur le même chromosome. Plus ces loci sont proches et moins grande est la probabilité qu'ils soient séparés par recombinaison (crossing-over) lors de la gamétogenèse. Les allèles des loci considérés ne sont donc pas brassés. Ils sont transmis "en bloc" et constituent un haplotype. Dans ses usages les plus courants, le terme déséquilibre de liaison se réfère à l'association

non-aléatoire d'allèles pris à des loci différents sur le même chromosome, quel que soit le rôle métabolique des allèles considérés (Lewontin et Kojima 1960). Le déséquilibre de liaison entre loci est donc négativement corrélé à leur distance physique sur le chromosome, ce qui suppose que la recombinaison est la force majeure qui détermine la présence ou non de déséquilibre.

Une autre manière de concevoir le déséquilibre de liaison est de considérer celui-ci comme un *déséquilibre global entre loci*, résultant de déséquilibres de liaison entre les allèles de ces deux loci (Begovich *et al.*, 1992). On ne s'intéresse plus à des haplotypes *et allèles* particuliers, mais à l'indépendance globale de transmission génétique des deux loci en question, que l'on teste statistiquement. Le terme de déséquilibre de liaison entre loci est parfois critiqué car le phénomène de déséquilibre peut s'observer entre loci non liés, par exemple situés sur des chromosomes différents. On parle donc aussi de *déséquilibre gamétique*, indiquant par là que des allèles rencontrés dans des gamètes particuliers seront plus fréquents, ou moins fréquents, que ce que l'on attend par hasard (Fraser, 1967).

En ce qui concerne l'ADNmt et la majorité du chromosome Y (la région non-recombinante), toute recombinaison des allèles est impossible en raison du caractère haploïde de ces structures. L'ensemble de l'information portée est alors intégralement transmis "en bloc" et par assimilation, chaque séquence mitochondriale ou du chromosome Y correspond à un haplotype.

Les haplotypes peuvent être uniques ou partagés par plusieurs individus. Ils peuvent se rattacher, par la présence de positions nucléotidiques variables spécifiques, à un supra groupe, l'*haplogroupe*. Un haplogroupe regroupe donc un ensemble d'haplotypes qui dérivent tous d'une séquence ou profil ancestral et partagent une (ou plusieurs) mutation caractéristique et distinctive. Les fréquences des haplogroupes mitochondriaux et du chromosome Y varient suivant les régions du monde et certains se voient qualifiés de "continent-spécifiques" (Underhill *et al.*, 1996; Salas *et al.*, 2002; Herrnstadt *et al.*, 2002; Bortolini *et al.*, 2002). L'étude de leur distribution est donc largement utilisée comme témoin des mouvements des populations (Torroni *et al.*, 1992 ; Hammer, 1995 ; Merriwether *et al.*, 1995 ; Forster *et al.*, 1996; Lalueza-Fox, 1996; Bravi *et al.*, 1997 ; Karafet *et al.*, 1997).

II.1.4 L'équilibre de Hardy-Weinberg

L'équilibre de Hardy-Weinberg est le modèle fondamental de la génétique des populations. Celui-ci, exposé indépendamment en 1908 par le mathématicien G.H. Hardy et le biologiste W. Weinberg, stipule que de générations en générations et dans des conditions stables, les fréquences des allèles à un locus donné restent constantes, de la même manière que les fréquences génotypiques qui y sont liés. L'équilibre de Hardy-Weinberg correspond donc à un équilibre des fréquences génotypiques attendues dans une descendance en fonction des fréquences alléliques parentales. Lorsque deux allèles existent pour le même locus, les fréquences génotypiques *et alléliques* sont liées par la relation:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \text{ où } p \text{ et } q \text{ sont les fréquences alléliques.}$$

Les conditions d'application de cet équilibre de Hardy-Weinberg reposent sur les conditions suivantes:

- 1- La population est panmictique : les couples se forment au hasard (panmixie) et leurs gamètes se rencontrent au hasard (pangamie).
- 2- La population est "infinie" (effectif important) pour minimiser les variations d'échantillonnage et équilibrer le sex-ratio.
- 3- Il ne doit y avoir ni sélection, ni mutation, ni migration (pas de perte ni de gain d'allèle).
- 4- Les générations successives sont discrètes (pas de croisement entre générations différentes).

Si ces conditions persistent, le processus de transmission mendélienne assure le maintien des fréquences, c'est-à-dire que la fréquence des allèles est conservée indéfiniment tant qu'elle n'est pas perturbée.

II.1.5 Les variations du polymorphisme génétique

Une infraction à une ou plusieurs conditions du modèle de Hardy-Weinberg provoque ordinairement une variation des fréquences alléliques d'une population. Parfois difficiles à maîtriser, ces infractions peuvent directement être causées par les règles sociales elles-mêmes.

II.1.5.a Le choix non panmictique du conjoint

Le choix non panmictique du conjoint correspond à deux violations des conditions de la loi de Hardy-Weinberg: le choix préférentiel et le fait que dans les sociétés polygames, les constituants n'appartiennent pas toujours à la même génération, ce qui crée une descendance à proportion consanguine. Bien que souvent assez mal perçues, les unions entre apparentés semblent avoir été la règle dans les populations humaines (Hurault, 1965), en raison des effectifs réduits qui les composaient. D'ailleurs, si on remonte les générations et en admettant que chacun ait 2ⁿ ancêtres, en 30 générations (environ 600 ans), nous descendrions chacun de plus de 1 milliard de personnes, chose impossible en 1400 (Hernandez, com. pers.)! D'une manière générale, le choix non panmictique tend à augmenter la fréquence des homozygotes au détriment des hétérozygotes, sans pour autant modifier les fréquences alléliques dans la population (Crubézy *et al.*, 2002). Cependant, Ward *et al.* (1996) relatent chez les Xavante du Brésil une réduction éloquent de la diversité génétique mitochondriale qu'ils expliquent comme le résultat d'un haut degré d'endogamie (en l'occurrence, absence de contact avec les femmes des groupes voisins). Si le choix non panmictique du conjoint tend à se produire plus fréquemment dans les groupes réduits, la composition allélique de ces mêmes groupes peut également se trouver altérée si peu de contacts les unissent avec l'extérieur (Hurault, 1965).

II.1.5.b Les variations d'effectif: dérive génétique et goulot d'étranglement

Si l'effectif d'une population n'est pas suffisamment important, la loi des grands nombres ne s'applique plus et la fréquence d'un allèle peut se mettre à dériver de sa valeur initiale au fil des générations, c'est la *dérive génétique*. Textuellement, la dérive génétique correspond aux variations aléatoires qui résultent de la recombinaison des gamètes. Ces changements sont d'autant plus importants que les populations sont petites, les contacts avec les groupes voisins peu nombreux et le gène considéré neutre, c'est-à-dire ni bénéfique, ni délétère. Dans le cas d'une population regroupant ces caractéristiques et géographiquement

trop éloignée pour pouvoir entretenir des relations permanentes, on parle également d'une dérive due à l'*isolement par distance*. Par exemple, l'étude de 441 et 659 crânes du Sud argentin a révélé une différenciation morphologique entre les groupes patagons et de la Terre de Feu pour laquelle González-José *et al.* (2002) et González-José (2003) proposent un scénario impliquant une séparation physique de ces populations depuis la mise en eau du Détroit de Magellan, émergé à l'époque glaciaire.

Le *goulot d'étranglement* (bottleneck) se réfère à la décimation brutale d'une grande partie de la population (guerre, épidémies). La probabilité que les fréquences alléliques de la population survivante diffèrent de la population initiale est d'autant plus grande que l'effectif rescapé est réduit. L'histoire démographique des populations amérindiennes est un exemple typique illustrant le goulot d'étranglement. L'introduction d'agents pathogènes venus de l'ancien monde, la grande sensibilité des Amérindiens au paludisme et aux maladies pulmonaires épidémiques à virus ont eu un effet sélectif immédiat, décimant une majorité d'individus (Hurault, 1965).

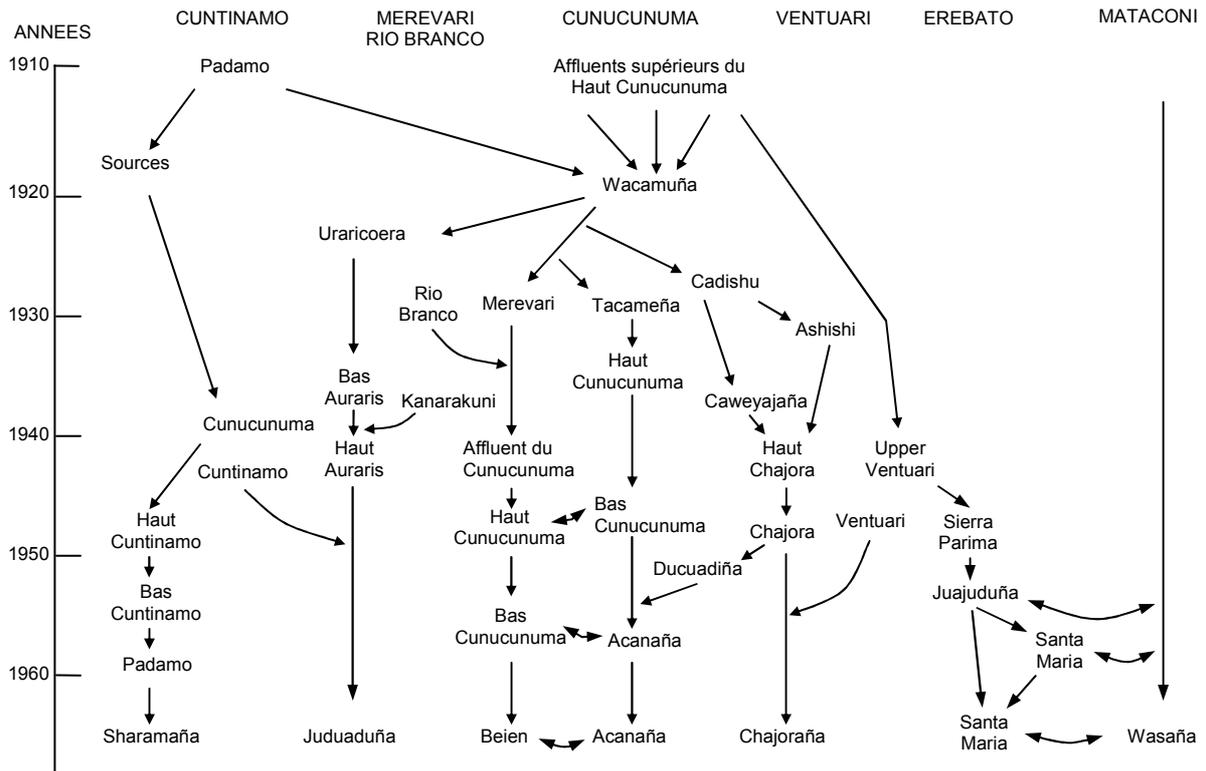
II.1.5.c Les mouvements d'individus: migration, effet fondateur et fusion-fission

La migration correspond au mouvement dans l'espace d'individus isolés, de petits groupes (effet fondateur), voire de la population. Au cours comme au terme de sa migration, le groupe, si restreint, peut évoluer tout seul par dérive génétique. Il peut aussi venir participer au pool génique de populations pré-établies. On assiste alors à un *métissage*, c'est-à-dire à l'introduction d'allèles dans une population, et donc à une infraction à l'une des conditions du modèle de Hardy-Weinberg (gain d'allèles). Le métissage se produit entre deux populations pour lesquelles les barrières qui les séparent (sociales, politiques, etc.) changent avec le temps et s'abaissent. Le métissage est un processus à deux variables. La première est le taux d'incorporation d'allèles dans la population réceptrice, lui-même fonction de la structure socioculturelle et de la perméabilité de celle-ci. La seconde est la vitesse de dispersion des allèles introduits qui dépend du taux de reproduction de la population réceptrice. La migration se traduit donc par une dynamique des gènes, dont l'origine est le mouvement physique des individus. Toutefois, des mariages de proche en proches peuvent produire au fil des générations le même flux génique (*gene flow*), conséquence dans ce cas-là d'un déplacement des gènes sans mouvement de population. En Amérique du Sud, les contacts interethniques sont d'après Salzano (1991) certainement le facteur le plus puissant capable de modifier le pool génique des populations Amérindiennes.

On parle ensuite d'*effet fondateur* lorsqu'un petit groupe quitte la population pour s'établir plus loin. Plus ce groupe est petit, plus la probabilité que ses fréquences alléliques soient représentatives de la population initiale est faible (Langaney, 1998). Parallèlement, on assiste à une surreprésentation des allèles portés par les fondateurs dans la descendance. Citons pour exemple le cas d'Ariaantje et Gerrit Jansz, un couple de Hollandais qui a émigré en Afrique du Sud dans les années 1680 dont un des membres était porteur de l'allèle de la Porphyria. Aujourd'hui, plus de 30.000 Sud-Africains possèdent cet allèle (Dean, 1982). Plus près de notre région d'étude, les Amérindiens Arara du village Iriri (Etat de Pará, Brésil, Figure 14) illustrent parfaitement l'impact génétique de l'effet fondateur. En effet, ce groupe amérindien de 43 personnes ne possède qu'un seul haplotype du chromosome Y, un seul haplotype de l'ADN mitochondrial, et pas plus de quatre allèles pour chacun des sept loci autosomaux analysés (Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 2001)! L'histoire révèle qu'en fait ce village a été fondé à partir d'un seul couple venu du village Arara voisin, Laranjal. L'homogénéité génétique est en plus renforcée par un écart à la panmixie puisque le couple fondateur était constitué d'un frère et d'une sœur, et que l'expansion du nouveau village s'est faite ensuite par des unions de type oncle-nièce, tante-neveu et entre cousins-germaines (Ribeiro-dos-Santos, 2001).

Enfin, les populations Amérindiennes d'Amazonie sont caractérisées par un équivalent de l'effet fondateur: le processus de *fusion-fission* (Figure 3). Des tensions au sein d'un village – lutte pour le pouvoir, dispute pour une femme ou accusation de sorcellerie – s'accumulent à tel point que la crise provoque une fission. Un groupe dissident quitte le village pour en former un autre plus loin. La plupart du temps, les hostilités persistent entre les factions et les flux géniques se retrouvent limités entre les villages nouvellement formés. Souvent, les dissidents qui mènent le groupe de scission sont rejoints plus tard par leurs enfants et leurs femmes, qui sont souvent sœurs si les hommes sont polygames. Génétiquement, le nouveau village est alors formé à partir d'un échantillonnage non aléatoire (*fission par lignée*; Chagnon *et al.*, 1970; Neel, 1978) et limitée du *pool* initial. Dans ce cas, puisque la scission comprend plusieurs individus apparentés, le nombre de génomes indépendants est inférieur à l'effectif (Chagnon *et al.*, 1970). Certaines fissions résultent d'une division à l'amiable du village. Les échanges géniques entre les produits de la fission sont alors plus fréquents (Ribeiro-dos-Santos, 2001). Si le groupe partant est insuffisamment grand pour constituer une unité indépendante (ou s'il est aussi l'objet de raids qui le déciment; Neel, 1978), il choisit alors de fusionner avec un autre. Ces fusions peuvent être temporaires mais sont la plupart du temps durables (Neel, 1978).

Figure 3. Schéma historique des processus de fusion-fission à l'origine de 7 villages Makiritare du sud du Venezuela (Ward et Neel, 1970). Les en-têtes en majuscule dans la partie supérieure du schéma représentent les six aires géographiques principales. Cet exemple montre la fréquence du phénomène de fusion-fission des groupes et de leurs mouvements, témoignant de l'activité des flux génétiques en Amazonie et rendant caduque la notion d'isolat pour ces populations.



II.1.5.d La sélection naturelle

La théorie de la sélection naturelle telle qu'elle a été exposée par Darwin (1809-1882) en 1859 implique entre autre une contribution inégale des individus à la reproduction. Seuls les individus les mieux adaptés² survivront et reproduiront leur caractéristique par la transmission de leur pool génique. Darwin remarque que le potentiel reproductif des organismes est affecté par la concurrence liée à l'hétérogénéité des ressources de l'environnement. Selon Lamarck (1744-1829), l'évolution est due à une adaptation continue au milieu ambiant. Un environnement changeant altère les besoins de l'organisme vivant qui s'adapte en modifiant son comportement et en utilisant certains organes plus que d'autres.

Chez l'homme, la sélection naturelle est omniprésente et les facteurs de pression nombreux. Notamment, les parasites, modèle idéal de l'action du milieu sur l'homme, sont un facteur d'évolution et d'entretien du polymorphisme humain (Salzano, 1991). Le paludisme³ illustre parfaitement cette notion. En effet, certaines mutations affectant les protéines constituant le squelette membranaire des globules rouges provoquent soit un renforcement de la membrane, soit une lyse prématurée du globule rouge. Dans les deux cas, ces formes de globules rouges (et donc d'allèles) sont défavorables au parasite. Celui-ci se développe alors chez les individus ne possédant aucun de ces allèles. En tuant les individus hôtes, le parasite (*P. falciparum*) élimine les génomes sensibles et "favorise" donc ceux qui lui sont défavorables. Le polymorphisme est alors maintenu. Rappelons que les Amérindiens qui ne connaissaient pas le paludisme avant l'arrivée des populations de l'Ancien Monde ne

² A ne pas confondre avec acclimatés. L'adaptation est génotypique. Elle a pour résultat le changement des fréquences alléliques des gènes impliqués dans le développement et la régulation d'un attribut phénotypique déterminé soumis à la sélection naturelle. La loi de Allen et Bergmann et les variations de taille des extrémités des organismes selon la latitude et la température sont un excellent exemple d'adaptation. Contrairement à l'adaptation, l'acclimatation ou accommodation est un phénomène phénotypique réversible au cours de la vie. Le taux d'hématocrite qui peut rapidement augmenter si un individu évolue dans un milieu d'altitude et retrouver ses valeurs initiales lorsque celui-ci retourne au niveau de la mer, est un exemple d'acclimatation. Enfin, la plasticité correspond à la réponse phénotypique de forces ambiantes durant la croissance de l'individu sans effet sur le génome. Un excellent exemple de plasticité est la déformation crânienne chez certaines populations Amérindiennes par l'utilisation de tablettes, de bandes ou de berceaux durant les premiers stades de la vie. Bien qu'irréversible, ce type de déformation ne reflète en rien le profil génétique de la population.

³ Le paludisme est lié à quatre espèces de *Plasmodium*: *falciparum*, *ovale*, *malariae* et *vivax*. Ce parasite agit en s'introduisant dans le globule rouge pour se nourrir de sa substance et s'y reproduire. Le globule rouge, vidé de sa substance, finit par éclater et libère les produits de la multiplication du *Plasmodium*, parasitant alors de nouvelles hématies. Il provoque ainsi des crises fébriles qui entraînent une anémie parfois mortelle ainsi que des troubles graves de microcirculations dans les grands appareils (cerveau, reins). Il tue chaque année environ 1 million de personnes, essentiellement des enfants. Les *Plasmodium* sont largement répandus dans les régions intertropicales, mais il existe quelques enclaves sous nos latitudes, comme en Camargue ou anciennement en Charente Maritime (commune de La Tremblade, dont le nom dérive des poussées fiévreuses que le paludisme provoque).

possèdent aucune des mutations nuisibles au développement du parasite. On comprend mieux le déclin démographique qui a suivi la rencontre des deux Mondes.

L'une des grandes caractéristiques génétiques des Amérindiens (absence des allèles A ou B du système ABO; Mourant *et al.*, 1958; Matson *et al.*, 1968) serait de la même manière d'origine parasitaire. Bien que les individus O puissent être avantagés par rapport à ceux du groupe A en ce qui concerne les épidémies telles que la peste, la variole, la syphilis ou la tuberculose (Jorgensen, 1981), l'idée qu'un facteur sélectif, probablement les ankylostomes (*Ancylostoma duodenale*) et les ascaris (*Ascaris lumbricoides*), ait joué en défaveur de A et B au profit de O n'est pas exclue (Ruffié *et al.*, 1967).

II.1.6 Les problèmes rencontrés par l'anthropologue

II.1.6.a Les limites des méthodes classiques

Jusqu'à l'avènement de la biologie moléculaire, deux approches biologiques distinctes étaient utilisées pour l'étude des populations humaines. La première est une approche macroscopique, fondée sur des mesures anthropométriques ou physiologiques des individus. La seconde est d'ordre immunologique et repose sur l'analyse des marqueurs sanguins à définition hémat-immunologique (systèmes sanguins protéiques, enzymatiques et sériques). Ces deux approches constituent le fondement de deux disciplines sœurs de l'anthropologie, l'anthropologie physique et l'anthropologie biologique ou anthropobiologie (Salzano, 1992; Crubézy *et al.*, 2002).

L'anthropologie physique appliquée aux populations anciennes (ensemble des restes délivrés par la mise à jour d'une sépulture) mène à une interprétation des pratiques funéraires et sociales des groupes du passé (Crubézy, 1991) et parfois dresse un inventaire de leur état sanitaire. Appliquée aux populations modernes, l'anthropologie physique permet d'estimer la variabilité génétique au déterminisme complexe qui, chez le vivant, mêle morphologie, physiologie et comportement. Pour cela elle se base sur l'appréciation de certaines structures du corps humains: stature, poids, couleur de la peau et des yeux, type de cheveux, forme de la tête, mesures faciales, musculature, etc. (Figure 4).

Figure 4. Exemple de fiche de mensurations (Indiens Javaé de Goiás ; Salzano, 1992).



SECRETARIA DA SEGURANCA PUBLICA
GABINETE DE INVESTIGACOES
SERVICO DE IDENTIFICACAO

Nome: Kanassabi N.
Idade: 30 anos Sexo: masculino Data: 28.10.45
Região de origem: Tupacati
Tribu: Tupacati Tribu dos pais: Tupacati
Cór do cabelo: castanho Cór dos olhos: pretos
Cór dos olhos: pretos Forma dos cabelos: curtos
Forma da estatura: afroide

Peso: 60 Estatura: 158 Altura da face: 117
Altura nasal: 55 Largura nasal: 28 Diâmetro: 117
Anteroposterior do crânio: 188 Transverso do crânio: 148
Diâmetro: 57,5 Índice: 258 Perímetro torácico: 88,5-91

OBSERVAÇÕES: Tupacati - crânio - em 28-10-45
assassinou a pauladas o velho Paço
da tribu, após um longo que teve
lobo de visões. Tubos, dardes, duma
maneira perigosa. Foi constantemente
em um abaloado.

L'axe principal de l'anthropologie biologique est la délimitation des populations par l'étude des facteurs héréditaires du sang (Salzano, 1957, 1961, 1964; Layrisse *et al.*, 1962; Larrouy *et al.*, 1964a-b ; Matson *et al.*, 1968; Geerdink *et al.*, 1974; Ward *et al.*, 1975; Salzano *et al.*, 1988, 1997a,b; Dugoujon *et al.*, 1994a-b, 1995 ; Bosch *et al.*, 1997). Contrairement aux traits phénotypiques utilisés en anthropologie physique qui peuvent être applicables à l'individu, les marqueurs sanguins appréhendent essentiellement des questions liées à la population et pour la plupart issues par l'anthropologie physique ou l'archéologie. Cavalli-Sforza *et al.*, (1994) et Sokal *et al.* (1999) dressent par exemple un vaste panorama immunologique à travers lequel les peuplements de l'Amérique et de l'Europe occidentale au Néolithique sont abordés.

Toutefois, les méthodes jusque là employées souffrent de nombreuses contraintes. La plupart des critères morphotypiques utilisés depuis le 19^{ème} siècle sont abandonnés en raison de l'imprécision de la définition des groupes. A titre d'exemple, Marrero *et al.* (2005) démontrent indirectement dans leur travail intitulé "*Heterogeneity of the genome ancestry of individuals classified as White in the state of Rio Grande do Sul, Brazil*" que la couleur de la peau n'est pas une méthode de classement véritablement représentative. Certains critères perdurent toutefois en anthropologie physique du vivant, comme les empreintes digitales (ou dermatoglyphes), en raison de leur intérêt en identification médico-légale, mais aussi en anthropobiologie (Harich, 2002).

L'appréciation morphologique doit également tenir compte des variabilités interindividuelles et interpopulationnelles. Par exemple, la robustesse et la gracilité sont souvent associées au sexe masculin et féminin respectivement, mais cette relation n'est pas forcément respectée. La population de référence servant à définir les classes (gracile/robuste, masculin/féminin) peut ne pas correspondre à la population ou à l'individu examiné, et un sujet sexé comme masculin peut tomber dans la variabilité féminine de robustesse d'une autre population. Plus anecdotique, l'appréciation morphologique du spécimen crânien de l'homme de Kennewick, le plus ancien découvert à ce jour en Amérique du Nord (9.300 ans, Morell, 1998 ; Holden, 1999, 2000a-b; Chatters *et al.*, 1999) n'a pas échappé à la subjectivité. En effet, la reconstitution faciale effectuée a donné une apparence fortement européenne, qui selon les termes de Neves et Hubbe (2005b) "a rendu la presse nord-américaine hystérique qui commença alors à réfléchir sur la possibilité délirante d'une migration directe de l'Europe, d'après une reconstitution très ressemblante à l'acteur Patrick Stewart, le Capitaine Piccard du

vaisseau *Enterprise* dans Star Trek" (ou dernièrement, le Pr. Charles Xavier de la trilogie X-Men).

L'approche morphologique des populations du passé se heurte également à l'état de conservation du matériel. En effet, les méthodes utilisées de diagnose sexuelle, d'estimation de l'âge au décès ou de la stature (par exemple Moorrees *et al.*, 1963a,b; Demirjian et Goldstein, 1976) qui reposent sur l'examen d'un élément précis du squelette (os coxal, dents ou symphyse pubienne) ne sont pas toujours utilisables si les restes sont partiels. Notamment, la méthode de diagnose sexuelle basée sur des mesures morphométriques et l'appréciation morphologique de l'os coxal se heurte aussi à l'âge des sujets. Cette méthode sera toutefois réévaluée pour être applicable à un éventail plus large de restes osseux, notamment partiels, plus conforme à la réalité de l'identification funéraire (Bruzek, 2002). Un problème supplémentaire concerne les individus adultes (entre 30 et 60 ans) pour lesquels l'estimation de l'âge au décès est difficile. En effet, les méthodes classiques reposent sur l'apparition des caractères, principalement l'état d'ossification, dont la séquence (voir Moorrees *et al.*, 1963a) est plus cadencée que la sénescence (vieillesse naturelle). Cette rythmique permet notamment une estimation de l'âge plus fine chez les immatures (Telmon *et al.* 2004). L'arthrose a déjà été pressentie comme indicateur de l'âge au décès des individus adultes mais ce serait sans tenir compte de l'activité physique qui affecte aussi les articulations. Malgré l'espoir d'une réponse apportée par la biologie moléculaire (Thèves, 2006), l'estimation de l'âge au décès des individus adultes demeure problématique (Schmitt, 2002).

Un biais supplémentaire touche cette fois les marqueurs génétiques sanguins. La variabilité de ces groupes dépend en effet des protéines qui les constituent, dont la diversité résulte de l'enchaînement de leurs acides aminés. Chacun est codé par un triplet de nucléotides successifs sur l'ADN. Cependant, plusieurs triplets peuvent coder pour le même acide aminé ; c'est le cas de la Leucine (Leu) que 6 triplets différents peuvent générer. Cette redondance entraîne par conséquent une perte d'informations entre la diversité génétique des protéines et celle de la région codante de l'ADN qui les code. A ce titre, O'Rourke et Suarez (1985), Salzano *et al.* (1997b) et Mazières *et al.* (Annexe 1) n'ont pu observer de claires différenciations génétiques par l'étude de respectivement 6, 25 et 8 marqueurs sanguins à définition héματο-immunologique chez 70, 33 et 23 populations Amérindiennes, soulignant la limite d'utilisation de tels marqueurs dans une tentative de dissociation de ces populations, si dissociées elles sont (Salzano *et al.*, 1997b).

Précisons que malgré ces contraintes, la biologie moléculaire n'a pas mis un terme à l'étude des marqueurs classiques et des mesures morphométriques. Un survol de la bibliographie montre en effet que ces travaux perdurent, voire interviennent souvent là où la biologie moléculaire ne peut accéder (Bosch *et al.*, 1997; Powell et Neves; 1999; Goicoechea *et al.*, 2001a,b; Neves *et al.*, 2003; Neves et Hubbe, 2005a; González-José *et al.*, 2001a-b, 2002; González-José, 2003; Pucciarelli *et al.*, 2006).

II.1.6.b Le polymorphisme, dérive génétique ou sélection naturelle?

Si la variation phénotypique est décomposée en deux composantes, une génétique et une environnementale, alors, selon le modèle de Fisher (Falconer, 1985; repris dans González-José, 2003):

$$V_p = V_g + V_e$$

où V_p est la variation phénotypique, V_g la part de variation à déterminisme génétique et V_e la variation génétique due à l'environnement. Mais discerner la part de dérive et de sélection dans la variabilité phénotypique observée demeure difficile (Ward et Neel, 1976).

Parmi les caractères polymorphes, les traits morphologiques ont par exemple été jugés comme trop influencés par le milieu pour pouvoir être utilisés comme outil en génétique des populations (Cavalli-Sforza et Bodmer, 1971). Rothhammer et Silva (1990) contesteront cette hypothèse par l'analyse de 1119 crânes d'Amérique du Sud et affirmeront que la variable géographique intervient en premier lieu, suivie par les variables climatiques et d'altitude. Plus récemment Marroig et Cheverud (2004), Ackermann et Cheverud (2004), González-José (2003) et González-José *et al.* (2005a,b) ont tenté de distinguer les composantes V_g et V_e dans la variabilité crâniofaciale simienne et humaine. En partant de l'hypothèse que si la variabilité morphologique provient de la dérive génétique, alors il existe une relation de proportionnalité entre les variabilités inter et intragroupe (Lande, 1979). Leurs résultats montrent qu'une fraction non négligeable de la dérive génétique est observée dans la diversité morphologique crânienne observée.

En ce qui concerne les marqueurs biologiques, les mêmes litiges nourrissent le débat. Le climat par exemple, a été présenté comme principal architecte des variations observées mondialement pour les gènes de l'ADN mitochondrial codant pour l'ATP6, le cytochrome *b* et le cytochrome oxydase I (Mishmar *et al.*, 2003). Elson *et al.* (2004) détectent également la présence des pressions de sélection principalement négatives (désavantageuses) pour la région codante de l'ADN mitochondrial. Toutefois, ils remettent en doute le rôle premier du climat avancé par Mishmar *et al.* (2003) en déclarant que des populations évoluant au sein d'un milieu vaste comme l'Europe peuvent affronter une hétérogénéité climatique à la fois spatiale et temporelle, sans oublier des processus indépendants de la sélection tels que la dérive, les expansions et réductions démographiques.

En Amérique du Sud, outre le climat, il est admis que l'altitude a façonné les caractéristiques biologiques des populations vivant dans ces régions à basse pression partielle d'oxygène. Le taux d'hématocrites et la viscosité du sang y étant alors plus élevés, les risques d'hypercoagulation sont plus sérieux. L'une des hypothèses communément acceptées prétend que pour contrecarrer ces risques, la sélection aurait favorisé les allèles impliqués dans la diminution du taux de fibrinogène dans le sang, ce qui a été contesté par Rupert *et al.* (2003). Dans la même perspective, les polymorphismes des gènes de la protéine cytochrome P450 ont été étudiés chez les Mapuche du Chili. Bien que présentant des fréquences similaires avec les populations asiatiques, les Mapuche se distinguent pour les allèles CYP2D6*10 et CYP1A1. Cependant, les auteurs n'ont pas su dire si ces différences avaient été provoquées par un effet fondateur lors de la colonisation de l'Amérique ou par les pressions de sélection (Munoz *et al.*, 1998). Une étude menée sur le système HLA chez les populations Amérindiennes a essayé d'interpréter les variations observées en terme de migration ou de réponse adaptative (Rothhammer *et al.*, 1997). Il a été montré une prédominance chez les groupes andins des allèles B14, B15, BW39, CW4, CW6 et la tendance inverse pour les variants CW4, B40 et B18. Des gradients ont alors été dessinés entre les Andes et le reste du continent, corrélés principalement à la géographie. Ils peuvent refléter d'anciennes migrations mais aussi les résultats d'une sélection. Les mêmes conclusions ont été tirées de l'étude de la distribution des systèmes Rhésus et Kell ainsi que de la morphologie crânienne d'échantillons à peu près synchrones (Rothhammer et Silva, 1990). Enfin, en Guyane française, Tchen *et al.* (1978) ont également montré que les allèles A2, A9, Aw19.2, A28, B5, BW15, BW35 et BW40 entre les Emerillon et les Wayampi pouvaient avoir été répartis par dérive génétique. Toutefois, il a été montré que les Cayapa de l'Equateur présentaient des variants spécifiques pour ce même système génétique (DRB1*08042, HLA-B*3905, HLA-B*3906, HLA-B*3907 et HLA-

B*1522) en plus des allèles connus, augmentant ainsi leur diversité pour ce système (Titus-Trachtenberg *et al.*, 1994 ; Trachtenberg *et al.*, 1995, Garber *et al.*, 1995). Parce que les mutations à l'origine de ces nouveaux polymorphismes pourraient avoir des conséquences fonctionnelles, on suppose par contre qu'ils ont été maintenus par sélection (Garber *et al.*, 1995). D'une manière générale, il est admis que sélection naturelle et dérive génétique ont chacune participé au pool génique des populations humaines, comme le résume Salzano (1991):

Biological relationships among groups depend basically on the nature of the founding populations and on the ensuing history of migration, contacts and interactions of members of these communities with their physical and social environments.

Par conséquent, interpréter des variations génétiques comme issues de processus autres que la sélection n'est pas toujours facile. Le recueil d'informations supplémentaires, propres aux populations, s'avère donc nécessaire. Par exemple, une bonne corrélation géographie/génétique peut être interprétée comme une distribution des allèles après migration des populations et les différences génétiques comme le produit de cette migration (O'Rourke et Suarez, 1985; Callegari-Jacques *et al.*, 1994; Cavalli-Sforza *et al.*, 1994; Dugoujon *et al.*, 1995; Rothhammer *et al.*, 1997; González-Pérez *et al.*, 2003). Il faut toutefois prêter attention à l'utilisation de ces méthodes, en particulier des cartes synthétiques comme celles largement utilisées par Cavalli-Sforza *et al.* (1994). Si deux groupes de populations sont trop éloignés dans l'espace, les gradients de fréquences reliant leurs aires géographiques respectives peuvent être interprétés à tort comme révélateurs d'un éventuel mouvement de populations alors qu'il s'agit en réalité d'une extrapolation informatique qui lisse les résultats entre ces populations (Sokal *et al.*, 1999).

La structure de la population et les facteurs socioculturels ont également leur importance pour exclure la sélection naturelle de la variabilité observée. Black *et al.* (1988) et Callegari-Jacques et Salzano (1989) notent par exemple une bonne corrélation entre distances génétiques et appartenance linguistique pour les groupes amazoniens de langues Tupí et Karib. Ward et Neel (1976) énoncent enfin que la sélection naturelle peut être écartée quand la géographie est relativement homogène (populations soumises aux mêmes conditions environnementales) et quand les populations sont fixées dans l'espace depuis trop récemment pour que les forces sélectives aient eu le temps d'agir. De la bonne définition de la population

et de l'exhaustivité de données dépendront la pertinence des interprétations; pour citer Neel and Ward (1972):

An understanding of the organization and breeding structure of natural populations is prerequisite to any formulation which purports to account for the large amount of genetic variability encountered in all adequately studied plant and animal species, including man.

II.2 LES MARQUEURS MOLECULAIRES

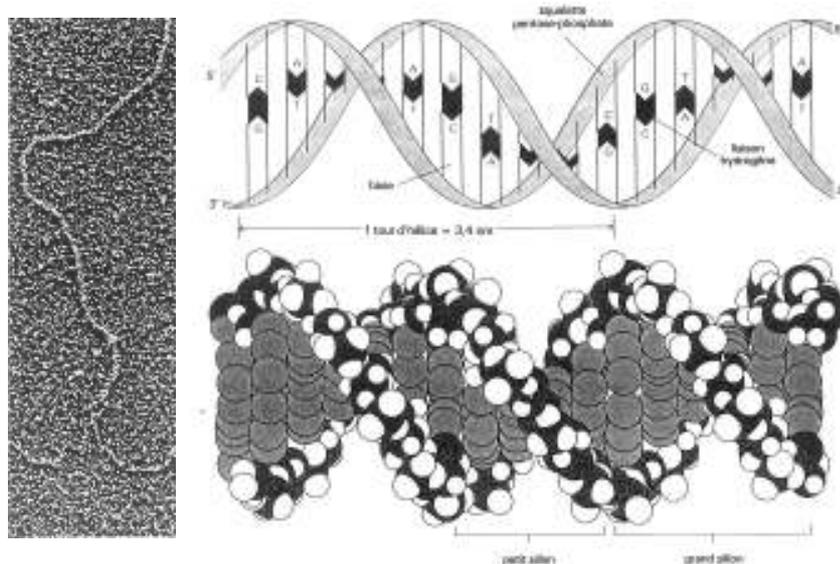
II.2.1 L'ADN: structure et fonction biologique

Il est aujourd'hui admis que l'ADN (Acide DésoxyriboNucléique) est détenteur de l'information génétique impliquée dans les mécanismes héréditaires (Crick, 1970). Quelques rappels sur la matrice du patrimoine génétique.

Le patrimoine génétique de l'ensemble des Eucaryotes est stocké dans chaque cellule sur la molécule d'ADN. L'ADN est une macromolécule composée de 2 chaînes de polymères agencée en double hélice droite (ou circulaire dans le cas de l'ADN mitochondrial) de 20Å de diamètre et de 34Å de pas de vis (Figure 5) (Watson et Crick, 1953; nobélisés en 1962 et fortement aidés par les clichés de diffraction aux rayons X d'ADN cristallisé de Rosalind Franklin; Franklin et Gosling, 1953a,b ; Klug, 1968). L'ADN est alors qualifié de bicaténaire ou double-brin. Chaque brin est constitué de la succession de 4 monomères différents (ou nucléotides), formé d'un groupement phosphate associé à un sucre à cinq carbones (un pentose), le désoxyribose. Chaque sucre porte une base azotée purique (A adénine ou G guanine) ou pyrimidique (C cytosine ou T thymine). Chaque base d'un brin est maintenue en vis-à-vis d'une base de l'autre brin par des liaisons hydrogène selon une règle précise : une cytosine (C) fait toujours face à une guanine (G), et une adénine (A) à une thymine (T). Les brins sont donc complémentaires sur toute leur longueur et cette complémentarité A-T ou C-G fait que l'on parle de paire de bases (bp, *base pair*) ou milliers de paire de bases (kilobase, kb) pour désigner l'unité de longueur de la molécule d'ADN. Sur chaque brin, les nucléotides sont liés les uns aux autres par des liaisons phosphodiester 3'-5'. Chaque groupement phosphate situé en 5' sur le pentose d'un nucléotide entre en réaction avec le groupe OH d'un autre nucléotide, situé lui, sur le carbone 3'. La molécule d'ADN est donc orientée d'une extrémité 5' phosphate vers une extrémité 3' hydroxyle. L'orientation d'un des deux squelettes pentoses-phosphates est contraire par rapport à l'autre. Les brins de l'ADN sont donc antiparallèles, ce qui provoque la structure en double hélice. A cause de la présence des groupements phosphates sur la partie superficielle de l'hélice, l'ADN est polaire et chargée négativement. Cette charge confère à l'ADN son caractère hydrophile. In vivo, l'ADN est organisé en structures suprahélicales ubiquitaires qui permettent un empilage très efficace

dans chaque noyau. Ces structures correspondent à de l'ADN dit sur- ou sous-enroulé, tel un cordon téléphonique enroulé sur lui-même.

Figure 5. Photographie en microscopie électronique et structure hélicoïdale de l'ADN.



L'enchaînement des nucléotides est répétitif et ceux-ci ne se distinguent les uns des autres que par leurs bases azotées. Les possibilités offertes par l'agencement des quatre bases de l'ADN sont donc immenses. Le nombre de séquences possibles est 4^n pour une séquence de n bases, soit par exemple plus d'un milliard de combinaisons pour une séquence de 10 bases, et 4^{1500} gènes possibles de poids moléculaire 10^6 ce qui est une valeur très supérieure aux nombres des différents gènes qui ont existé dans tous les chromosomes depuis l'origine de la vie. L'arrangement des quatre bases permet alors d'établir le code génétique qui supporte l'information dont la cellule a besoin pour synthétiser ses protéines. En effet, l'ordre des bases nucléotidiques va déterminer l'enchaînement des acides aminés des protéines. Une structure à une dimension détermine des structures à 3 dimensions. Ce paradoxal gain d'information est réalisé spontanément, par le repliement des protéines au fur et à mesure de leur synthèse. Les êtres vivants disposent donc d'un système informatif à une dimension, entièrement compris dans une séquence linéaire, qui peut être facilement copié ou dupliqué. De cette séquence linéaire découle celle des protéines, qui adoptent spontanément la structure à trois dimensions nécessaire à leur fonction.

Avec environ 3 milliards de nucléotides, l'ADN nucléaire humain atteint le paroxysme de la complexité et de la mémoire génétique. Paradoxalement, 10% de l'ADN constituent les gènes, estimés à quelques milliers chez l'Homme. Les 90% restant s'assimilent à des régions

non-codantes, dont la fonction est encore méconnue. Certaines de ces régions, existant en simple exemplaire, serviraient à espacer les régions codantes. Les autres parties non-codantes, qui représentent entre 20 et 30% du génome, sont présentes en plusieurs copies et sont rarement transcrites et jamais traduites. Ces régions sont appelées ADN répété et présentent une variation interindividuelle importante.

Chez l'Homme, l'ensemble de l'information génétique est répartie sur 46 chromosomes (44 autosomaux et 2 chromosomes sexuels ou gonosomes, XX chez la femme et XY chez l'homme). A l'exception de certains cas, souvent pathologiques, de variation du nombre de chromosomes appelés euploïdie (monoploïdie à $1n$, ou polyploïdie à $3n$, $4n$, etc.) ou aneuploïdie (chromosomes absents ou supplémentaires, comme la monosomie : $2n-1$, ou la trisomie : $2n+1$), le caryotype humain est organisé par paires (diploïdie à $2n=46$).

L'ADN nucléaire est transmis selon les lois décrites par Mendel, une moitié par le père et l'autre par la mère. Seul le chromosome Y et l'ADN mitochondrial font figure d'exception avec un mode de transmission uniparentale, hérité exclusivement du père pour le premier et de la mère pour le second. Quel que soit le mode de transmission de l'ADN, celui-ci a accumulé au cours de l'évolution des variations dans sa séquence qui permettent de différencier les individus ou les populations d'une même espèce. Ces variations sont donc à l'origine du polymorphisme génétique, responsable de la diversité des espèces. Si les variations au niveau des régions codantes sont visibles dans les produits qu'elles codent (les protéines), ce sont les parties non-codantes, plus nombreuses et surtout exemptes de pressions sélectives, qui ont accumulé le plus de modifications et présentent donc la plus grande variabilité interindividuelle. Le moteur de ces modifications est la mutation, c'est-à-dire, une modification survenue à l'intérieur de la chaîne d'ADN (Ruffié et Colombiès, 1985). Il peut s'agir du changement d'une base par une autre (substitution), de l'insertion ou de la perte d'une base. Ce sont là des mutations punctiformes. Quand le changement intéresse une série de bases voisines, on parle de mutations segmentaires. Parmi les mutations punctiformes, la substitution est de loin le type de mutation le plus fréquent. Il s'exprime le plus souvent par des transitions (remplacement d'une base pyrimidique par une autre, et de même pour les bases puriques) ou par des transversions (remplacement d'une base pyrimidique par une purique ou vice-versa).

II.2.2 Les marqueurs moléculaires fréquemment utilisés: généralités

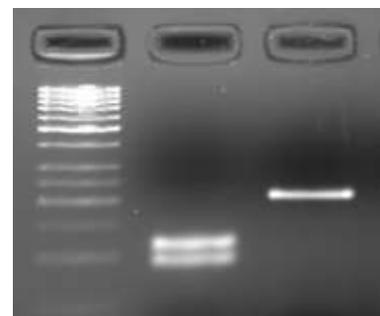
Les marqueurs moléculaires, c'est-à-dire de l'ADN, sont tous les polymorphismes génétiques détectables par l'analyse directe de la molécule d'ADN. Les avantages des marqueurs moléculaires face aux marqueurs classiques (toute différence dans les produits des gènes tels que protéines, enzymes, caractères discrets, etc.) sont leur nombre, le non besoin d'une identification préalable des phénotypes parmi les individus, une plus grande compétence technique et le reflet direct des variations de la molécule. La plupart de ces marqueurs ressortent du "polymorphismes de longueur" puisque les méthodes qui permettent de les détecter reposent sur l'obtention des fragments d'ADN de longueurs différentes selon les individus, à partir de fragments découpés par la même enzyme.

II.2.2.a Les SNPs (Single nucleotide polymorphisms)

Les SNPs regroupent toutes les substitutions ponctuelles - transition, transversion et indels (insertions ou délétions) – dans le génome (International Human Genome Consortium, 2001). Il existe un grand nombre de SNPs, un tous les 1000-3000bp dans les régions codantes et un tous les 500-1000bp dans les parties non-codantes, exception faite de l'ADN mitochondrial.

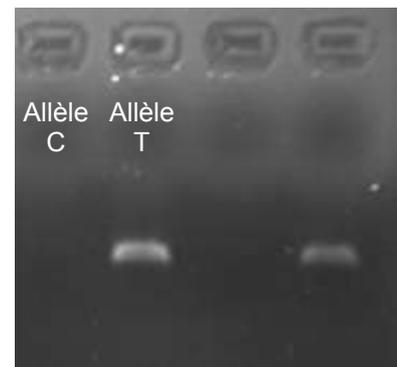
La première méthode utilisée pour mettre en évidence les polymorphismes de longueur est la technique dite des RFLPs (*Restriction Fragment Length Polymorphisms*) qui procède à la digestion d'un fragment d'ADN par une enzyme de restriction (Gill *et al.*, 1985; Jeffreys *et al.*, 1985 ; Aquadro *et al.*, 1992). Les RFLPs sont précisément des mutations ponctuelles qui vont créer ou détruire le motif d'un site de restriction d'une enzyme donnée. Ce sont donc des polymorphismes bialléliques, codés en présence-absence. On peut ensuite détecter la variation des sites de restriction en séparant les fragments d'ADN par une migration électrophorétique dont Southern (1975) a précisé la méthode (Figure 6).

Figure 6. Gel de migration électrophorétique montrant un exemple de digestion enzymatique (au centre, le fragment digéré par *HaeIII*).



Une alternative à la méthode RFLP pour la détection des SNPs est l'hybridation sur le site polymorphique. Nous ne parlerons pas ici du principe de la sonde (Day *et al.*, 1995) mais traiterons préférentiellement la technique employée par Underhill *et al.* (1996) lors de l'étude de la variabilité des populations amérindiennes sur le chromosome Y, car nous l'emploierons pour l'analyse du même marqueur (DYS199 ou M3). Le point de départ de la majorité des techniques de détection est l'amplification préliminaire d'un fragment d'ADN par PCR (*Polymerase Chain Reaction*, Mullis *et al.*, 1986) à l'aide d'un couple d'amorce qui vient encadrer le SNP à détecter, en s'hybridant en amont (extrémité 5') et en aval (extrémité 3') de celui-ci. Underhill *et al.* (1996) n'encadrent pas le SNP mais décident de faire hybrider une des amorces directement sur celui-ci à la manière d'une sonde. Ils utilisent pour cela trois amorces dont deux sont identiques à un nucléotide près, situé en fin de séquence de l'oligonucléotide. C'est au niveau de ce nucléotide que se situe, sur l'ADN, le site polymorphique à détecter. Le même échantillon est alors testé avec chacune des deux amorces "jumelles". Dans un cas, la séquence du lieu d'hybridation sur l'ADN correspond en tout point à celle de l'amorce. Celle-ci se fixe et l'amplification se produit. Dans l'autre cas, l'amorce ne trouve pas correctement son correspondant sur l'ADN et l'amplification n'a pas lieu (Figure 7).

Figure 7. Gel électrophorétique de deux sujets testés pour le marqueur DYS199 selon Underhill *et al.* (1996).



Enfin, une autre méthode permet aujourd'hui de révéler la présence de mutations ponctuelles. En effet, en 1977, Sanger (prix Nobel de chimie en 1980) propose une technique dont le principe réside dans la lecture successive des bases nucléotidiques d'un brin d'ADN précédemment amplifié par PCR. C'est le séquençage (Figure 8). La méthode utilisée aujourd'hui repose sur l'utilisation de nucléotides particuliers appelés didésoxynucléotides, qui bloquent la synthèse d'ADN par les ADN polymérase après leur incorporation. Ce blocage est dû à l'impossibilité qu'ont ces nucléotides de former une liaison phosphodiester avec un autre nucléotide en raison de l'absence du groupement hydroxyle sur le carbone 3'. Au cours de la réaction de séquence, la polymérase peut, au niveau de chaque nucléotide de l'ADN matrice, incorporer un désoxynucléotide ou un didésoxynucléotide, imitant le principe de la PCR. Dans le cas où elle incorpore un désoxynucléotide, la synthèse peut continuer, dans le cas contraire elle s'arrête. Ce choix étant aléatoire, chaque base de l'ADN matrice aura statistiquement vu un certain nombre de fois l'incorporation d'un didésoxynucléotide, si

bien que le milieu réactionnel contient l'ensemble des molécules néosynthétisées possibles. Depuis, la méthode a considérablement évolué grâce à la mise au point de séquenceurs automatiques. Cette technique est plus performante que la PCR pour la détermination des différents polymorphismes car en plus de la mise en évidence d'une mutation, le séquençage précise sa nature exacte. C'est donc le niveau de résolution le plus élevé et une technique rapide et fiable utilisée fréquemment dans le diagnostic des maladies héréditaires. Le séquençage est enfin communément utilisée en génétique des populations car pour ce qui concerne la région hypervariable de l'ADN mitochondrial, il permet d'observer en une seule fois une région moléculaire où une mutation apparaît en moyenne tous les 3 à 4 paires de bases; HV1 et HV2 confondues (estimations de Bandelt *et al.*, 2002).

II.2.2.b Les SINEs (Short Interspersed Repetitive Elements)

Contrairement aux SNPs, les SINEs appartiennent aux polymorphismes segmentaires. Les SINEs sont extrêmement nombreux puisqu'ils constituent près de 10% de la masse du génome. Ils ont pour caractéristique commune la capacité d'être mobile à l'intérieur du génome. L'origine des SINE est encore débattue. Seraient-ils des sortes d'envahisseurs intracellulaires venus exploiter les ressources cellulaires ou sont-ils tolérés parce que potentiellement bénéfiques à l'évolution du génome? Dernièrement, il a été proposé qu'ils interviennent dans l'architecture du génome, comme séparateur des régions codantes notamment (Batzler et Deninger, 2002).

Les séquences *Alu* sont certainement les plus répandues des SINEs. Elles sont apparues dans le génome des Primates il y a 65 Ma et se sont amplifiées pour atteindre le nombre de plus d'un million de copies dans le génome humain (Carroll *et al.*, 2001). Elles représentent 6 à 13% du génome et sont appelées ainsi d'après le site de restriction de l'enzyme *Alu* qu'elles contiennent (Houck *et al.*, 1979; Jelinek *et al.*, 1980 ; Jelinek et Haynes, 1983 ; Mighell *et al.*, 1997). Les séquences *Alu* dérivent du gène de l'ARN 7SL (Ullu et Tschudi, 1984; Britten *et al.*, 1988 ; Mighell *et al.*, 1997) et apparaissent tous les 3 à 6 kb. Une séquence *Alu*-type est longue de 280 à 300 nucléotides suivis d'une trentaine d'adénines. Les éléments *Alu* ne sont pas uniformément distribués dans le génome, ils sont préférentiellement insérés dans les régions riches en G-C. Enfin, bien que le mécanisme précis soit encore méconnu (Britten, 1996 ; Mighell *et al.*, 1997), il est admis que les séquences *Alu* se déplacent dans le génome par rétroposition (Cordaux *et al.*, 2004), grâce à un intermédiaire RNA simple-brin généré par transcription de la RNA polymérase III.

L'expansion des *Alu* se fait à partir d'une séquence dite "*master gene*" qui sert de patron aux autres séquences. Des mutations au sein de cette séquence-modèle ont permis de classer les *Alu* en sous-familles hiérarchiques (Batzer *et al.*, 1996a; Mighell *et al.*, 1997), de la même manière que les haplogroupes mitochondriaux et du chromosome Y. Les séquences *Alu* jeunes, de la sous-famille Y (classification de Batzer *et al.*, 1996a), se sont insérées si récemment qu'elles sont absentes dans le génome des grands singe (Perna *et al.*, 1992; York *et al.* 1999). Quelques membres des Ya5, Ya8, Yb8 et Ye sont si récents qu'ils ne sont pas entièrement fixés dans le génome humain et déterminent donc un polymorphisme par présence-absence (Batzer et Deininger, 1991 ; Arcot *et al.*, 1997). Aussi, la probabilité qu'une séquence *Alu* insérée soit excisée sans laisser de traces d'elle est infime. De plus, il n'y a pas de moyen chimique de l'éliminer du génome. Enfin, par comparaison des génomes de l'Homme et des Primates, l'état ancestral sera l'absence d'élément *Alu* et l'état dérivé, la présence (insertion) de celui-ci. Chaque locus qui possède une séquence *Alu* dérive donc d'un unique évènement de transposition. Toutes ces propriétés font que les insertions *Alu* sont identiques par descendance, ce qui va fournir une polarité incontestable éliminant tout risque d'homoplasie dans toute étude phylogénétique nécessitant des fréquences alléliques et autorisant du fait, l'utilisation d'algorithmes génétiques basés sur la dérive elle-même (Novick *et al.*, 1995 ; Batzer *et al.*, 1996b ; York *et al.*, 1999 ; Salem *et al.*, 2003 ; Watkins *et al.*, 2003 ; Ray *et al.*, 2005).

Les propriétés des séquences *Alu* leur confèrent un avantage certain dans les travaux d'estimation de la variabilité génétique observée dans une population ainsi que dans les tentatives de reconstruction des phases de peuplement. Le bassin méditerranéen, peuplé dans sa partie méridionale par les Berbères, a par exemple été exhaustivement étudié. Notamment, l'influence génétique de ces derniers sur les groupes périméditerranéens est activement débattu en raison de leur position géographique particulière, partagée entre Europe et Afrique sub-saharienne, et de leur histoire est marquée par l'invasion arabe. Dans ce contexte le rôle du Détroit de Gibraltar apparaît toujours en filigrane. Il semble d'ailleurs qu'il ait été assez fortement perméable aux flux géniques (González-Pérez *et al.*, 2003), telle une table flanquée de ses bancs que l'on pourrait franchir à pieds joints, si le Pr. Pedro Moral me permet d'emprunter son expression.

Parmi les séquences *Alu*, une est particulièrement intéressante de part son emplacement dans la partie non-recombinante du chromosome Y (locus DYS287). Cet élément, appelé YAP (Y *Alu-insertion Polymorphism*, Hammer, 1994) est plus fréquemment inséré dans les populations tibétaines et africaines que partout ailleurs (>31%), notamment chez les

populations océaniques et amérindiennes (<10%) (Karafet *et al.*, 1997; Bravi *et al.*, 2000). Ce marqueur est donc logiquement utilisé à la détection du métissage et de sa provenance dans les populations amérindiennes ou urbaines (Bianchi *et al.*, 1997; Bravi *et al.*, 2000; Bortolini *et al.*, 2003, Callegari-Jacques *et al.*, 2003).

II.2.2.c Les SSLP (Simple Sequence Length Polymorphisms)

Les SSLPs sont formés de la répétition d'un motif de quelques nucléotides (*core* en anglais) et sont des polymorphismes multialléliques puisque chacun peut avoir plusieurs variants de longueur ; les allèles correspondant aux nombres de répétitions du motif. Leur avantage est leur haut degré de variation, puisque avec n allèles, il existe n génotypes homozygotes + $\frac{n.(n-1)}{2}$ génotypes hétérozygotes, soient $\frac{n.(n+1)}{2}$ génotypes possibles.

Les SSLPs sont répartis en deux groupes : les minisatellites, connus sous le nom de VNTRs (*Variable Number of Tandem Repeats*), dont le motif répété fait quelques dizaines de nucléotides de longueur (10-60bp), et les microsatellites, ou STRs (*Short Tandem Repeats*, Hamada *et al.*, 1982), dont les motifs sont bien plus petits (2-6bp). Alors que les VNTRs ont tendance à être concentrés vers les extrémités des chromosomes, les STRs sont répartis sur l'ensemble du génome, quelque soit le type de chromosome (autosomal ou sexuel) et représentent environ 20% du génome. Actuellement, plus de 10^4 STRs ont été découverts.

Les SSLPs, et particulièrement les STRs, sont donc principalement utilisés par la médecine-légale pour établir l'identité d'un individu (*DNA typing* ou *DNA fingerprints*). Toutefois et malgré leur extraordinaire pouvoir discriminatif exploité en identification individuelle, leur utilité en génétique des populations, commence à être perçue (Kohlrausch *et al.*, 2005 ; Coudray *et al.* 2006a-b).

II.2.3 L'ADN mitochondrial

L'ensemble des Eucaryotes possède en plus du génome nucléaire des génomes extranucléaires localisés dans les mitochondries, mais aussi dans les plastes en ce qui concerne les végétaux. La différence entre ADN mitochondrial et génomique est expliquée par la théorie endosymbiotique : la mitochondrie serait une cellule procaryote "capturée" par les cellules eucaryotes primitives. Cet évènement ne se serait produit qu'une fois dans toute l'histoire de la vie.

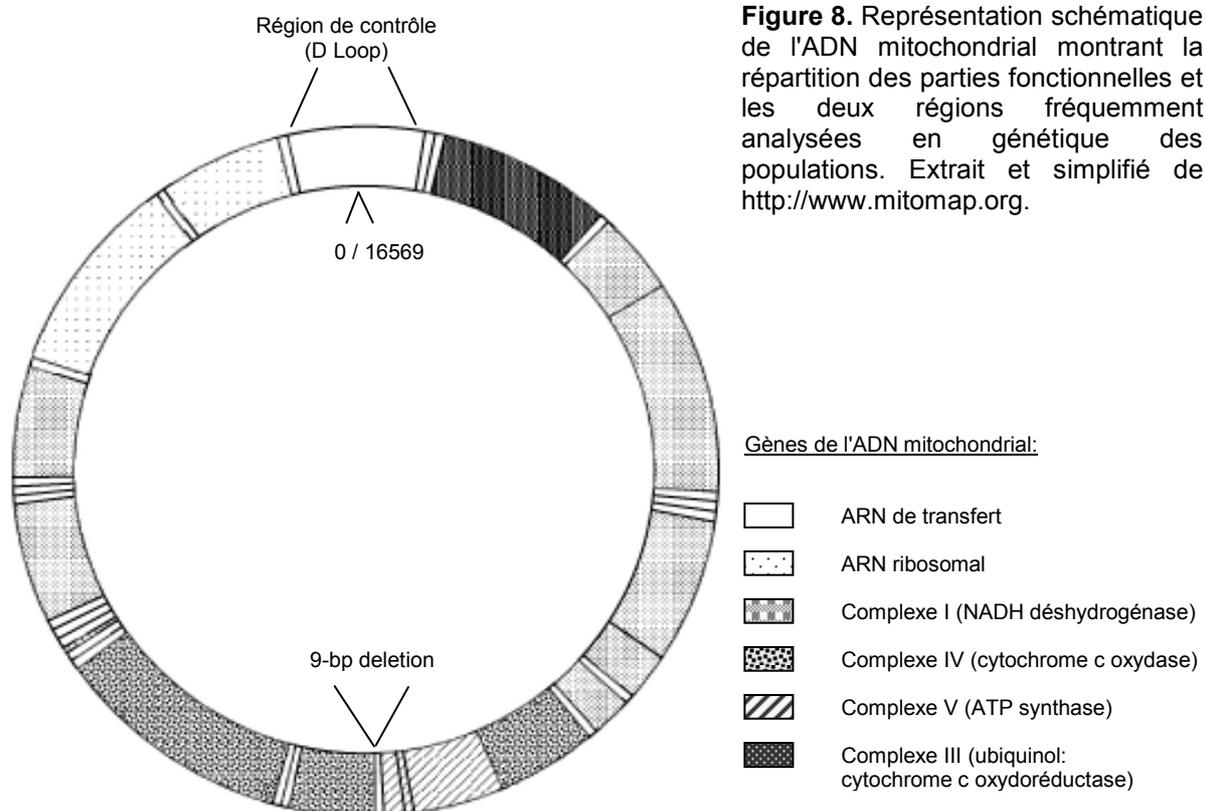
II.2.3.a Description

La mitochondrie est un organe cellulaire présent dans toutes les cellules, exception faite des Bactéries et des hématies des organismes pluricellulaires. Son existence était connue dès le 19^{ème} siècle et révélée un peu plus tard par l'absorption de colorants (expérience d'Altmaan en 1890). La fonction de la mitochondrie est pressentie, dès 1910, par le biochimiste Warburg qui découvrait alors que les oxydations se produisant dans la plupart des tissus étaient localisées dans une région bien définie de la cellule qu'il était possible d'isoler par écrasement de fragments tissulaires et centrifugation de cet homogénat. Aujourd'hui, on sait parfaitement que les mitochondries sont les "centrales énergétiques" de la cellule. Elles sont responsables de la respiration cellulaire qui, par oxydation des substrats du cycle de Krebs (molécules de glucose) produit de l'énergie sous forme d'ATP (adénosine triphosphate) (Loewy et Siekevitz, 1974). On les retrouve d'ailleurs en association étroite avec les éléments cellulaires consommateurs d'énergie, tels que les éléments contractiles de la cellule musculaire ou les fibrilles longitudinales responsables de la motricité du flagelle du spermatozoïde.

Les cellules de l'organisme contiennent plusieurs centaines de mitochondries, voire plusieurs milliers. Les mitochondries ont leur propre chromosome (jusqu'à 10 semblables par mitochondrie) indépendant du noyau. Les premières études au microscope électronique semblaient indiquer que toutes les molécules d'ADN sont linéaires et ont deux extrémités libres. Mais il apparaît que beaucoup d'entre elles existent normalement sous forme circulaire, comme c'est le cas chez les virus et parfois chez *E. Coli* (*Escherichia Coli*). L'homme possède également un ADN à structure fermée par liaison covalente puisque la double hélice de l'ADN mitochondrial forme un cercle de 16.569bp, soit environ 5mm de long. Cet ADN

circulaire comprend un brin L (light, léger) riche en pyrimidines et un brin H (heavy, lourd) riche en purines (Figure 8).

Le génome mitochondrial est haploïde et très condensé, à peu près 94% de l'ADN mitochondrial (ADNmt) est formé de régions codantes (Figure 8). On parle de génome "économique" ou "compact". Il comprend 37 gènes, qui ne possèdent pas d'introns, 13 codant pour des protéines (12 d'entre elles étant impliquées dans le transport d'électrons et la synthèse d'ATP), 22 pour des ARN de transfert (ARNt) et 2 pour des ARN ribosomiaux (ARNr), réparti précisément de la sorte : 11 354bp pour les protéines, 2511bp pour l'ARNr et 1490bp pour l'ARNt. Le code génétique mitochondrial diffère légèrement du code génétique nucléaire, par exemple, UGA est un tryptophane dans la mitochondrie et un codon stop dans le code universel. Le reste du génome mitochondrial (1214bp) forme la région de contrôle, non codante, initiant et régulant la réplication du brin H, ainsi que la région V de l'enzyme oxydase II, longue d'environ 20bp, qui présente chez certaines populations d'Asie une délétion de 9bp (Anderson *et al.*, 1981). La région de contrôle, appelée également D-loop est composée de deux régions hypervariables, HV1 et HV2, dont le taux de mutation est 2 à 10 fois supérieur au reste de l'ADN mitochondrial.



Le génome mitochondrial humain a été intégralement séquencé en 1981 (Anderson *et al.*, 1981). Cette séquence sert désormais de séquence de référence (CRS ou Cambridge Reference Sequence) malgré une rectification de ce travail en 1999 (Andrews *et al.*, 1999) qui montre un taux d'erreur d'environ 0,07%, représentée essentiellement par 10 erreurs de substitution qui se situent en dehors des régions de l'ADN mitochondrial couramment utilisé en génétique. Cette séquence est entièrement disponible sur le web (www.mitomap.org, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi:code J01415>).

II.2.3.b La région de contrôle (D-Loop)

La région de contrôle de l'ADN mitochondrial, également nommée D-Loop (*duplication loop*, origine de la duplication), concentre la plupart de ses polymorphismes SNPs sur deux segments hypervariables, HV1 et HV2, situées respectivement entre les positions nucléotidiques 16024 et 16365, et 73 et 340 (Figure 8) (numérotation nucléotidique en fonction de la séquence consensus CRS, Anderson *et al.*, 1981). Certains nucléotides de HV1 et HV2 mutent plus fréquemment (90% des mutations n'interviennent que sur 27% des 340 bases qui constituent la région HV1, Bandelt *et al.*, 2002) et sont appelés *hotspots* (points chauds) du fait de leur haute instabilité. Chez le bactériophage T4 (virus qui affecte la bactérie *E. coli*), la présence de ces points chauds serait associée à la délétion d'une adénine appartenant à une série de six résidus adénosine. La fréquence des points chauds est donc probablement fonction de la présence de bases identiques successives (doublet de bases, etc.) (Watson, 1970).

La très grande variabilité des ces deux régions a notamment permis un usage en identification individuelle puisqu'il est possible d'exclure un lien de parenté par lignées maternelles entre deux individus avec une probabilité de succès de plus de 99% (Piercy *et al.*, 1993). Inversement, si le même profil génétique est observé entre plusieurs individus de populations différentes, il est donc probable que ces deux populations aient été liées par le passé ou que le profil génétique en question ait été introduit d'une population à l'autre. La région de contrôle peut donc, dans un deuxième temps, servir de traceur hautement informatif des mouvements des populations.

II.2.3.c La 9bp deletion

Si la plupart des travaux examinent les régions hypervariables de la D-loop, une autre région non codante est fréquemment utilisée pour l'étude des populations, spécialement celles situées de part et d'autre de l'océan Pacifique. Ce locus, la région V, est situé dans la région intergénique COII/tRNA^{Lys} (Figure 8) et présente chez certains sujets asiatiques et amérindiens une délétion de 9bp (Cann et Wilson, 1983). La répartition longitudinale de ce marqueur a notamment laissé supposer que l'haplogroupe mitochondrial B, défini par cette délétion, aurait pu avoir été introduit sur le continent sud-américain après une traversée des îles du Pacifique jusqu'aux côtes chiliennes et péruviennes (Cann, 1994; Rothhammer et Bianchi, 1995); une hypothèse qui manque toutefois de quelconque soutien scientifique (Bonatto *et al.* 1996).

II.2.3.d Propriétés de l'ADN mitochondrial

Le génome mitochondrial présente quatre particularités qui en font un outil de choix pour réaliser des identifications génétiques, des études de phylogénies ou de génétique de populations sur des périodes relativement brèves.

Tout d'abord, l'ADN mitochondrial suit une hérédité cytoplasmique (ou non mendélienne). Les mitochondries sont présentes en nombre variable dans le cytoplasme des cellules, d'une cinquantaine dans le spermatozoïde à plusieurs centaines de milliers dans l'ovocyte. De plus, les mitochondries contenues dans les spermatozoïdes sont essentiellement localisées dans leur flagelle, pour fournir l'énergie nécessaire au déplacement. Comme le flagelle ne pénètre pas dans l'ovocyte lors de la fécondation et que le peu de mitochondries du spermatozoïde qui y parvient est rapidement dégradé, le génome mitochondrial paternel ne participe pas au patrimoine génétique de l'embryon. Chaque individu hérite par conséquent du patrimoine génétique mitochondrial de sa mère, qui elle-même l'a reçu de sa mère, etc. Le mode de transmission de l'ADN mitochondrial est donc exclusivement uniparental et maternel (Giles *et al.*, 1980). L'analyse de l'ADN mitochondrial permet donc de suivre les lignées maternelles au fil des générations. La présence de l'ADN mitochondrial paternel équivaut toutefois à 1‰ de l'ADN mitochondrial total somatique et il n'a pas été mis en évidence d'ADN mitochondrial hérité des deux parents.

La deuxième caractéristique de l'ADN mitochondrial est l'absence de recombinaison (Olivio *et al.*, 1983). Etant donné que le génome mitochondrial est haploïde, aucune

recombinaison par *crossing-over* n'intervient lors de la méiose, contrairement aux chromosomes autosomaux, bien que toutefois, de rares phénomènes de recombinaison aient été récemment observés chez l'Homme (Awadalla *et al.*, 1999).

Une autre caractéristique est l'abondante présence de l'ADN mitochondrial par cellule. Chaque cellule peut contenir jusqu'à plusieurs milliers de mitochondries, elles-mêmes renfermant entre 1 à 10 copies d'ADN mitochondrial (Bogenhagen et Clayton, 1974). En comparaison, l'ADN nucléaire n'est présent qu'en un seul exemplaire. Cette caractéristique avantage l'ADN mitochondrial dans le choix du substrat d'analyse pour les études de l'ADN dégradé (Pääbo, 1989).

La dernière spécificité réside dans le taux de mutation de l'ADN mitochondrial. La région la plus variable de l'ADN mitochondrial est la région codante pour l'ARN ribosomal (ARNr). Sa séquence change 100 fois plus vite que pour l'ARNr du noyau. En ce qui concerne les régions codantes pour l'ARN de transfert (ARNt) et les protéines, leurs évolutions se font 10 fois plus vite que les proportions conventionnelles (Brown *et al.*, 1979). Ceci serait dû au renouvellement des mitochondries plus rapide que celui des cellules, donc du noyau et de son génome (Brown *et al.*, 1982), et au fait que les mitochondries sont des milieux très oxygénés, ce qui dégrade plus rapidement l'ADN, dont les mécanismes de réparation sont limités et qui de surcroît, n'a pas d'enveloppe protéique protectrice (histone) (Richter *et al.*, 1988). De plus, d'autres éléments entrent en compte dans le taux de mutation élevé de l'ADN mitochondrial, comme le manque de recombinaison, le manque de fidélité dans la réplication et les réparations défectueuses. A l'image de l'ADN nucléaire, les parties non-codantes de l'ADN mitochondrial, exemptes de toute pression de sélection, mutent rapidement et par conséquent, sont très polymorphes.

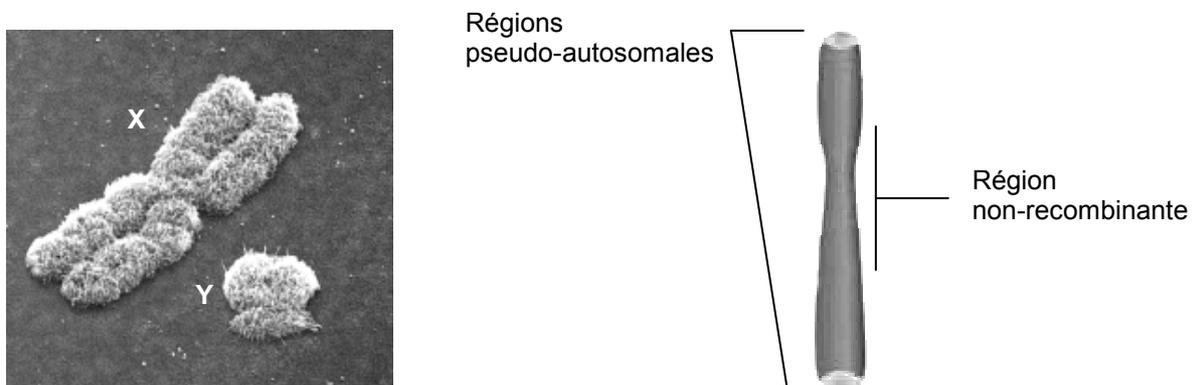
II.2.4 Le chromosome Y

Le caryotype humain est composé de 46 chromosomes, dont 2 déterminent le sexe de l'individu, les chromosomes X et Y. Alors que les femmes possèdent 2 chromosomes X (XX), les hommes sont les seuls à détenir le chromosome Y en unique exemplaire (XY). Chez la plupart des mammifères, le chromosome Y est l'un des plus petits, il ne contient que 2 à 3% du génome.

II.2.4.a Description

Le chromosome Y humain, dont la séquence est disponible sur <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>, code : NC000024, est long de 57 701 691bp, renferme 104 gènes, dont 76 parfaitement connus, et 30623 SNPs. En comparant sa séquence avec celle du chromosome X on peut dire qu'il en a été l'homologue, mais qu'à la suite d'additions de gènes autosomiques, de recombinaisons et de perte de gènes (en ce qui concerne le chromosome Y), ces deux chromosomes diffèrent maintenant largement. Le chromosome Y est formé de 2 parties distinctes, séparées par une région riche en séquences *Alu*. Les régions homologues aux chromosomes X et Y sont situées à chaque extrémité des deux bras du chromosome Y et appelées régions pseudo-autosomales, PAR1 et PAR2. La région pseudo-autosomale, située sur la partie la plus distale du bras supérieur (PAR1, sur le bras Yp), subit une recombinaison obligatoire (crossing-over) pendant la méiose mâle avec une région homologue de la portion distale du bras supérieur du chromosome X (le bras Xp).

Figure 9. Photographie des chromosomes sexuels et représentation schématique du chromosome Y.



II.2.4.b La région non-recombinante (NRY)

Inversement, la majeure partie du chromosome Y (95% du chromosome) n'a pas d'homologue et n'est donc pas brassée par recombinaison (Skaletsky *et al.*, 2003). Tous les gènes de cette région non-recombinante (NRY, *nonrecombining region of the Y-chromosome*) sont par conséquent en déséquilibre de liaison et sont intégralement transmis par le père. Par cette propriété, le génome du chromosome Y est l'équivalent masculin de l'ADN mitochondrial. Néanmoins, les gènes de la partie non-recombinante du chromosome Y sont haploïdes contrairement à ceux de l'ADN mitochondrial qui sont polyplloïdes, et son taux de mutation est nettement inférieur.

La NRY est principalement composée de séquences hautement répétées (microsatellites ou STRs) et de polymorphismes bialléliques (SNPs), qui pour être apparus qu'une fois dans l'évolution de l'espèce humaine, sont appelés UEPs (*unique-event polymorphisms*, Thomas *et al.*, 2000). Grand nombre de SNPs ont été identifiés dans la NRY (Underhill *et al.*, 2000) de telle sorte que conjointement aux STRs, il est possible de caractériser et d'ordonner les chromosomes Y en grandes classes, les haplogroupes (Jobling et Tyler-Smith, 2003). Il est alors possible de remonter l'histoire d'un chromosome Y avec assez grande précision et donc, d'appréhender l'histoire biologique des lignées paternelles des populations humaines (Underhill *et al.*, 2000).

II.2.5 Quelques exemples d'application

Grâce aux actuelles techniques d'investigation de la biologie moléculaire, l'anthropologie espère aborder de nombreuses problématiques, traiter l'individu comme la population, l'ancien comme le moderne.

II.2.5.a Populations anciennes et identification

Bien entendu c'est l'étude des populations du passé qui bénéficie en premier lieu des avantages de la biologie moléculaire, en supplantant les méthodes morphologiques lorsque les squelettes sont incomplets ou quand il s'agit d'immatures. Des questions liées à la détermination du sexe, à l'identification et aux éventuels liens de parenté ont pu ainsi recevoir des éléments de réponse. Des travaux ont par exemple permis d'identifier les victimes américaines des guerres du Vietnam et de sécession (Holland *et al.*, 1993 ; Fisher *et al.*, 1993) ou de révéler certaines pratiques d'infanticide sélectif (Faerman et Bar-Gal, 1998). L'anthropologue peut aussi définir une organisation des zones d'inhumation en fonction du sexe (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003). Récemment, Rollo *et al.* (2006) ont également réussi à déterminer l'haplogroupe mitochondrial du fameux Ötzi, l'homme retrouvé gelé dans le massif alpin.

II.2.5.b Paléoépidémiologies et paléopathologies

L'approche moléculaire des populations anciennes a également permis d'identifier au sein de celles-ci certains organismes pathogènes comme la source de la trypanosomiase américaine (*Trypanosoma cruzi*, Guhl *et al.*, 1999), de la tuberculose (*Mycobacterium tuberculosis*, Salo *et al.*, 1994; Rothschild *et al.*, 2001; Crubézy *et al.*, 2006), de la peste (*Yersinia pestis*) (Drancourt *et al.*, 1998 ; Raoult *et al.*, 2000), de la bactérie intestinale bénigne *Clostridium* (Ubaldi *et al.*, 1998) ou plus généralement de bactéries (Cano *et al.*, 2000). Outre le diagnostic proprement dit, la génétique permet de préciser l'état sanitaire des populations du passé mais aussi de retracer l'histoire évolutive de ces maladies (Drancourt et Raoult, 2002; Crubézy *et al.*, 2006).

II.2.5.c L'Eve et l'Adam africains

Le premier travail à l'échelle mondiale impliquant le séquençage de la région HV1 de l'ADN mitochondrial a permis de retracer la séquence évolutive de *Homo sapiens sapiens* jusqu'en Afrique (Cann *et al.*, 1987). Ce travail a notamment décrit le probable génome mitochondrial ancestral duquel descendraient tous les génomes mitochondriaux de l'humanité: il est à la base de la théorie de l'Eve mitochondriale ou Eve africaine. Ce terme très marquant reste toutefois trompeur, puisque si tous les humains descendent de l'Ève par leur génome mitochondrial, ils descendent certainement de plusieurs milliers de contemporains de cette Eve pour le reste de leurs gènes (Stoneking, 1994). De la même manière, il existerait un "Adam Y-chromosomal", voisin de "Eve" et ayant engendré une lignée ininterrompue d'hommes (Mitchell et Hammer, 1996; Gibbons, 1997; Howard, 2002). L'Eve et l'Adam africains reposent sur un principe appliqué en phylogénie, l'horloge moléculaire.

II.2.5.d L'horloge moléculaire

La théorie des horloges moléculaires (Zuckerkandl et Pauling, 1965) est basée sur l'évaluation du taux d'évolution des protéines (notamment des α -globines) ou de l'ADN qui semble à peu près constant chez les vertébrés. Cela suppose que les mutations se produisent à un rythme régulier et que les contraintes fonctionnelles sont identiques pour un gène donné dans toutes les espèces. Selon cette théorie, il serait possible de dater la divergence entre 2 espèces ou populations en comparant leurs séquences si l'on connaît le taux de mutation au locus considéré (Cann *et al.*, 1987 ; Vigilant *et al.*, 1991 ; Horai *et al.*, 1995 ; Ingman *et al.*, 2000). Par exemple, le taux de mutation de la région hypervariable HV1 de l'ADN mitochondrial est d'une transition tous les 20.180 ans. Le calcul du rythme d'apparition des mutations et le calibrage de l'horloge s'effectue avec des espèces pour lesquelles la date de divergence est connue, ce qui n'est pas toujours facile. Le nombre de différences entre les deux groupes comparés est ensuite divisé par le temps écoulé depuis leur séparation.

Toutefois, il existe des arguments contre cette théorie. Notamment la date de séparation des lignées menant à l'Homme et au chimpanzé (*Pan paniscus*) demeure floue et peut varier entre 6 et 8 millions d'années, ce qui peut poser quelques problèmes dans le calibrage de l'horloge moléculaire. Il semble également que la vitesse de mutation pouvait varier selon les régions de l'ADN mitochondrial et les positions nucléotidiques examinées. De la même

manière, l'horloge moléculaire ne serait pas régulière, mais "battrait plus vite" lors de la formation de nouvelles espèces. Des mutations avantageuses se fixeraient plus rapidement lors de spéciations en raison de la faible taille des populations. De plus, l'horloge moléculaire fonctionnerait de manière intermittente. Pour une même région, le taux de mutation le long d'une lignée ne semble pas suivre une loi de Poisson, c'est à dire que les mutations ne se produiraient pas de façon indépendantes au cours de l'évolution (Ingman *et al.*, 2000). Il semblerait donc qu'il y ait plutôt des épisodes d'accumulation de mutations entrecoupés de stases évolutives.

Bien que le débat subsiste sur la validité des horloges moléculaires, il semble que le principe fonctionne assez bien sur de longues périodes de temps (Gillooly *et al.*, 2005), pour des gènes ayant un taux de mutation relativement faible, où même si l'horloge ne bat régulièrement, les accélérations et les ralentissements se compensent. Il faut toutefois se méfier des estimations des temps de divergence basées sur la comparaison d'un petit nombre de gènes.

II.2.5.e Métissage

La biologie moléculaire est également employée pour résoudre les questions de métissage, spécialement en Amérique où contributions géniques africaines, européennes et amérindiennes constituent la plupart des génomes actuels. Ces travaux ont surtout mis en évidence un déséquilibre lorsque les populations sont approchées par l'ADN mitochondrial ou le chromosome Y. Il est de plus en plus évident que chez les populations non Amérindiennes, la contribution masculine extra-amérindienne est prédominante. Carvajal-Carmona *et al.* (2000) estiment cette contribution à plus de 90% (94%), alors qu'à peine 10% des génomes mitochondriaux ont été introduits par des femmes d'origine européenne ou africaine. Ces résultats soulignent un métissage directionnel, principalement entre femmes amérindiennes et hommes européens ou africains (Batista dos Santos *et al.*, 1999; Seielstad, 2000; Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 2002; Sans *et al.*, 2002). Ces résultats s'accordent notamment avec l'Histoire, marquée par l'arrivée des conquistadors et des colons, majoritairement des hommes (Boyd-Bowman, 1976; Alves-Silva *et al.*, 2000; Callegari-Jacques *et al.*, 2003).

II.2.5.f Peuplement et mouvement de populations

Plus généralement, l'accès aux régions non codantes de l'ADN et l'analyse de leurs variations permettent de s'affranchir de la sélection naturelle et donc d'interpréter les gradients de fréquence comme le fruit de la migration des populations humaines et de leur évolution dans la perspective de déterminer des schémas de peuplement des différentes régions du monde (Tomas *et al.*, 2002; Dugoujon *et al.*, 2004; Fernando *et al.*, 2005). Notamment, les travaux menés les restes anciens ne se focalisent pas seulement sur le sujet ou le site funéraire, mais peuvent s'étendent aux problématiques liées aux modalités de peuplement (Stone et Stoneking, 1993, 1998; Lalueza-Fox, 1996; Lalueza-Fox *et al.*, 2003; revus dans Jones, 2003).

II.3 LES MARQUEURS A TRANSMISSION UNIPARENTALE EN AMERIQUE

II.3.1 La diversité génétique de l'ADN mitochondrial amérindien

Les modalités du peuplement de l'Amérique ont constamment alimenté les débats (elles les alimentent toujours d'ailleurs, Salzano, 2002) et l'émergence de la biologie moléculaire a permis de relancer cette problématique (Wallace *et al.*, 1985). Parmi les outils disponibles, l'ADN mitochondrial a certainement été le plus utilisé. L'ensemble des travaux repose sur les analyses des RFLPs (Schurr *et al.*, 1990; Torroni *et al.*, 1992), le séquençage de la région de contrôle HV1 (Torroni *et al.* 1993; Horai *et al.*, 1993; Bonatto et Salzano, 1997; Keyeux *et al.*, 2002), ainsi que le séquençage d'une région continue de 8,8 kb en dehors de la D-loop (Silva *et al.*, 2002).

Rapidement, on s'aperçoit que les haplotypes mitochondriaux se répartissent en quatre groupes (les haplogroupes) que Torroni *et al.* (1992, 1993) nomment A, B, C et D et Horai *et al.* (1993) I, II, III et IV. La correspondance entre les deux nomenclatures n'est pas évidente puisque l'haplogroupe A de Torroni *et al.* (1992) correspond au III de Horai *et al.* (1993), B au I, C au IV et D au II. Actuellement, c'est la nomenclature alphabétique qui a été retenue. Les liens qui unissent ces quatre lignées au continent asiatique sont clairs (Wallace *et al.*, 1985; Schurr *et al.*, 1990, Torroni *et al.*, 1992, 1993; Horai *et al.*, 1993). Torroni *et al.* (1993) et Bailliet *et al.* (1994) établissent la corrélation entre les polymorphismes RFLPs et les substitutions sur HVI observées dans chacun des quatre haplogroupes. Il convient enfin de souligner que la détermination des haplogroupes mitochondriaux spécifiquement amérindiens (sous-entendu leur différenciation vis-à-vis des lignées asiatiques) requiert dorénavant l'étude des régions codantes de l'ADN mitochondrial, voire le criblage du génome mitochondrial complet (Bandelt *et al.*, 2003). Nous retiendrons ici uniquement les critères qui permettent de différencier les quatre lignées entre elles (Tableau 2):

L'haplogroupe A est défini par le gain d'un site de restriction de l'enzyme *Hae*III à la position nucléotidique 663, que nous codifierons comme +663 *Hae*III. A ce site de restriction sont associées les transitions 16223C-T, 16290C-T, 16319G-A et 16362T-C.

L'haplogroupe B est défini par une délétion de 9 paires de bases dans la région V (9-bp del), entre les gènes de la COII et tRNA^{Lys}, toujours associée aux transitions 16189C-T et 16217C-T.

L'haplogroupe C est défini par une transition A→G en 13263 qui élimine un site *HincII* en 13259 (-13259 *HincII*) et crée un site *AluI* en 13262. Dans la région HV1, la lignée C est caractérisée par les transitions 16298T-C, 16325T-C et 16327C-T.

L'haplogroupe D, enfin, est représenté par la perte d'un site *AluI* en 5176 (-5176 *AluI*) causée par une transversion C→A en 5178. Sur HV1, la définition de D est plus délicate car les mutations auxquelles il est associé sont également présentes chez les individus des haplogroupes A et C. Toutefois, les individus D ne présentent pas la 16290C-T, la 16298T-C, la 16319G-A ni la 16327C-T et les mutations qui les caractérisent sont 16223C-T, 16325T-C et 16362T-C.

II.3.1.a L'haplogroupe X

Ensemble, les haplogroupes A-D (A, B, C et D) représentent approximativement 97% de la diversité génétique amérindienne actuelle (Brown *et al.*, 1998). Le reste des haplotypes a été désignés comme *others* (Torrioni *et al.*, 1993) ou E (Bailliet *et al.*, 1994) car ils ne possèdent aucun des polymorphismes caractéristiques des lignées fondatrices A-D. Les Ojibwa notamment, sont un groupe d'Amérique du Nord possédant la plus forte proportion de ces génomes mitochondriaux non A-D (environ 25%, Torrioni *et al.*, 1993). L'actuel modèle à quatre composantes reflète-t-il le modèle initial ou existe-il des lignées fondatrices supplémentaires? Ou alors, a-t-il existé par le passé des lignées supplémentaires et si oui, que sont-elles devenues?

Pour que des lignées puissent prétendre au titre d'haplogroupe fondateur, elles doivent être présentes dans les restes amérindiens antécédents à l'arrivée des Européens et ne doivent présenter aucunes des caractéristiques des haplogroupes A-D. Torrioni *et al.* (1993) observent que les 25% des Ojibwa analysés ne suivent pas la classification amérindienne et que ces sujets arborent le motif RFLP -1715 *DdeI* et +16517 *HaeIII*. Mais selon ces mêmes auteurs, ces profils mitochondriaux auraient été introduits récemment par métissage avec des génomes européens. Parallèlement, Easton *et al.* (1996) observent 10 haplotypes Yanomami non A-D et rapportent alors X6 et X7 comme deux formes d'haplotypes fondateurs supplémentaires. Mais un rapide survol des séquences HV1 de X6 et X7 montre tout d'abord que certaines sont définies par autant de mutations que d'incertitudes (marquées par des points d'interrogations) et qu'ensuite, toutes sont virtuellement identiques à l'haplogroupe C car elles présentent la plupart des mutations caractéristiques.

Par contre, Stone et Stoneking (1998, 1999) et Ribeiro-dos-Santos *et al.* (1996) observent des profils non A-D caractérisés par des transitions C → T aux positions 16223 et 16278 chez cinq sujets anciens de 700, 1000 et 4000 ans. Ward *et al.* (1991) observent également les transitions C → T aux positions 16223 et 16278 chez des individus Nuu-Chah-Nulth non A-D que Forster *et al.* (1996) relieront à un haplogroupe qui ne correspond pas aux lignées X6 et X7 mentionnées par Easton *et al.* (1996), et qui plus est, est anciennement parent de la lignée X observée chez certaines populations européennes (Brown *et al.*, 1998). La présence de X dans les restes anciens couplées aux estimations par coalescence qui atteste de l'ancienneté de cet haplogroupe excluent toute éventualité d'un métissage récent avec des Européens⁴ (Brown *et al.*, 1998). Il semble donc que l'haplogroupe X constitue une véritable cinquième lignée fondatrice.

Dans les régions codantes, l'haplogroupe X est défini par des transitions aux nucléotides 1719, 6221, 6371, 13966 et 14470, créant le motif -1715 DdeI et +14465 AccI. Dans la région de contrôle, l'haplogroupe X est défini par +16517 HaeIII ainsi que les substitutions 16189C-T, 16223C-T, 16278C-T et 153A-G sur HVII (Smith *et al.*, 1999 ; Malhi et Smith, 2002; Bandelt *et al.*, 2003). L'haplogroupe X précisément amérindien présente les caractéristiques suivantes: des transitions aux nucléotides 200, 8913, 12397, 14502 et 16213 (Reidla *et al.*, 2003; Bandelt *et al.*, 2003). Sa répartition diffère de celle des lignées A-D, et se limite à ce jour à l'Amérique du Nord. En effet, les quelques individus d'Amérique du Sud présentant la 16278C-T sont en réalité d'origine extra-amérindienne, africaine notamment (Dornelles *et al.*, 2005). Les auteurs omettent toutefois de prendre en compte l'individu examiné par Ribeiro-dos-Santos *et al.* (1996) vieux de 4000 ans et attribuable à l'haplogroupe X car possédant les transitions C → T en 16223 et 16278 (Jones, 2003).

Pour résumer, la variabilité génétique amérindienne définie sur l'ADN mitochondrial est contenue dans quatre haplogroupes principaux (A, B, C et D), plus un cinquième (X) moins fréquent et jusqu'à ce jour uniquement retrouvé en Amérique du Nord (Schurr *et al.*, 1990 ; Torroni *et al.*, 1992 ; Horai *et al.*, 1993 ; Bailliet *et al.*, 1994; Stone et Stoneking, 1998; Dornelles *et al.*, 2005). Ces haplogroupes sont discernables par l'association d'un polymorphisme de longueur à une série de substitutions dans la région HVI. Le Tableau 2

⁴ Une migration européenne mais ancienne cette fois, probablement survenue à l'Holocène, a été envisagée par les docteurs Stanford et Bradley. Cette hypothèse repose en partie sur la ressemblance entre la culture lithique de Clovis et la culture solutréenne. Mais la possibilité d'une colonisation par la célèbre culture lithique aux feuilles de laurier est très hypothétique: elle se base sur la ressemblance d'un faible nombre de pièces lithiques et un seul reste humain. Aussi, il convient de noter le décalage chronologique entre les deux cultures lithiques. Enfin, le chemin emprunté par cette migration ne peut être pour l'instant imaginé.

résume la série de mutations caractéristiques des lignées A, B, C et D en adoptant la nomenclature de Bandelt *et al.* (2003) en ce qui concerne la dénomination des sous-haplogroupes et leur *nesting* (système d'imbrication).

Tableau 2. Etats alléliques et positions nucléotidiques sur HVI qui définissent les haplogroupes mitochondriaux amérindiens. Les positions sont en fonction de la séquence de référence CRS (Anderson *et al.*, 1981). ^a Communément, les haplogroupes sont désignés comme A-D (Torrioni *et al.*, 1992). La dénomination alphanumérique sert à différencier les haplogroupes typiquement amérindiens des lignées asiatiques (Bandelt *et al.*, 2003). Cette nomenclature présente un système d'imbrication : par exemple, A2 dérive de A4 par l'acquisition sur HVI d'une transition en 16111. ^b Par convention, une position nucléotidique seule indique une transition. Les transversions sont codées par la position nucléotidiques suivie de la lettre de la base mutée, par exemple 16114A (haplogroupe L2b, Salas *et al.*, 2002) signifie 16114C→A. ^c La transition T→C en 16223 n'est pas une mutation monophylétique, mais elle est présente dans les génomes mitochondriaux amérindiens A, C et D.

Haplogroupes ^a		Polymorphismes caractéristiques				Région de contrôle ^b HV1
		Région codante				
		<i>Hae</i> III np663	9-bp del	<i>Alu</i> I np5176	<i>Hinc</i> II np13259	
A	A4	+	-	+	+	16223 ^c , 16290, 16319, 16362
	A2					16111
B	B4	-	+	+	+	16189, 16217
	B4b1					16136
C	C1	-	-	+	-	16223 ^c , 16298, 16325, 16327
D	D1	-	-	-	+	16223 ^c , 16325, 16362
	D2					16129, 16271
X	X	-	-	+	+	16189, 16278
	X2a					16213

II.3.1.b Les haplogroupes composés

Le système de définition des haplogroupes est tel que chaque individu appartient à un seul et unique haplogroupe. Cependant, il a déjà été observé la coexistence dans un même génome mitochondrial de polymorphismes relevant de deux haplogroupes (par exemple +9bp-del et -5176 *AluI*), de telle sorte que l'individu semble appartenir à deux lignées mitochondriales à la fois (dans l'exemple donné, B et D, Bailliet *et al.*, 1994). Ce phénomène est appelé *haplogroupes composés* (Bailliet *et al.*, 1994; Santos *et al.*, 1996). Les haplogroupes composés posent évidemment des problèmes pour toute étude comparative basée sur la distribution des haplogroupes mitochondriaux, car la présence – même en très faible proportion - de ces composantes dans une population l'écarte significativement des autres, ce qui ne reflète en rien les réelles relations génétiques. Il existe également le cas inverse, c'est-à-dire l'absence de tout site diagnostique dans un même génome mitochondrial qui empêche l'insertion de l'individu au sein d'un haplogroupe (Torrioni *et al.* 1993; Easton *et al.*, 1996; Smith *et al.*, 1999). Toutefois, ces désagréments de classifications sont des cas rares (2% des 591 individus recensés par Bailliet *et al.*, 1994). Il semble en réalité que ces génomes particuliers soient apparus par un phénomène de mutation *reverse* au niveau du nucléotide diagnostique qui affecte un individu au hasard (Bailliet *et al.*, 1994). En général, la détermination des haplogroupes amérindiens se fait par l'étude combinée des sites RFLPs, de la 9bp deletion et de la D-loop, ce qui permet d'apporter une réponse précise quand une seule des techniques peut pêcher.

II.3.2 Variabilité génétique du chromosome Y amérindien

Pour ses propriétés d'héritabilité analogues à l'ADN mitochondrial, la région non recombinante du chromosome Y a également servi d'outil à l'étude des populations humaines. Chez les populations amérindiennes et quelle que soit leur appartenance linguistique, les premières travaux relatent la prédominance d'un haplotype caractérisé par une transition C-T au marqueur DYS199 (Pena *et al.* 1995; Santos *et al.* 1996; Underhill *et al.* 1996, 2001; Karafet *et al.* 1997). Cette mutation est absente des populations africaines, asiatiques et européennes, qui possèdent l'allèle DYS199C (Underhill *et al.*, 1996). Cette observation semble convenir au modèle d'un peuplement de l'Amérique par un seul événement migratoire, les autres haplotypes Y observés étant alors assimilés à un métissage récent (Underhill *et al.* 1996; Bianchi *et al.* 1997).

Ruiz-Linarez *et al.* (1999) observent cependant que certains individus porteurs de l'allèle DYS199C sont bel et bien d'origine amérindienne, ce qui signifie que l'allèle DYS199T, typiquement amérindien, serait apparu *in situ* après la colonisation initiale. A cette époque s'introduisent donc des chromosomes DYS199C qui pourraient être de deux natures différentes. Soit ces chromosomes relèvent de la même lignée mais antérieurs à l'haplogroupe amérindien défini par l'allèle DYS199T (Q-M3). On peut alors formuler l'hypothèse d'un peuplement à composante masculine unique. Soit ils sont étrangers à sa lignée et suggèrent dans ce cas un peuplement à deux composantes masculines.

En ce qui concerne la première supposition, Seielstad *et al.* (2003) ont identifié une transition C-T pour un marqueur qu'ils appellent M242, ancestral à DYS199, qui définirait le véritable haplogroupe colonisateur de l'Amérique, le Q-M242. Ce serait donc à partir de cet haplogroupe que serait apparu par dérivation Q-M3, lui-même à l'origine du récent Q-M19, la lignée la plus dérivée et particulière à l'Amérique du Sud (Bortolini *et al.*, 2003). Mais la seconde hypothèse n'est pas pour autant écartée. Bergen *et al.* (1999) ont détecté une mutation (RPS4Y₇₁₁) propre à l'Asie de l'Est et l'Amérique du Nord, qui définit une lignée fondatrice masculine en dehors de la lignée de Q-M242, Q-M3 et Q-M19, l'haplogroupe C-RPS4Y₇₁₁. Deux lignées masculines au moins semblent donc avoir pénétré le continent américain. Ce modèle de peuplement à deux composantes masculines est renforcé par le fait que l'allèle M242T n'apparaît pas chez les individus de l'haplogroupe C-RPS4Y₇₁₁ (Seielstad *et al.*, 2003).

Pour résumer, deux lignées indépendantes et quatre haplogroupes du chromosome Y sont typiquement amérindiens. La première lignée est composée du seul haplogroupe C-

RPS4Y₇₁₁. La seconde est composée en Amérique des hiérarchiques Q-M19, le plus dérivé, Q-M3, son parent ancestral et Q-M242, l'ancêtre immédiat de Q-M3. Le tableau 3 présente les anciennes et nouvelles nomenclatures des haplogroupes du chromosome Y amérindiens, ainsi que l'état allélique des UEPs (*unique-event polymorphisms*) qui les définissent.

Tableau 3: Ancienne et nouvelle nomenclatures des haplogroupes du chromosome Y amérindiens et de leur UEPs. En grisé, l'ancienne nomenclature (Y Chromosome Consortium, 2002). En clair, la nouvelle (Jobling et Tyler-Smith, 2003). En gras, les allèles qui définissent les haplogroupes.

Haplogroupes		UEPs			
YCC (2002)		RPS4Y ₇₁₁	M242	DYS199	M19
	Jobling et Tyler-Smith (2003)	RPS4Y ₇₁₁	M242	M3	M19
Q-M19	Q3a	C	T	T	A
Q-M3	Q3* (xQ3a)	C	T	T	T
Q- M242	Q* (xQ3)	C	T	C	T
C-RPS4Y ₇₁₁	C*	T	C	C	T

II.4 CONCLUSION

En principe, n'importe quel caractère mendélien peut constituer un marqueur génétique. Pour cela, il doit être suffisamment variable pour qu'une personne prise au hasard soit hétérozygote, ou une population polymorphique. Ce concept n'est pas plus différent si le locus considéré est haploïde, comme c'est le cas des marqueurs localisés dans la région non recombinante du chromosome Y ou dans l'ADN mitochondrial. L'étude en parallèle de leurs polymorphismes de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y permet alors d'aborder l'histoire biologique et évolutive des populations par les flancs maternel et paternel, rendant possible l'estimation du taux migratoire d'hommes et de femmes le long de son histoire évolutive (Mesa *et al.*, 2000; Bortolini *et al.*, 2002) et dans certains cas, de détecter la présence de métissage et d'en préciser l'orientation (Carvajal-Carmona *et al.*, 2000).

L'accès aux régions non codantes de l'ADN est nécessaire à la détermination des schémas de peuplement des différentes régions du monde. En effet, leur analyse permet de s'affranchir de la sélection naturelle et donc d'interpréter les gradients de fréquence comme le fruit de la migration des populations humaines et de leur évolution (Tomas *et al.*, 2002; Dugoujon *et al.*, 2004; Fernando *et al.*, 2005).

Soulignons qu'un autre type d'outil a récemment montré de qualités potentielles de traceur des populations humaines. Les migrations anciennes et récentes en Amérique ont par exemple été mises en évidence par la distribution des différents génotypes du virus JC, responsable de la leucoencéphalopathie multifocale progressive (Stoner *et al.*, 2000). Plus récemment, la bactérie *Helicobacter pylori*, connue pour sa responsabilité dans la gastrite et la maladie ulcéreuse de l'estomac (Marshall et Warren, Prix Nobel de Médecine ou Physiologie 2005) a révélé son pouvoir de traceur des populations. Exclusivement détectée chez les populations amérindiennes et absente chez les sujets métissés, *Helicobacter pylori* laisse penser qu'elle a été introduite par les ancêtres des actuels Amérindiens (Ghose *et al.*, 2002; Dominguez-Bello, 2005). De la même façon, les différentes souches du HTLVII permettent de mieux cerner l'origine géographique précise de populations d'origine africaine présentes en Amérique du Sud et particulièrement en Guyane (Tortevoye *et al.*, 2000; Kazanji et Gessain, 2003). La variabilité génétique de certains virus ou de certaines bactéries peut donc venir étayer les hypothèses relatives à l'origine du peuplement ancien de telle ou telle partie de l'Amérique latine.

3^{ème} PARTIE

LA GUYANE FRANÇAISE : ENTRE GUYANES ET AMAZONIE

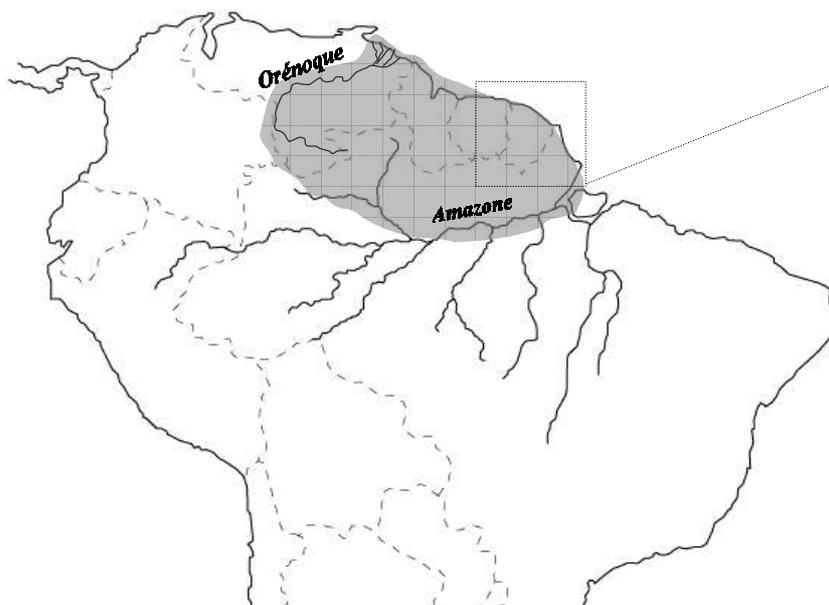
III.1 DESCRIPTION PHYSIQUE DU CADRE DE NOTRE ETUDE

III.1.1 Les Guyanes

Les Guyanes sont une province naturelle; un vaste ensemble qui peut se définir sur les plans géologique, climatique, phytogéographique et faunistique. Le "bouclier guyanais" est constitué d'un vieux socle granitique précambrien peu ou pas affecté par l'orogénèse, qui s'étend entre deux vastes systèmes hydrographiques, celui de l'Orénoque au Nord-Ouest et celui de l'Amazone au Sud-Est (Figure 10). Tous les fleuves qui drainent les Guyanes se jettent directement dans l'Atlantique selon une direction générale Sud-Ouest – Nord-Est. Ces fleuves ont bien sûr constitué une voie de pénétration et de déplacement privilégié pour les groupes humains.

On peut noter que les Guyanes ont connu des fluctuations climatiques, sans doute marquées par un déficit pluviométrique. Si les régions proches du littoral marquées par des hauteurs ont pu garder leur couverture forestière et constituer un "refuge" floristique et faunistique, d'autres zones ont vu régresser la forêt et s'installer la savane. Séparées du reste de l'ensemble amazonien, flores et faunes des Guyanes ont développé des caractères originaux; un endémisme marqué dans certaines familles végétales, dans l'entomofaune ou chez les batraciens par exemple. En ce qui concerne le peuplement humain, il est intéressant de souligner que ces couloirs de végétation "ouverte" le long de la rive gauche (Nord) de l'Amazone, ont du jouer un rôle important en favorisant migrations terrestres et implantations durables.

Figure 10. Localisation des Guyanes (en grisé) et aperçu de la Guyane française avec son réseau hydrographique principal. Remarquez l'orientation Sud-Est / Nord-Ouest des structures littorales que façonne le courant Nord amazonien. De la même manière, cet apport d'alluvions charriées par l'Amazone (en bas à droite) ne permet pas une implantation fixe et permanente des populations du littoral. Photo satellite : Google Earth 2005 ©.



III.1.2 Géographie et climat de la Guyane française

La Guyane française sur laquelle est centrée notre étude s'inscrit totalement dans l'ensemble que nous venons de décrire. D'une superficie voisine de 90.000km², elle s'étend entre 2° et 6° de latitude Nord et 54 et 56 degrés de longitude Ouest. Ses limites "naturelles" les plus évidentes sont les grands fleuves Oyapock et Maroni (Figure 10). Par contre, au Sud, la ligne de partage des eaux entre le système hydrographique guyanais et les affluents rive gauche de l'Amazone n'est pas toujours évidente, jalonnée seulement par quelques hauteurs, les Tumuc-Hamac, vieux inselbergs qui sont autant de bornes mais n'ont jamais constitué un obstacle aux échanges humains.

Au plan climatique, la Guyane est soumise à la circulation générale de l'atmosphère de la zone intertropicale qui diffère totalement de la circulation des latitudes tempérées. Le climat qui en résulte présente certaines caractéristiques de stabilité que l'on ne trouve qu'à ces latitudes. Citons, par exemple, la régularité des vents et la faible variation de la température de l'air au cours de l'année (Starace, 1998; Rostain, 1994).

Le climat de Guyane est donc tropical humide, jamais torride, mais uniformément chaud, avec une température moyenne annuelle voisine de 26°C (minimum moyen mensuel : 21,5°C, maximum : 30,5°C) et une hygrométrie élevée, supérieure à 80% (90-100% en forêt). En général, la pluviométrie est plutôt abondante, mais varie selon les régions et parfois les années. Par exemple; Cayenne a connu en 1962 un total particulièrement bas, avec 1508mm, contre 4212mm en 1971! La Guyane est bercée par deux régimes de vents que la zone dite "intertropicale de convergence (ZIC) provoque selon sa position. Le régime de *l'alizé de sud-est*, issu de l'anticyclone de Sainte-Hélène, est un vent relativement sec puisque ayant déjà perdu une partie de son humidité sur le nord du Brésil. Il est responsable de la saison sèche d'août à octobre, pendant laquelle la pluviométrie est inférieure à 200 mm par mois. Le régime de *l'alizé de nord-est*, issu de l'anticyclone des Açores, amène directement de l'océan le flux humide. Il est responsable de la saison des pluies de novembre à juillet, saison plus courte et plus irrégulière, qu'interrompt surtout sur la partie occidentale de la côte le "petit été de mars" (Starace, 1998).

III.1.3 Couverture végétale de la Guyane française

Du littoral vers l'intérieur, on peut très schématiquement définir par leur substrat pédologique et géologique trois régions différentes (Figure 11). Tout d'abord une bande littorale constituée de d'alluvions marines récentes déposées par le courant Nord Amazonien. Les vases côtières en perpétuel déplacement (mouvantes) sont le domaine de la mangrove à palétuviers gris (*Laguncularia*) puis à palétuviers blancs (*Avicennia germinans*). Le déplacement de ces sols mal stabilisés malgré les racines des palétuviers aboutit à la mort des formations végétales que l'on retrouve en bord de mer sous la forme de cimetières d'apparence désertes. Les mangroves ensuite, sont la source de la richesse de la mer libre voisine, car nombre d'espèce de crustacés ou de poissons s'y reproduisent. Leur importance est grande pour les populations indiennes du littoral, de même que celle des plages sableuses qui les interrompent et où viennent pondre les tortues marines (*Dermochelys*, *Lepidochelys*, *Careta*). Vers l'intérieur, les mangroves cèdent la place à des marécages (pripris), des palmeraies marécageuses à *Euterpe oleracea*, des "savanes tremblantes" et des formations herbacées marécageuses à *Echinocloa*. Ces zones riches en poissons et en oiseaux apparaissent hostiles à l'Européen (elles sont aussi très riches en moustiques agressifs), mais ont abrité un peuplement indien encore important entre Mana et Organabo (Kaliña).

Plus à l'intérieur, à quelques mètres d'altitude s'étendent des alluvions sableuses. C'est avant tout une zone de savanes entrecoupée de bosquets ou de galeries forestières particulièrement vers Kourou. Plus au Nord-Ouest s'installe là une végétation xérophile souvent épineuse ou broussailleuse entre Mana et l'embouchure de Maroni, cependant que plus au Sud entre Mana, Saint Laurent et Javouhey domine la forêt sur sable blanc à *Parinari sp.* A Cayenne, le socle rocheux guyanais atteint la mer. Il interrompt la ligne des marécages et constitue un obstacle à la migration des espèces paludicoles orientales. A l'Est de Cayenne, passé la riche et grande réserve du marais de Kaw et au-delà de l'estuaire de l'Approuague, le relief est plus marqué, la pluviosité plus forte permet la croissance de la grande forêt ombrophile qu'interrompent de chaque côté de l'estuaire de l'Oyapock de nouvelles zones amphibies, domaine des Indiens Palikur. A cette zone sédimentaire littorale se substituent vers le Sud des reliefs issus de la dissection du vieux socle par le réseau hydrographique. C'est un relief de petites collines (en demi-orange) coupé d'affleurements granitiques plus ou moins dénudés, les inselbergs.

Enfin, la grande forêt sempervirente moutonne à l'infini, dans une uniformité apparente qui masque une extrême diversité. Des milliers d'espèces végétales parmi lesquelles des centaines d'espèces arborées, dont la répartition loin d'être uniforme et conditionnée par les caractéristiques des sols, l'exposition et la pluviosité, se disputent l'espace. La nature des espèces végétales rencontrées sur une parcelle forestière va constituer pour les Amérindiens ou les colonisateurs plus récents (Noirs réfugiés ou Créoles), un précieux indicateur pour l'établissement de l'abattis. Les ressources végétales forestières représentent directement (bois de construction, éléments de couverture, canots, pagaies, armes, fruits, sèves, pharmacopée, parures) ou indirectement (abri et nourriture pour le gibier, les larves des insectes xylophages, les chenilles de saturnides par exemple; Emmons et Feer, 1990) le support même de la vie des populations de cette région.

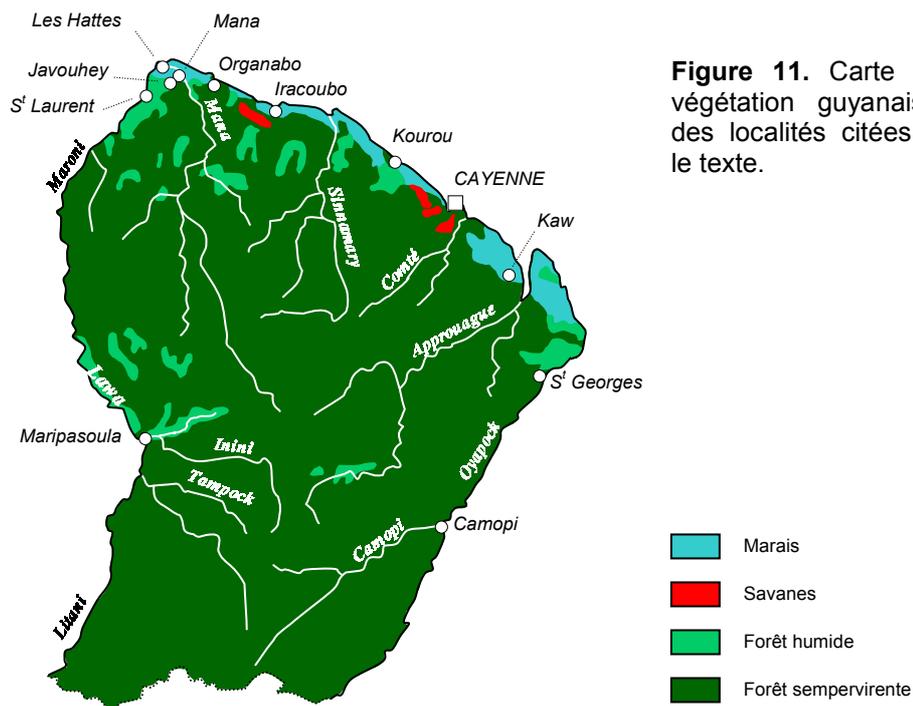


Figure 11. Carte de la végétation guyanaise et des localités citées dans le texte.

Ainsi, malgré la diversité animale et végétale et la relative stabilité du climat, en particulier de la pluviométrie, l'établissement de l'Homme dans les Guyanes implique une connaissance approfondie des ressources végétales dont certaines espèces sont extrêmement toxiques et ne peuvent avoir été maîtrisées qu'à partir de techniques élaborées de chasse et de pêche (par exemple la pêche à la nivrée). Il en est de même pour les pratiques agricoles.

Pour ajouter à la diversité de la prédominante couverture forestière, il semble que le massif guyanais relève de deux sous-provinces définissables par un certain nombre d'espèces végétales ou animales endémiques (poissons, batraciens, insectes). La sous-province orientale s'arrête au bassin du fleuve Sinnamary et connaît la plus grande diversité spécifique. La partie la plus occidentale de la Guyane relève d'une sous-province centrale limitée à l'Ouest au Surinam (rivière Coppename). Cette inégale diversité spécifique n'a sans doute pas été sans influence sur les ressources économiques des groupes humains peuplant à l'origine ces régions et sur leurs modes d'exploitation.

La grande forêt, riche, providentielle, demeure un milieu contraignant pour l'humain qui la connaît, mortel pour l'ignorant. Elle a abrité des groupes indiens florissants, des cultures très diverses mais dans lesquelles on peut retrouver des éléments communs issus de ces contraintes. C'est par contre à l'évidence un milieu qui n'a jamais permis l'éclosion de grandes sociétés comparables aux nations Inca ou Aztèque. Même si les Maya ont vu se multiplier leurs cités-états en zone forestières, la forêt du Petén n'est en rien comparable à la Hylea amazonienne.

III.2 LES POPULATIONS AMÉRINDIENNES DE GUYANE FRANÇAISE : ASPECTS CULTURELS, HISTORIQUES ET DEMOGRAPHIQUES

III.2.1 Les familles linguistiques de Guyane et leur histoire

Les langues amérindiennes sont estimées à plusieurs centaines et sont parlées de l'extrême Nord de la planète (Eskimo) à l'extrême Sud (Yaghan). Bien qu'elles aient récemment emprunté plusieurs mots aux langues européennes, une partie de notre vocabulaire trouve sa racine en Amérique. Pour ne citer que les seules langues d'Amérique du Sud, le Tupí a donné en français *jaguar*, *manioc*, *tapioca*, *tapir* et *toucan*; l'Arawak: *barbecue*, *cacique*, *colibri*, *mangrove*, *maïs* et *papaye*; le Karib: *pirogue* et probablement *cannibale* et *caïman*; le Guaraní: *pétunia* et le Quechua: *coca*, *condor*, *guanaco*, *guano*, *pampa*, *puma* et *quinine* (Campbell, 1997). Mince parcelle d'Amazonie, la Guyane française renferme cependant trois des quatre grandes familles linguistiques de cette région: Tupí-Guaraní, Karib et Arawak. Seul le groupe linguistique Macro-Gê, concentré au Sud de l'Amazone, dans les parties orientale et centrale du plateau brésilien, n'a pas de représentants sur le département français.

A partir de l'analyse comparative du vocabulaire supposé partagé entre deux langues (cognates), les méthodes de reconstruction linguistique permettent de déterminer des relations *génétiques* entre les langues, c'est-à-dire l'ensemble des processus historiques au cours desquels une langue se fractionne en dialectes distincts (Urban, 1992; Campbell, 1997). Par ailleurs, s'il est possible d'affirmer quel ensemble de langues dérive d'une langue-mère commune, il est également réalisable de préciser les degrés de ressemblance entre ces mêmes langues. Un arbre généalogique de la famille linguistique peut alors être dessiné et la profondeur chronologique de chaque branche estimée (glottochronologie) (Urban, 1992).

En plus de la reconstruction chronologique, les méthodes linguistiques nous informent sur la distribution spatiale des langues d'une même famille. En jumelant la chronologie à la géographie, des schémas migratoires peuvent être esquissés. Toutefois, Urban (1992) souligne la précocité des études glottochronologiques pour les langues d'Amazonie et le flou dans lequel nagent les connaissances actuelles en ce qui concerne les langues Gê et Karib.

III.2.1.a Les Arawak

La famille Arawak est la plus étendue des familles linguistiques d'Amérique et renferme un nombre considérable de sous-groupes avec environ 65 langues, dont 31 éteintes. La plupart des langues Arawak sont regroupées sous le terme de Maipure, qui représente un sous-groupe Arawak relativement homogène autour duquel gravitent des langues plus différenciées, comme l'Aruan du Sud-ouest amazonien (Kulina, Paumari, Yamamadi et Deni), le Puquina⁹, parlé aux alentours du lac Titicaca (Campbell, 1997), le Toyeri ou Harakmbet, pratiqué près de Cuzco, au Pérou (Urban, 1992) (Figure 12). Exception faite des exemples précédemment cités, il semble que toutes les langues Arawak actuelles appartiennent en réalité au sous-groupe Maipure, c'est pourquoi le nom Arawak est souvent utilisé pour décrire ces langues (Campbell, 1997). Pour ne pas déroger à cette habitude, nous emploierons également le terme générique Arawak.

En ce qui concerne le tronc Arawak Maipure, ses langues ont été subdivisées en branches selon un critère géographique (Figure 12). Les langues parlées au Nord de l'Amazone constituent la branche septentrionale de l'Arawak, composé des rameaux septentrional et oriental dont les Palikur sont les seuls représentants. Au Sud de l'Amazone sont concentrées les rameaux central, occidental et méridional dont les Matsiguenga font partie (Urban, 1992; Campbell, 1997).

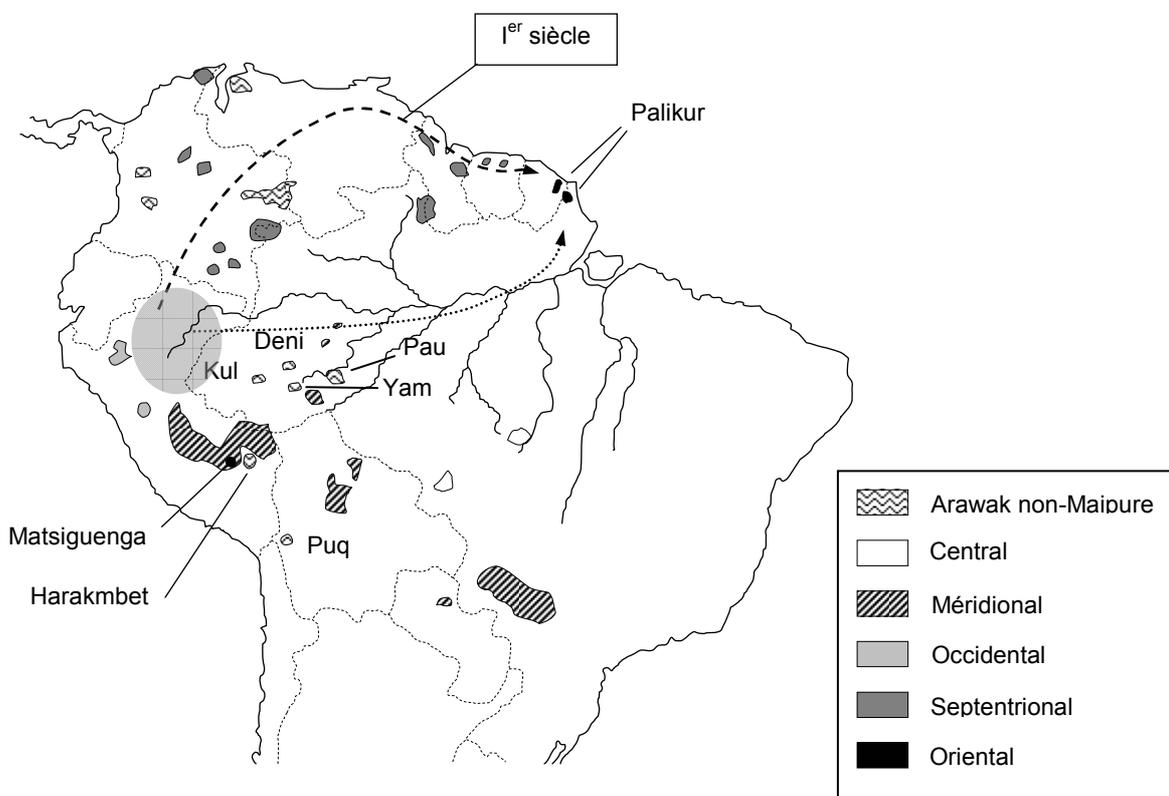
Les langues Maipure sont essentiellement parlées dans la partie occidentale de l'Amérique du Sud et considérées comme un rameau linguistique d'altitude intermédiaire (200 à 1000m) (Urban, 1992). Mais malgré une répartition géographique aujourd'hui bien définie, l'origine de dispersion des langues Maipure demeure sujette à controverse. Une hypothèse a cependant été formulée par certains linguistes (Urban, 1992). Il a été remarqué que les subdivisions occidentale et méridionale se superposent dans la région centre-nord du Pérou. Par ailleurs, certaines langues du rameau septentrional sont rencontrées à proximité. Partant de l'hypothèse que l'origine de diffusion d'une langue (comme d'un gène) contient la plus grande diversité, le tronc Maipure de l'Arawak pourrait résulter d'une dispersion à partir d'une région centrée sur l'orient du Pérou. Cette hypothèse est d'autant plus recevable qu'elle

⁹ Campbell (1997) souligne les nombreuses confusions qui demeurent quant à la classification du Puquina. Par exemple, le Puquina a été associé à tort aux Chipaya-Uru qui se sont retrouvés dénommés à leur tour "Puquina". De la même manière, l'apparement avec le Callahuaya (jargon parlé par les Quechua qui pratiqueraient le Puquina) aurait donné naissance à la famille linguistique Pukina-Kolyawaya qui laisse Campbell (1997) dubitatif. Malgré une distinction apparemment évidente entre ces langues, le même auteur se demande pourquoi (ou comment) ces erreurs peuvent perdurer.

donnerait le point de départ de la migration des Maipure septentrionaux et orientaux (Palikur), les seuls situés à basse altitude.

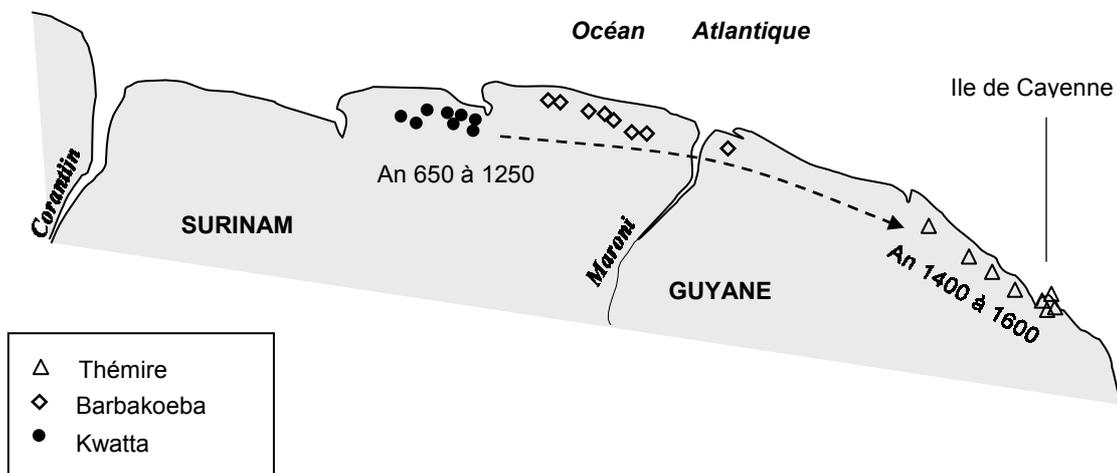
Dans l'acceptation de cette théorie, nous remarquons que la plupart des populations Arawak (précisément Maipure) ne se sont pas beaucoup éloignées de cette aire de dispersion, spécialement les Matsiguenga. Alors, on peut se demander pourquoi les Palikur se retrouvent à l'autre extrémité du continent. Sont-ils arrivés par le Sud de l'Amazonie? Représentent-ils une extension du rameau central qui aurait traversé le plateau oriental du Brésil? Appartiennent-ils au groupe Arawak septentrional dont la migration décrit une gigantesque boucle dans les Guyanes, de l'Orénoque à l'Amazonie? D'autant plus que leur position géographique intermédiaire en latitude ne permet pas de trancher. C'est d'ailleurs probablement par prudence qu'il a été créé un rameau linguistique spécifique au Palikur (Urban, 1992). Toutefois, Grenand et Grenand (1985) optent pour l'hypothèse d'une origine septentrionale des Palikur. Les Arawak seraient alors arrivés en Guyane par la périphérie nord de l'Amazonie, probablement dès le premier siècle après J.C selon Grenand et Grenand (1985).

Figure 12. Carte représentant la distribution des langues Arawak et les schémas migratoires probables des prédécesseurs des Palikur. Kul: Kulina; Pau: Paumari; Puq: Puquina; Yam: Yamamadi. Pris et modifié de Grenand et Grenand (1985); Urban (1992), Campbell (1997) et <http://www.cartographie.ird.fr/cartes.html>.



Enfin, sur le plan archéologique, il est admis que certains groupes Arawak pourraient être à l'origine de l'influence Arauquinoïde, l'une des quatre cultures céramiques décrites sur le littoral guyanais (Rostain, 1994). Alors que le complexe Barbakoeba domine les côtes orientales du Surinam et occidentales de Guyane, le type céramique Kwatta qui le constitue est progressivement remplacé par le type Themire qui se répand jusqu'à l'Ile de Cayenne, formant ainsi le plus oriental des complexes de tradition Arauquinoïde (Figure 13). Trois autres types céramiques (Melchior Kwep, Oyapock Ecaillé et Montabo Rouge) ont également été décrits mais leur affiliation est discutable (Rostain, 1994). Enfin, il convient de préciser que tous les groupes Arawak ne sont pas associés aux céramiques Arauquinoïde. Selon Rostain (1994), les prédécesseurs des Palikur auraient été les artisans du complexe Aristé, décrit en Amapá et placé entre l'an 350 et 1500 de notre ère (Figure 24).

Figure 13. Carte des sites archéologiques de tradition Arauquinoïde du Surinam et de Guyane. La flèche représente l'évolution géographique et technologique de ce complexe. Pris et modifié de Rostain (1994).



III.2.1.b Les Karib

Les premières références aux Karib se retrouvent dans les notes de Christophe Colomb (Campbell, 1997). Celui-ci mentionne que les Arawak (qu'il rencontra en premier lieu), lui parlent des cruels *Caniba* ou *Canima*, dont la dénomination donnera l'actuel terme *cannibale*. Colomb assimile par la suite *Caniba* et *Karib*, qui donnera à son tour le mot *Caraïbes*. Malgré cette reconnaissance précoce des Karib, les données actuelles sont rudimentaires si bien que le foyer de dispersion des Karib pourrait se situer soit au Venezuela, soit sur le plateau des Guyanes ou encore vers le Haut Xingu (Urban, 1992; Campbell, 1997). De même, les lointaines et possibles relations avec les autres familles linguistiques, dont le Tupí, se déclinent souvent au conditionnel et aucune des classifications établies ne doit être considérée comme définitive (Campbell, 1997).

D'après les éléments de Grenand et Grenand (1985), les groupes Karib (Kaliña et Wayana) seraient arrivés en Guyane française vers l'an 900 sous la forme d'une première vague migratoire issue du bas Amazone, suivi d'un second flux issu du réseau Rio Negro et de l'Orénoque qui viendra augmenter le premier au niveau du Guyana (Figure 14). Les Arawak étant déjà sur place depuis environ 800 ans, l'occupation de l'espace en Guyane française devient alors conflictuelle. Les Karib réalisent donc une migration guerrière jusqu'aux Antilles, repoussant les tribus Arawak, puis se sédentarisent et adoptent les techniques agricoles de ces derniers. Certaines études génétiques et archéologiques soutiennent d'ailleurs l'éventualité d'un peuplement des Caraïbes depuis l'Amérique du Sud (Lalueza-Fox *et al.*, 2003). Cette diffusion maritime impliquerait des groupes Karib détenteurs du complexe céramique Koriabo (migration n°3 dans la Figure 14 et Figure 15). Plus qu'une simple acculturation, le type céramique Koriabo représenterait donc un très vaste mouvement migratoire humain depuis le moyen Amazone jusqu'aux Antilles (Rostain, 1994). Parmi ces artisans céramistes, les prédécesseurs des Kaliña auraient occupé plus rapidement les Guyanes que ceux de Tiriyo (Surinam, Nord du Brésil) et des Wayana (Surinam, Guyane française, Nord du Brésil) en raison de leur grande homogénéité culturelle (un seul type céramique, Chaton fantastique) (Rostain, 1994).

Figure 14. Carte représentant les langues Karib et les chemins migratoires qui leur sont associés. Le déplacement n°3 est détaillé dans la Figure 15 ci-dessous. Sont également représentés les exemples cités dans le texte et les Arara, cités en 2^{ème} Partie. Pris et simplifié de Grenand et Grenand (1985); Urban (1992), Campbell (1997) et <http://www.cartographie.ird.fr/cartes.html>.

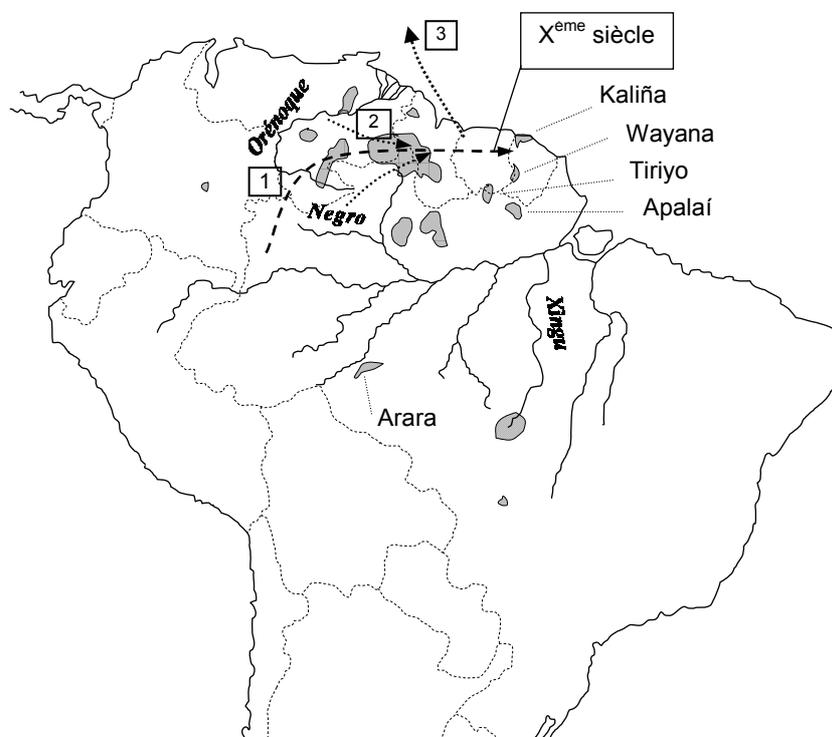
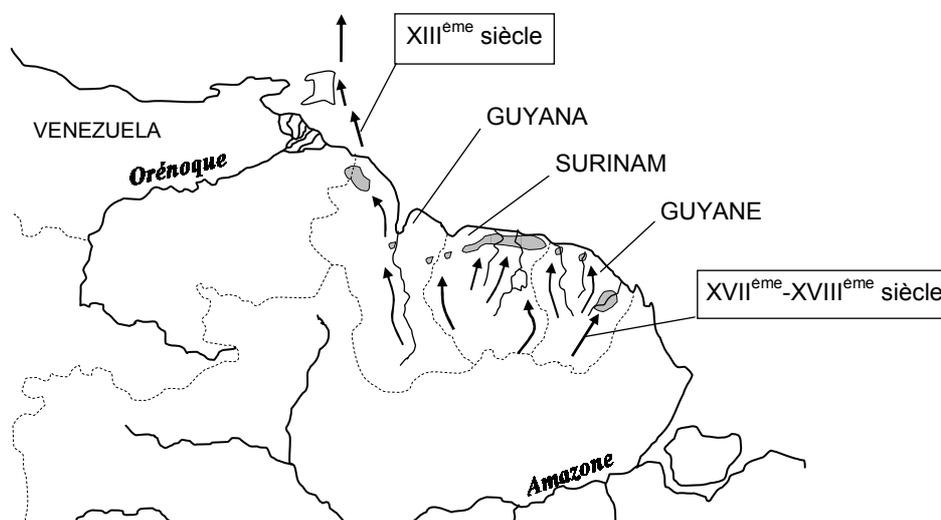


Figure 15. Carte des sites et de la migration Koriabo dans les Guyanes. En Guyane française, la pénétration Koriabo est plus tardive. Initialement représenté par des groupes uniquement Karib, le complexe Koriabo va évoluer quand les Tupí s'installent sur le bas l'Approuague au XVIII^{ème} siècle, si bien qu'il sera représenté par des groupes des deux familles linguistiques. Remarquez enfin le rôle du réseau hydrographique dans la dispersion de ce complexe céramique. Pris et modifié de Rostain (1994).

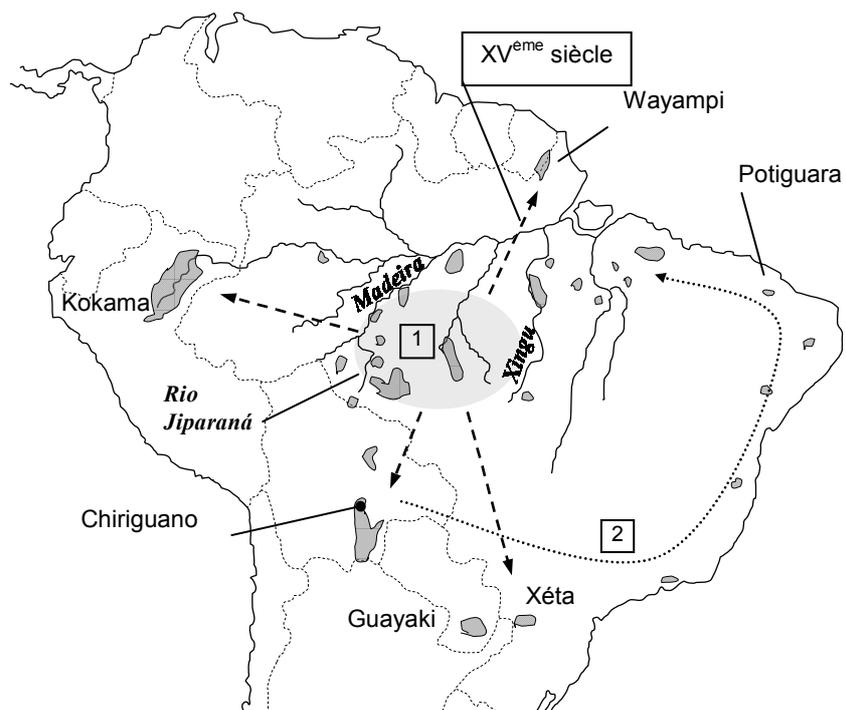


III.2.1.c Les Tupí-guaraní

A la manière des Maipure au sein de l'Arawak, les Tupí-guaraní forment le tronc principal du stock linguistique Macro-Tupí. En ce qui concerne l'origine des Tupí, les linguistes ont relevé le maximum de diversité dans la région de la rivière Jiparana, un affluent du Madeira, et proposent une dispersion entre 3 et 5000 ans, à partir d'une région comprise entre les Rios Madeira et Xingu (Campbell, 1997) (Figure 16). Les Tupí-guaraní auraient divergés par la suite, il y a 2000 ans, pour venir couvrir une aire qui s'étend aujourd'hui du Pérou aux portes de Recife et de la province argentine de Misiones à la Guyane française. Une seconde vague de dispersion, aux environs de l'an 1000, serait ensuite partie de Bolivie, aurait traversé le Paraguay pour venir s'étendre sur le littoral brésilien, des environs de Rio de Janeiro à l'embouchure de l'Amazone. Les langues issues de cette vague ont été réunies sous la bannière d'une langue unique, le Tupí-guaraní, qui ne doit pas être confondue avec la famille Tupí-guaraní à laquelle elle appartient (Urban, 1992).

Alors que les familles Macro-Tupí présentent une distribution compacte, le modèle de dispersion du tronc Tupí-guaraní est de type "explosif", "centrifuge" ou "radial". Il provoque un phénomène intéressant puisque des populations géographiquement éloignées, voire diamétralement opposées se retrouvent linguistiquement très proches (Figure 16). Chez les Gê par exemple, la tendance

Figure 16. Carte représentant la nébuleuse Tupí et son probable mode de diffusion. Sont également présentés les exemples cités dans le texte. Les Tupí auraient débordé dans les Guyanes peu avant la Conquête. Enfin, précisons que l'affiliation des Guayaki au sein du groupe Tupí n'est pas certaine; selon certaines études génétiques, les Guayaki pourraient dériver d'un groupe Gê (Battilana *et al.*, 2002; Kohlrausch *et al.*, 2005). Pris et simplifié de Urban (1992), Campbell (1997) et <http://www.cartographie.ird.fr/cartes.html>.

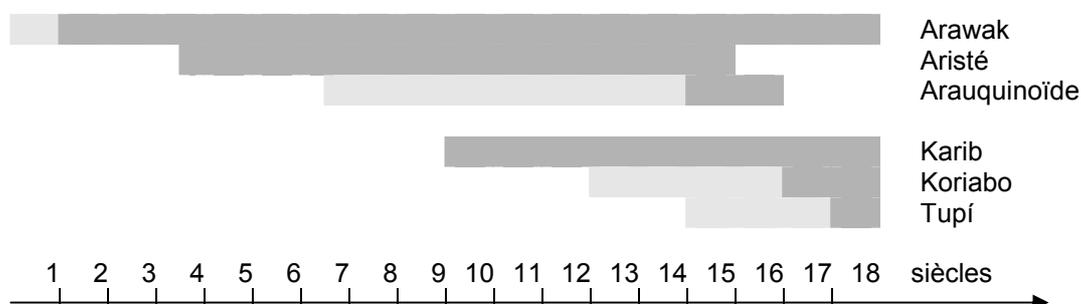


est plutôt inverse; les langues les plus ressemblantes tendent à se maintenir géographiquement proches. L'exemple le plus éloquent chez les Tupí-guaraní concerne les groupes nés de la seconde phase de dispersion, avec de fortes ressemblances entre les Chiriguano (Bolivie) et les Potiguara (côte Nord du Brésil), les Kokama du Nord-est péruvien et les Guayaki (Aché) du Paraguay ou encore, les Xéta de l'Etat de Paraná (Sud du Brésil) et les Wayampi de Guyane française.

Dans les Guyanes, l'expansion des Tupí-guaraní remonterait à l'an 1400 (Figure 16), achevant ainsi le grand mouvement migratoire des Amérindiens des Guyanes (Grenand et Grenand, 1985). L'origine de cette migration serait messianique, comme leur religion (Guirand, 1992). Leurs représentants sont caractérisés par un tempérament belliqueux ("guarani" signifie guerrier). Ils pratiquaient le cannibalisme rituel et la "vendetta"¹⁰.

Les données linguistiques et archéologiques soulèvent donc des parallèles intéressants, notamment pour les groupes Arawak de l'Etat d'Amapá et leurs céramiques Aristé (nous abordons ce point en détail dans la partie relative aux Palikur). Toutefois il n'aura pas échappé au lecteur certaines divergences ou plutôt hiatus chronologiques (Figure 17). Certes les méthodes de reconstruction linguistique sont relativement approximatives et les connaissances pour certaines unités, Karib notamment, embryonnaires (Urban, 1992; Campbell, 1997), mais il est certain que la conservation des vestiges dans l'intérieur des Guyanes ainsi que leur découverte ne sont pas évidentes. Dans l'état actuel, retenons que l'archéologie fournit les preuves matérielles des dernières étapes migratoires proposées par la linguistique.

Figure 17. Frise chronologique de la mise en place des familles linguistiques Arawak, Karib et Tupí en Guyane française et des complexes céramiques qui leur sont associés. L'arrivée dans les Guyanes de ces mêmes complexes ou familles linguistiques est représentée en gris clair. Construite d'après Grenand et Grenand (1985) et Rostain (1994).

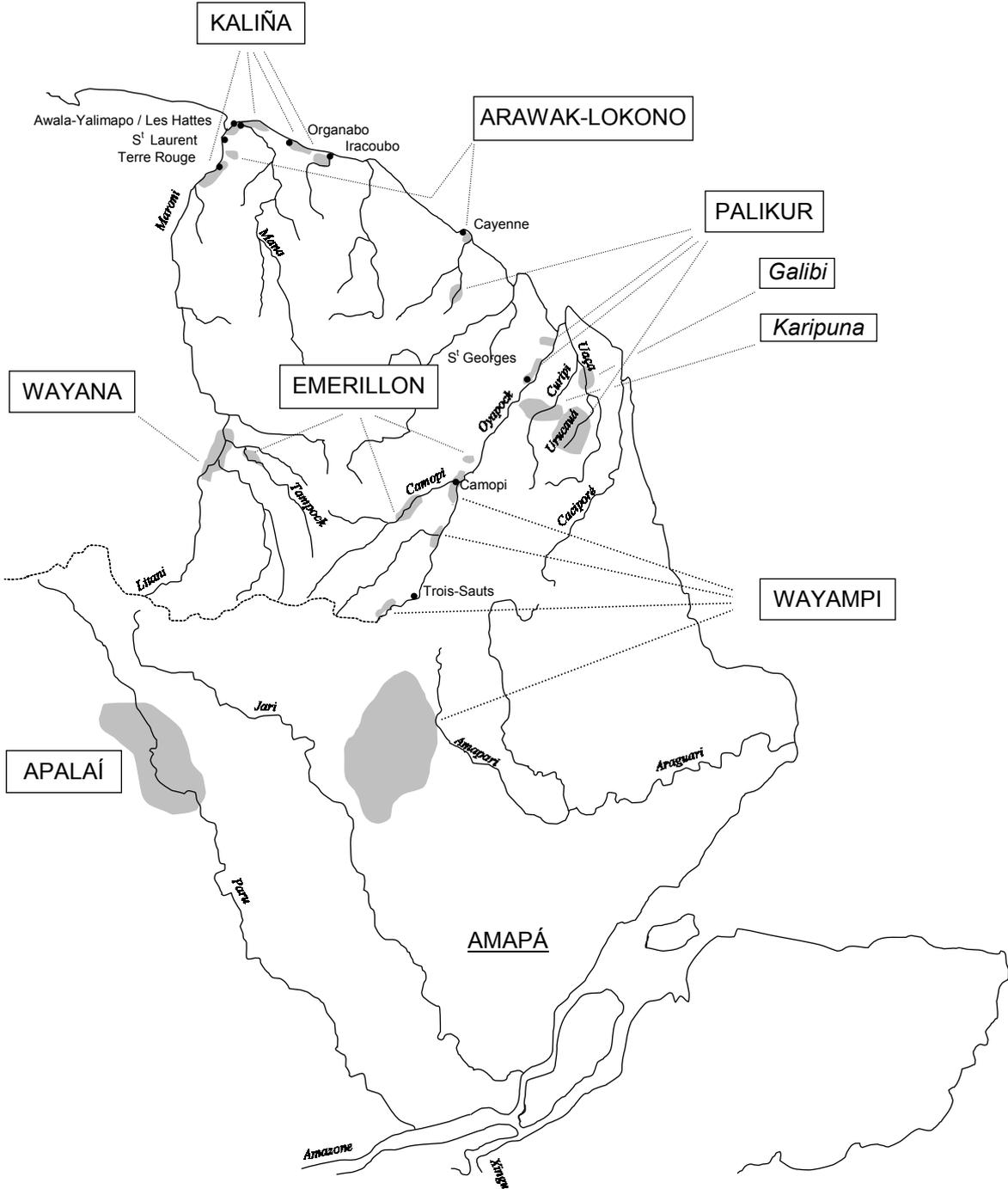


¹⁰ Poursuite de la vengeance d'une offense ou d'un meurtre qui se transmet à tous les parents de la victime.

III.2.2 Les populations amérindiennes de Guyane française

La Guyane française est actuellement habitée par six populations amérindiennes relevant de trois familles linguistiques. Le stock Karib est représenté par les Kaliña et les Wayana; la famille Tupí-guaraní, par les Wayampi et les Emerillon; et la famille Arawak par les Arawak-Lokono et les Palikur (Figure 18). Malgré leurs effectifs parfois très réduits, la plupart vivent en marge de la communauté créole et ont su maintenir leur spécificité ethnique. Toutes pratiquent une agriculture sur brûlis, la pêche, la chasse et la cueillette. Celles du littoral pratiquent toutefois la pêche en mer et en estuaire. Ce sont également ces populations littorales qui ont les premières rencontré les Européens. Elles ont été aussi les premières à subir les conséquences de cette rencontre. En Guyane, bien que généralement pacifique, cette rencontre a été l'origine de la disparition du nombre de populations ou de d'une forte et brutale réduction des effectifs des groupes survivants. Nous revoyons ici les aspects culturels des populations actuelles de Guyane française, en mettant l'accent sur les aspects archéologiques (groupes littoraux), démographiques et les modes d'alliance.

Figure 18. Carte des populations amérindiennes de Guyane française et de l'Etat brésilien d'Amapá. Dessinée d'après Grenand et Grenand (1987) et <http://www.cartographie.ird.fr/cartes.html>.



III.2.2.a Les populations du littoral

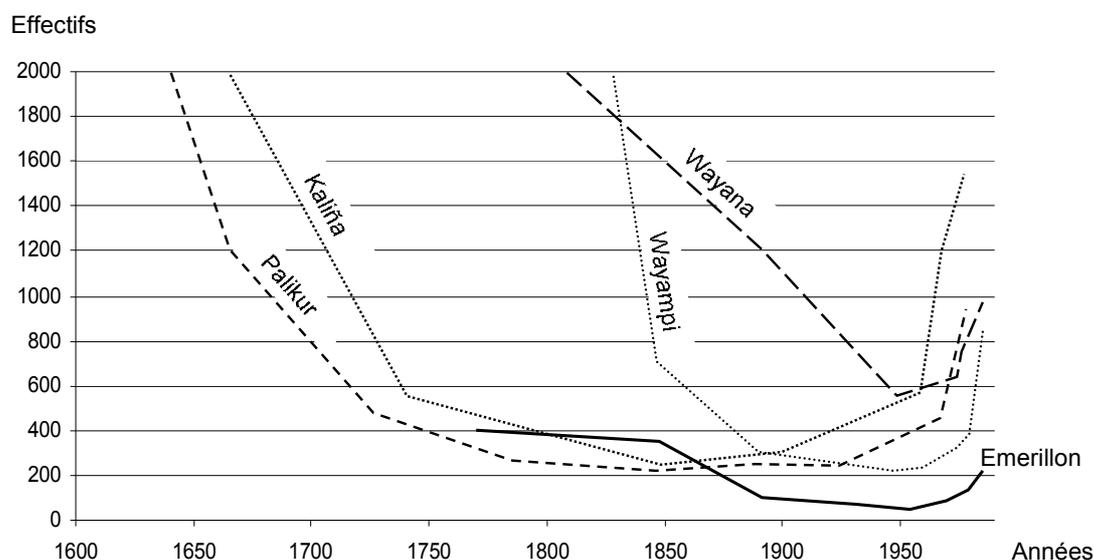
D'après les récits des expéditions de Keymis (1596), de Vaux et La Revardière (1604) et Harcourt (1608), l'estuaire du Maroni abritait au XVII^{ème} siècle d'importants villages Kaliña, Arawak-Lokono et Parakoto. Plus au Sud, entre Maroni et Approuague, le littoral était occupé par 5500 à 6000 Kaliña (Hurault, 1965; Grenand et Grenand, 1979). Enfin, l'estuaire de l'Oyapock et ses affluents de la rive droite étaient habités par les Yayo, les Palikur et les Karipuna, soit plus 4000 personnes en guerre contre les Kaliña. Dès le milieu du 17^{ème} siècle (recensement de 1666) et alors que les populations de l'intérieur ne sont pas encore contactées, les groupes littoraux commencent à décroître (Tableau 4 et Figure 19). La tentative de colonisation de Kourou en 1763 est désastreuse. Les Amérindiens et plus de 8000 colons sont décimés par les épidémies (fièvre jaune). Les colons rescapés fuient vers les Iles du Diable, depuis nommées les Iles du Salut. La plupart des Kaliña survivants se retire au Surinam. Ils ne reviendront qu'en 1780 alors qu'ils ne sont que 200 (Grenand et Grenand, 1979). Quant au bassin de l'Approuague, il est presque totalement dépeuplé. A la fin du 17^{ème} et au début du 18^{ème} siècle, des groupes plus méridionaux (Maraone, Aroua et Tikuyou) fuyant la conquête portugaise viennent se réfugier sur les embouchures de l'Approuague et de l'Oyapock. Mais malgré ce flux continu, la population de littoral ne cesse de décroître.

Actuellement, trois populations de deux groupes linguistiques différents occupent l'espace du littoral guyanais: les Palikur (Arawak), les Arawak-Lokono (Arawak) et les Kaliña (Karib) (Figure 18). Le remodelage du littoral par les courants marins les contraint à un semi-nomadisme et le métissage est rare. Plus fréquent que chez les populations de l'intérieur (Larrouy *et al.*, 1964a), il implique alors avec les populations créoles et noires, notamment chez les Kaliña qui distinguent parmi eux les tērewuyu (non métissés) des mulato (métissés) (Grenand et Grenand, 1985).

Tableau 4. Effectifs totaux des cinq populations amérindiennes actuelles de Guyane française (d'après Grenand et Grenand, 1979; Gallois et Capiberibe, <http://www.pegue.com/indio/palikur.htm>). Pour les Palikur, Wayana, Wayampi, les totaux incluent les chiffres des zones adjacentes à la Guyane (Brésil et Surinam). Ces chiffres sont précisés une troisième ligne. Nc: non communiqué. ^a le chiffre inclut 130 Indiens, restes des Mayes, Kurukwan et Itutan qui seront absorbés par les Palikur au XIX^{ème} siècle.

Populations	Années										
	<i>Effectifs</i>										
Kaliña	1604	1666	1740	-	1848	1900	1958	1968	1978	-	-
	5500	2000	550	-	250	300	573	1200	1550	-	-
Palikur	1604	1666	1730	1787	1840	1890	1925	1969	1977	1988	1998
	4000	1200	470	270 ^a	220	250	238	445	945	nc	nc
Wayana	-	-	-	1770	1810	1890	1948	1964	1978	1985	-
	-	-	-	3000	2000	1200	550	610	770	970	-
Wayampi	-	-	-	1824	1840	1890	1947	1960	1978	1985	1994
	-	-	-	6000	700	300	212	230	370	835	910
Emerillon	-	-	1767	1848	1891	1931	1953	1969	1977	1985	-
	-	-	400	350	100	69	52	85	135	218	-

Figure 19. Evolution démographique des populations amérindiennes de Guyane. Ce graphique est un agrandissement sur la baisse démographique qui caractérise ces populations, notamment les Emerillon. Les valeurs sont extraites du Tableau 4.



- Kaliña

Les Kaliña (synonymes: Kali'na, Cariña, Caripuna, Karinye, Carib, Caribi, Galibi, etc.) sont également connus sous le nom de Carib au Surinam et Galibi en Guyane française. La première appellation dérive de *Charibe*, l'ancienne désignation des premiers observateurs. La seconde dérive de l'appellation Arawak *Kalipina* faite par les Arawak-Lokono et *Karipna* par les Palikur. Ces derniers désignent ainsi leurs voisins de Curipi et de Uaçá en Amapá, qu'ils considèrent par ce mot

comme l' "ethnie étrangère" au sens péjoratif du terme, car métissée de Brésiliens (Figure 18). Aujourd'hui, les habitants de Curipi se sont autoproclamés *Karipuna* et sont une population formée de réfugiés amérindiens acculturés venus en Amapá au 18^{ème} siècle. Quant aux riverains du Rio Uaçá, que les Palikur nomment plus particulièrement *Puruti*, ils ont adopté le nom de *Galibi* (Grenand et Grenand, 1987). Pour ne pas confondre les Galibi sur lesquels nous travaillons avec ceux de Uaçá, nous adopterons leur véritable nom: Kaliña.

Les Kaliña (Figure 20) occupent actuellement le littoral nord-ouest de la Guyane, au bord de l'estuaire du Maroni et de la Mana, où ils sont répartis en deux groupes : le premier est installé dans les savanes coupées de forêt galerie, entre Organabo et Iracoubo, et comprend un village principal (Yanou, plus de 100 personnes) et plusieurs petites communautés. Ces Kaliña sont les descendants des Indiens placés sur des missions Jésuites du 18^{ème} siècle et regroupés en une commune, Awala-Yalimapo. Le deuxième groupe et le plus important est formé de quatre villages : Awara et les Hattes sur les cordons littoraux de l'estuaire de la Mana ; le Paddock et Terre rouge sur les terrasses alluviales de l'estuaire du Maroni. Ce groupe est directement rattaché aux 1800 Kaliña du Surinam.

Figure 20. Jeune Kaliña. Photo: Pr. G. Larrouy (1982).



Les villages des Kaliña sont spacieux. Les habitations traditionnelles (carbet, Figure 21) sont rectangulaires et les extrémités fermées par deux auvents triangulaires. Le toit, à double pan couvert de palmes tressées, descend presque jusqu'au sol, qu'un plancher isole des habitants. Les Kaliña dorment dans des hamacs de coton confectionnés par les femmes. Leur culture agraire

principale est le manioc à partir duquel ils obtiennent le couac (farine grillée et séchée). La plupart des canots sont maintenant équipés de moteur hors-bord qui leur facilite la navigation en mer. La pêche en eau douce se pratique en barrant l'embouchure d'un ruisseau à marée haute. Au descendant, le poisson pris au piège sera tué à l'arc ou pêché à l'épuisette. Les Kaliña raffolent également des œufs de tortues marines, qu'ils ont droit de prélever moyennant maintenant une surveillance de sites de pontes.

De tempérament combatif, les Kaliña sont en perpétuel conflit avec les tribus voisines, Arawak notamment. Ce caractère offensif a d'ailleurs été exploité par les Européens, Hollandais principalement, qui employaient la plupart des Karib comme chasseurs d'esclaves. Sur le plan religieux, les Kaliña sont les Amérindiens de Guyane qui ont le plus subi l'influence des missionnaires catholiques. Devant cette nouvelle religion, ils n'ont pas pour autant abandonné leurs croyances et se sont, au contraire, rassemblés autour de leur mythologie. Selon eux, le monde est peuplé de bons et de mauvais esprits qui agissent (maladies) sur les personnes ayant transgressé des règles alimentaires ou négligé des rites liés à la pêche, à la chasse ou à la fécondité de la femme. Lors de séances nocturnes, le chamane entre alors en contact avec ses esprits protecteurs renfermés dans un hochet. Cela nécessite au préalable une longue initiation avec consommation de drogues et de produits hallucinogènes (jus de tabac vert). Ensuite, il extrait des malades les corps étrangers qui symbolisent le mal, en utilisant des fumigations ou des massages à base de tabac (Grenand et Grenand, 1985). Les fêtes et les parures ont subi une certaine acculturation européenne, mais les Kaliña produisent

Figure 21. Carbet Kaliña avec son toit à double pente. Photo: Pr. G. Larrouy (1962). Notez toutefois que les extrémités de ces carbets ne sont pas fermées



toujours le *cachiri* (bière de manioc) qu'ils consomment de manière immodérée au cours de ces fêtes.

Chez les Karib, le choix du conjoint se fait de préférence entre cousins croisés (cousins dont les parents par l'intermédiaire desquels la relation se fait sont de sexes différents) mais n'est pas obligatoire. Aujourd'hui, il laisse d'ailleurs place au libre choix (Gillin, 1963; Grenand et Grenand, 1985). Il est également permis de se marier avec la fille de sa sœur, ce qui libère le fiancé du *peito* puisque le père de la mariée est déjà sous l'autorité du patriarche. La polygamie est peu pratiquée mais tolérée, tout comme l'exogamie de tribu qui était alors utilisée comme procédé politique de domination et d'absorption. Les communautés Kaliña sont organisées autour d'une ou plusieurs unités patriarcales matrilocales, dans lesquelles le mari vient habiter dans la famille de la femme, sous l'autorité du beau-père. Ces système hiérarchique caractéristique des Karib est appelé *peito* (Gillin, 1963; Grenand et Grenand, 1985). Le *peito* n'inclue pas seulement les gendres mais également les captifs et les hommes sans attache, que l'aïeul considère comme ses obligés.

- Palikur

Figure 22. Palikur de St Georges de l'Oyapock. Photo: S. Mazières (2003), Pr. G. Larrouy (1980).



Le terme Palikur apparaît pour la première fois en 1513, quand Pinzón raconte à Séville avoir rencontré une population au nord de l'embouchure de l'Amazone, dans une région qu'il nomme *Provincia Paricura* pour ses habitants (Nimuendajú, 1926). Après cette première observation, les Indiens aujourd'hui connus comme Palikur ont été désignés sous diverses appellations dans les récits et les cartes: Paricura, Paricora, Paricores, Palincur, Palicours, Paricur, Pariucur, Parikurene, Parikur, Parincur-Iéne et finalement Palikur. Au 19^{ème} siècle, Henri Coudreau note leur présence sur la rivière Arukawa (ou Urucauá), dans la région de l'Oyapock (Nimuendajú, 1926; Arnaud, 1980). Les Palikur se nomment eux-mêmes *Palikurene* ou Pa'ikwené ("le peuple du fleuve du milieu"), en allusion à la

position géographique du Rio Urucauá entre les Rios Uaçá et Curipi, qu'ils considèrent comme leur terre d'origine. Les Palikur sont actuellement répartis en deux foyers fixes mais en constante communication : un groupe d'environ 400 personnes sur la rive française de l'estuaire de l'Oyapock (la Savane, près de St Georges et Trois Palétuviers) et un second, d'environ 600 individus, sur la rivière Urucauá, plus au Sud, dans l'Etat d'Amapá au Brésil (Figure 18). Les Palikur (Figure 22) sont la plus ancienne des populations de Guyane française. Ils seraient arrivés dans la région dès le premier siècle de notre ère (Figure 12). Apparentés au groupe linguistique Arawak, on a d'abord placé leur origine vers le Haut Xingu, dans le sud-ouest de l'Amazone, puis rive gauche, mais les linguistes pensent actuellement à un foyer de dispersion plus lointain, aux confins du Brésil et du Pérou (Gillin, 1963; Campbell, 1997). Les Palikur désignent la plupart des groupes amérindiens voisins sous le nom de *nauñe*, qu'ils traduisent en créole en "nation" et qui s'oppose à *xive*, qui désigne l'ennemi héréditaire, les Kaliña.

La plus grande partie du territoire des Palikur est composée de terres basses et marécageuses. Leur économie repose donc essentiellement sur la pêche d'estuaire qu'ils pratiquent en canot (Figure 23). Les Palikur utilisent l'arc et le harpon pour capturer le poisson et le lamantin (*Trichecus manatus*). L'agriculture sur brûlis et sur billons dans les zones marécageuses permet de cultiver le manioc amer et des plantes vivières. La chasse et la cueillette sont devenues des activités annexes. Les habitations Palikur ressemblent à celles des Kaliña. Elles sont rectangulaires et le toit à double pente est en palme avec deux auvents aux extrémités (Figure 23) (Grenand et Grenand, 1985).

Figure 23. Palikur sur la Crique Gabaret et carbet à toit à double pente, fermé aux extrémités. Photo: Pr. G. Larrouy.



L'univers mythique Palikur est divisé en trois couches planes: le monde des profondeurs, le plan terrestre et le plan céleste. Le premier est habité par les êtres surnaturels. Sa position en parallèle avec le niveau terrestre facilite les contacts entre les deux mondes. Ceux-ci s'établissent alors par un trou dans le plan terrestre, à travers lequel les personnages peuvent passer d'une sphère à l'autre au cours des narrations. Dans leur monde, les êtres surnaturels ont une apparence humaine. Mais quand ils montent vers le plan terrestre, ils doivent revêtir un manteau qui leur donne une forme animale. Dans le plan terrestre vivent les êtres humains, les plantes, les animaux et éventuellement, les êtres surnaturels. Enfin, le ciel est mélangé de croyances chrétiennes et indiennes. Il serait formé de six couches dont la seconde est habitée par le Sarcorampe roi (urubu-rei, *Sarcorhampus papa*) bicéphale et la sixième par Jésus Christ, attendant les élus pour l'Eden. Les autres niveaux sont présentés comme les vitrines du purgatoire dans lesquels errent les âmes qui n'atteindront pas la vie éternelle (Capiberibe, <http://www.pegue.com/indio/palikur.htm>).

L'organisation sociale Palikur est certainement la plus documentée de Guyane française (Grenand et Grenand, 1987). La société Palikur est clanique, c'est-à-dire organisée en unités sociologiques à l'intérieur desquelles le mariage est considéré comme incestueux (Nimuendajú, 1926; Gillin, 1963; Grenand et Grenand, 1987). Les alliances se font alors uniquement entre membres de clans distincts (exogamie de clan) et la transmission du nom comme l'attribution du clan se fait par le père (patrilinéaire). Toutefois, la résidence n'est pas obligatoirement patrilocale. Ces clans, que les Palikur désignent aussi sous le nom de "nation", portent des noms d'animaux, de plantes ou de phénomènes naturels (Annexe 3). Cinq de ces clans constituent le noyau dur. Autour de ce noyau viennent se greffer douze clans périphériques, dont certains sont aujourd'hui éteints (Tableau 5).

L'exogamie de clan est scrupuleusement respectée et l'endogamie de population qu'elle induit est renforcée par la réserve des Palikur vis-à-vis des Européens et l'absence de contact, avec les tribus du Haut Oyapock. Toutefois, l'exogamie récente de population avec des Brésiliens transforme peu à peu cette structure mais demeure marginale. D'ailleurs, une Palikur mariée à un Karipuna n'est plus considérée comme telle. Aussi, des changements d'appartenance clanique ont été remarqués lors des enquêtes généalogiques menées par Nicole Joly et le Dr. Franck Joly assistés de notre équipe. En réalité, certains de ces changements ont pour objectif la survie d'un clan. Les Palikur "trichent" en attribuant à l'un de leur fils la dénomination du clan menacé. Cet enfant peut être aussi élevé par une autre personne (grands-parents par exemple) ou reconnu par un parent adoptif dont elle héritera du nom du clan. Plus simplement, les changements de clan sont parfois des erreurs d'état civils (confusion entre le nom et le prénom), ou de retranscription (Wadayene est confondu avec Waywayene). Il n'est pas rare non plus, qu'il s'agisse d'un cas d'adultère. Enfin, nous avons également rencontré un cas qu'il nous a été difficile d'élucider. Dans une famille, l'un des enfants d'une femme portait le nom et le clan du précédent mari¹¹, or ce dernier était décédé 12 mois avant la naissance de l'enfant. La mère nous expliquera que l'enfant était en sommeil dans son ventre et que la rencontre avec son nouveau mari l'a réveillé.

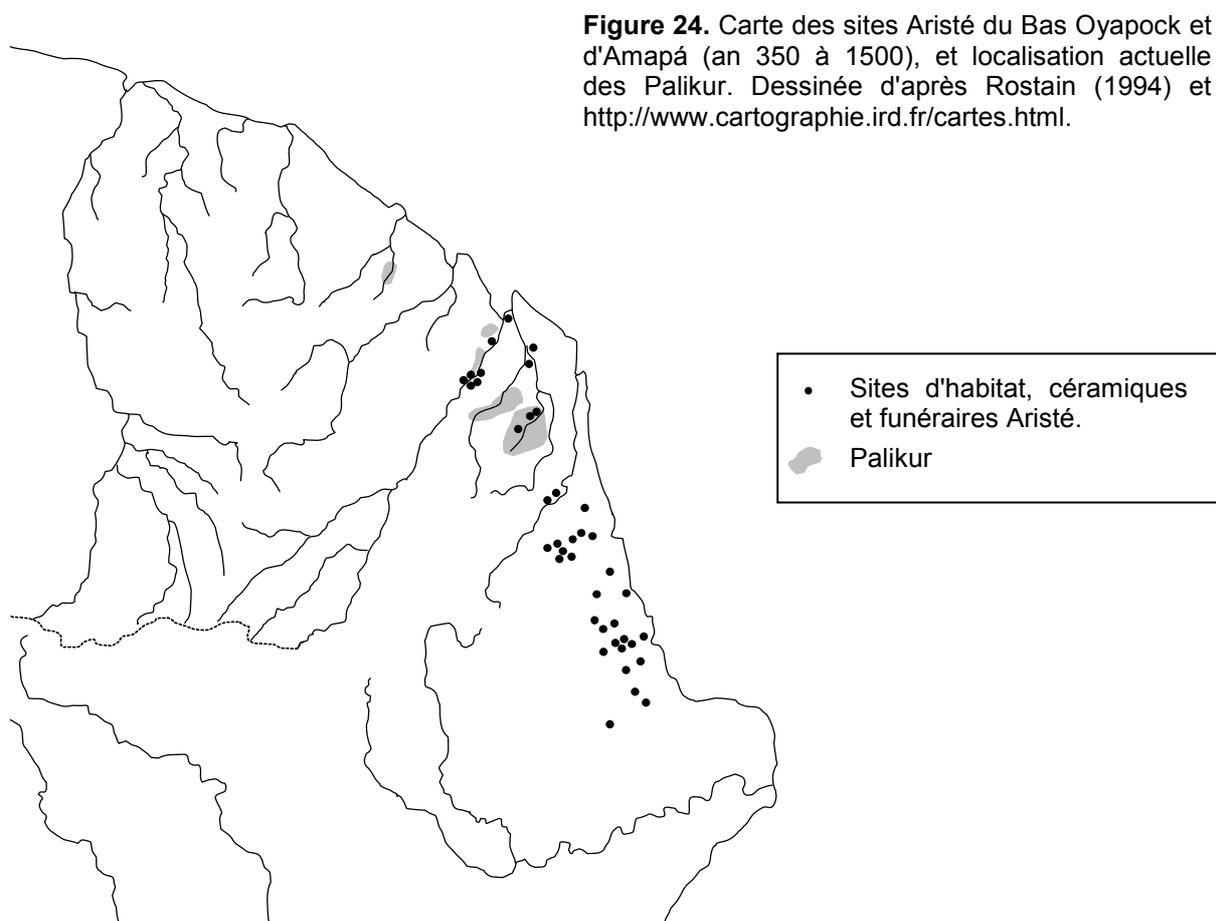
¹¹ Les femmes Palikur changent librement de mari. Quand elles sont interrogées à ce sujet, elles racontent simplement que lorsque leur mari "ne fait plus l'affaire", elles en changent.

Comment une population adopte-t-elle une telle structure? D'après la tradition orale, il semble que la structure clanique Palikur et sa caractéristique exogamie proviennent de l'unification pacifique des clans d'Amapá et de l'Oyapock (Grenand et Grenand, 1987). Cette unification résulterait de trois facteurs complémentaires. Le premier est l'existence d'une langue véhiculaire et cérémonielle parlée par tous les clans et pratiquée lors des fêtes, ce qui facilite les contacts interclaniques et maintient les relations. De plus, chaque clan n'a pas son propre chef, mais l'ensemble des clans Palikur est sous l'autorité d'un seul chef au rôle fédérateur. Ainsi, les relations interclaniques demeurent pacifiques. A ce sujet, Grenand et Grenand (1987) citent un ancien chef Palikur: "*Je ne peux pas faire la guerre, je suis si fort que je gagnerai, et il n'y aurait vite plus d'autres nations que la mienne*" et ajoutent "donc plus d'union interclanique possible". Le dernier facteur est en rapport avec la démographie, puisqu'il semble qu'en réponse au déclin, les Palikur aient aggloméré au noyau dur les clans périphériques, agrandissant ainsi leur réseau relationnel (Grenand et Grenand, 1987). L'adoption d'une structure clanique et le maintien de l'exogamie de clan seraient donc une stratégie nécessaire à la pérennité de la population.

Tableau 5. Clans Palikur actuels et anciens, selon la tradition orale Palikur (Grenand et Grenand, 1987).

Clans <i>Noyau dur</i>	Etymologie	Statut actuel	Remarques
KAWAKUYENE	De kwawu , l'ananas sauvage et kawakuki , la fourmi noire associée à cette plante	Vivant	Le plus représenté. On pense qu'il ait migré de l'Amazone vers l'Urucauá
WAKAPUYENE	De wakapen , la fourmi qui vit sur l'arbre wakap	Vivant	Originaire de Curipi, il passe ensuite sur l'Urucauá.
WAYWAYENE ou ITEYUNE	De wayway , marcher, arpenter ou de itey , la chenille arpeuteuse	Vivant	Originaire de Urucauá
KWIMYUNE	De kwen , le bambou	Eteint	Originaire du haut Urucauá
UWANYUNE	De uwan , le paca (<i>Cuniculus paca</i>)	Eteint	Originaire de Urucauá.
<i>Périphériques</i>			
AKAMAYNE	De akamã , le singe écureuil	Eteint	Originaire de la source du Rio Uaçá
KAMUYUNE	De kamu , le soleil, parce que leurs yeux brillaient comme des soleils	Eteint	Originaire de la Uumeuni (Amazone). A donné aux Palikur leur langue actuelle et la râpe à manioc métallique.
MAIKYUNE	De mahiki , le maïs	Eteint	Originaire de Urucauá.
MAXAMAINE	De maxamxa , la tortue matamata	Eteint	Probablement originaire du Sud de l'Amapá. Est à l'origine de la culture du manioc.
MAYUYNE	De mayuy , le rãle d'eau	Eteint	Originaire d'un affluent du Cassiporé, l'Uumenuni.
PAIMYUNE	De paimyu , le silure "couman-couman"	Vivant	Originaire de Uaçá.
TUKUWEINE	De tuku , l'oiseau jupu	Eteint	Originaire du Sud de l'Amapá. Il migre ensuite vers l'Oyapock et l'Urucauá.
PAUYUNE ou PARAUYUNE	De pawa ou parao , la mer	Vivant	Considéré par certains comme éteint car n'ayant plus qu'une femme comme représentant, ou vivant par les autres si les règles de patrilinéarité sont enfreintes. Il est aussi possible que ce clan ait été maintenu pour masquer un mariage endogame.
WASILIENE	De wasi , la montagne	Vivant	Originaire de la montagne Wakairi ou mieux, Karupna.
WADAYENE	De wadã , le gecko	Vivant	Originaire de Urucauá.
WAKAUYUNE	De wakau , le faucon rieur	Eteint	Originaire de Urucauá. Un mythe les concernant montre l'impossibilité à long terme de l'endogamie de clan.
YATUWEYENE	De yatuwe , la sarigue	Eteint	Originaire de Urucauá.

Enfin, les travaux archéologiques de Rostain (1994) superposent assez facilement la répartition géographique des céramiques Aristé à celle des Palikur (Figure 24). Par ailleurs, il semble que le complexe Aristé soit vraisemblablement issu d'une ancienne confédération pan-tribale, autonome et déjà réfractaire à toute intrusion. Puis, la Conquête ayant provoqué de grandes migrations, des populations fuient les Antilles, le delta de l'Orénoque et le bas Amazone, pour s'installer en Amapá. Les brassages culturels consécutifs à ces mouvements viennent alors perturber la stabilité des Aristé. Des regroupements d'ethnies et des fusions de cultures matérielles s'effectuent. Dans le nord de l'Amapá, ces fusions participent à la mise en place des prédécesseurs des actuels Palikur. L'actuelle division clanique de cette population ainsi que l'existence, encore récente, de cimetières différenciés seraient les derniers reflets de ce que a été la confédération pan-tribale Aristé (Rostain, 1994).



- Arawak-Lokono

Les Arawak (synonymes: Arowak, Aruac, Arouaqui, Arwuak, Aravaco, etc.) se nomment eux-mêmes *Lokono* ou *Locono* (les êtres humains). Les ancêtres des Arawak-Lokono de Guyane vivaient au 17^{ème} siècle dans la région de l'Approuague avant d'émigrer vers le Surinam. Ils sont aujourd'hui 200 individus, mais les Lokono et leurs parents sont répartis jusqu'au Venezuela, en Amérique Centrale (Honduras, Guatemala, Belize, Nicaragua). Très tôt, ils ont joué un rôle de premier plan dans la colonisation par leur rôle de fournisseurs de vivres aux colons et de police des bois contre les esclaves fugitifs au Surinam et Guyana. Leurs rapports avec les Kaliña ont toujours été conflictuels et encore aujourd'hui, ils préfèrent s'éviter. En Guyane, ils sont répartis en deux communautés : la première dans l'île de Cayenne et l'autre à Crique Balaté, près de Saint Laurent du Maroni.

Comme chez les Palikur, les Arawak-Lokono sont structurés en clans exogamiques mais à descendance matrilineaire (Gillin, 1963; Grenand et Grenand, 1985). Les alliances se font alors par exogamie de clan et chez les Arawak-Lokono, le jeune couple peut s'établir où il veut. Des 27 clans Arawak-Lokono recensés au Guyana au début du 20^{ème}, il n'en reste que 13 dont 7 en Guyane. Face à la dispersion géographique, il permet aussi d'atténuer l'isolement des individus en offrant une sorte de réseau de solidarité internationale au sein des trois Guyanes. Le système clanique matrilineaire des Arawak-Lokono s'oppose au système patrilinéaire qu'exigent les états civils, ce qui aboutit à une double parenté, l'officielle et la réelle.

Aujourd'hui, les Arawak-Lokono de Guyane ont perdu de leur authenticité car sont fortement influencés par les modes de vie européens. Les activités traditionnelles se raréfient et si l'agriculture sur brûlis est encore pratiquée, la plupart préfèrent le travail salarié. Beaucoup ont perdu l'usage de leur langue et leur habitat est un compromis entre les carbets et les habitations créoles. Enfin, les Arawak-Lokono sont menacés en tant que tribu par le métissage avec des Créoles ou des Français métropolitains.

III.2.2.b Les Indiens de l'intérieur

L'intérieur de la Guyane est exploré à partir du 18^{ème} siècle, soit un siècle après le littoral. Les pères Jésuites Grillet et Béchamel (1674) rencontrent d'abord quatre tribus (Norak, Mèrsiou, Maouriou -futurs Emerillon - et Akokoua) et par renseignement, dénotent la présence de sept autres groupes. Plus tard, les explorations de Patris (1766-1769), Brisson de Beaulieu et Simon Mentelle (1768) puis Leblond (1787-1789) atteignent le cours moyen du Maroni où vivent les Emerillon (4 à 500 individus) et les Wayana (3000). On apprend à la même époque l'existence d'un important groupe sur le Yari au Brésil, les Wayampi (6000 individus). Malheureusement, la plupart des bassins de rivières de Guyane n'ont pas été inventoriés ou bien les renseignements sont trop fragmentaires pour être utilisés. Seul le bassin de l'Oyapock permet une représentation plus précise et continue du mouvement démographique des tribus de l'intérieur (Tableau 6). On estime que le bassin de l'Oyapock abritait treize tribus étroitement apparentes et parlant la même langue. On peut d'ores et déjà affirmer qu'au début de la colonisation, six populations occupaient l'espace côtier et au moins 18 groupes l'intérieur de la Guyane, totalisant vraisemblablement plus de 15000 personnes (Hurault, 1965).

Populations	1675	1720	1749	1787	1848
Makouani		60	} 72	} 50 6	
Piriou		60			
Karane		17			
Akokoua	500	40	27		
Piriono		omis	disparu		
Piro'o		omis	disparu		
Wèye		50	86		
Wen		30			
Makapa		omis	20		
Taripi		150	57		
Palenk		20	disparu		
Aramakoutou		100	24		
Nambikouane		130	72		

Tableau 6. Evolution démographique des populations anciennement connues du bassin de l'Oyapock (en nombre de ménages). L'effectif total des populations s'obtient en multipliant ces valeurs par 3 (Hurault, 1965). Au fur et à mesure qu'elles diminuaient, ces populations ont fusionné en un groupement unique et leurs noms ont disparu des recensements sans qu'on puisse suivre les phases successives de mouvement.

L'évolution des populations du bassin de l'Oyapock est spectaculaire (Tableau 6). Préfontaine recense en 1749 seulement 1570 Amérindiens, dont 500 réfugiés venus du Brésil. En 1784, ils ne sont plus que 220 Amérindiens dans tout le bassin de l'Oyapock. Cette poignée de personnes a ensuite été rassemblée dans la mission de Saint Paul, qui devra être abandonnée 6 ans plus tard en raison de l'aggravation de son statut démographique. A la fin du 18^{ème} siècle, les Wayana, installés au Brésil sur les rives du Yari (ou Jari) et du Paru, tentent de se rapprocher de l'Oyapock. Mais atteints par des affections contagieuses, ils rebroussement chemin. Sur le Maroni, la fermeture du cours moyen par les Noirs réfugiés Boni et Djuka venus du Surinam, a pour effet de protéger les Wayana installés en amont. Ils seront

toutefois affectés par les épidémies, mais plus tardivement. En ce qui concerne les Wayampi, inquiétés par l'activité des Portugais sur le Jari, ils pénètrent en Guyane française au début du 19^{ème} siècle au nombre de 6000 et se fixent sur le Haut-Oyapock. Le fatal processus se déclenche alors une fois de plus. Trente ans plus tard, en 1848, ils ne sont plus que 200.

L'intérieur de la Guyane est actuellement occupé par trois populations amérindiennes : les Wayampi les Wayana, et les Emerillon. Avant l'arrivée des Européens (premières expéditions en 1674, des pères Jésuites Grillet et Béchamel), avant l'acquisition d'outils en fer et des techniques de construction des pirogues, ces tribus pacifiques étaient organisées en chapelets étirés de villages le long d'une piste, ce qui facilitait la communication et diminuait les risques de surprise en cas de guerre. Depuis, les Indiens de l'intérieur ont déplacé leur habitat vers les cours d'eau navigables qu'ils peuvent désormais affronter; un rassemblement qui a dû favoriser la propagation des épidémies (Hurault, 1965). Mais d'une manière générale, les conditions de vie dans la forêt sont défavorables à la concentration de populations importantes dans de grands villages. Les populations de l'intérieur étaient en particulier contraintes à un semi-nomadisme dans un périmètre limité, imposé notamment par l'agriculture itinérante sur brûlis. Leur relatif isolement les a protégé un temps des épidémies, mais dès les premiers contacts, le processus était amorcé (Hurault, 1965). Sur le plan archéologique, l'environnement se prête mal aux prospections comme à la conservation du mobilier, en majorité fait de matière organique. Les données archéologiques relatives à ces populations ne sont donc pas suffisantes pour étayer seules une problématique de peuplement.

- Wayampi

La légende dit que dans un temps lointain, tous les peuples vivaient ensemble avant d'être séparés par le héros créateur, Ianejar ("notre maître"). Après cette séparation, toutes les ethnies s'éloignèrent sauf les Wayampi qui depuis, se considèrent les habitants du centre de la Terre (Figure 25). Avant d'être adopté par autodénomination au 19^{ème} siècle, le mot *Wayãpi* (Wayampi), que les portugais rapportent à la fin du 17^{ème} siècle sous la forme *Guaiapi*, était utilisé pour la communication avec les étrangers. Eux préfèrent s'appeler *Yane*, "nous". D'après l'étymologie, le terme viendrait de *waya* "adversaire" et de *yapi* "atteindre la cible". On pourrait donc traduire Wayampi par "les adversaires vainqueurs". Originaires de la moyenne vallée du Xingu (Brésil), les Wayampi (synonymes:

Figure 25. Wayampi (village Masikiri). Photos: Pr. G. Larrouy (1962).



Oyampi, Aiapi, Waiapi, Wayãpi, Guaiapi, Paikipiranga, etc.) arrivent vers 1736 sur la rivière Jari, au Nord de l'Amazone, probablement poussés par les Portugais qu'ils aident ensuite à la chasse aux esclaves. Ce groupe Tupí-Guaraní entre en Guyane vers 1800-1820 et s'installe sur l'Oyapock en deux fractions, l'une résidant sur le cours moyen du fleuve, autour de Camopi, l'autre sur la partie supérieure, autour de Trois-Sauts (Figure 18). D'autres sont installés au Brésil, dans une zone délimitée par les bassins des Rios Jari et Araguari. Actuellement, on considère que tous les Wayampi sont regroupés en Guyane.

L'habitat Wayampi traditionnel est surélevé sur des pilotis (Figure 26). On y accède par un tronc encoché qui sert d'escalier. L'agriculture est très diversifiée (manioc amer, maïs, bananier et igname violette), le gibier se chasse à l'arc ou au fusil et la pêche se pratique en canot, avec des arcs, des harpons, à la ligne mais également avec des lianes ichthyotoxiques. La cueillette, enfin, leur permet de se nourrir de plus d'une centaine d'espèces de fruits, de larves xylophages, mais aussi d'œufs de tortues d'eau douce et de miel sauvage qu'ils récoltent avec une hache qui sert à casser le bouchon de terre de la ruche (Rostain, 1994).

Malgré l'influence européenne et le christianisme, les Wayampi sont assez hermétiques à l'acculturation. Le mobilier, en particulier l'outillage féminin lié à la transformation du manioc (vanneries, pots, jarres à cachiri) est resté intact. Leur mythologie les rattache plus aux

Tupi d'Amazonie qu'aux tribus guyanaises. Les rites de la puberté sont familiaux : applications de vanneries avec guêpes ou fourmis pour les garçons ; coupe de cheveux et réclusion pour les filles. Les morts sont enterrés dans un cimetière dont rien ne signale l'emplacement. Ils sont allongés dans leur hamac avec quelques objets familiers, la tête vers l'Est, puis recouverts avec une partie de canot et peuvent ainsi accomplir leur voyage vers le ciel (Grenand et Grenand, 1985). Les Wayampi ont préservé leur parures traditionnelles : pagnes rouges (kalimbé), peintures corporelles rouges au roucou, dessins bleus-noirs au génipa et couronnes de plumes de toucan. Les fêtes, bien que moins fréquentes, sont l'occasion de boire le cachiri sans retenue. Cependant, leur méconnaissance du monde occidental et leur caractère contemplatif font des Wayampi l'une des populations les plus fragiles de Guyane (Grenand et Grenand, 1985).

Enfin, la filiation n'est ni patrilinéaire, ni matrilinéaire. Le choix du conjoint se fait entre cousins croisés et cousins croisés classificatoires⁸. Les Wayampi, surtout ceux du Haut Oyapock, privilégient l'endogamie au sein du village.

Figure 26. Carbets Wayampi et l'escalier encoché. Photos: Pr. G. Larrouy (1962).



⁸ Un terme de parenté est dit classificatoire s'il désigne par un même nom plusieurs personnes de la même génération n'ayant pas le même lien de parenté par rapport à Ego. Son système de classement n'est donc pas biologique mais reconnue selon des critères sociaux. Les parentés classificatoires ont donc une plus grande extension. Ainsi, en saisissant un plus grand nombre de parents, elles tendent à renforcer l'unité et la cohérence du lignage.

- Emerillon

L'histoire des Emerillon (langue Tupí-guaraní) est certainement la plus mouvementée des populations de Guyane. A la fin du 17^{ème} siècle, se serait produite une première poussée Tupi vers le Nord, avec en particulier les Norak et les Maouriou. Ces derniers s'établissent sur le littoral à proximité des Palikur avec qui ils entretiennent de bonnes relations. Mais face à la résistance des Karib et à l'irruption des Européens, les Maouriou se scindent en deux groupes: un premier sur la côte, aujourd'hui éteint, et un second, vers l'intérieur, qui donnera naissance aux Emerillon (Grenand et Grenand, 1987). Cette hypothèse est soutenue par l'étymologie du

Figure 27. Village Emerillon près du fleuve Tampock. Photo: Pr. G. Larrouy (1962).



terme Maouriou, puisque les Palikur considèrent les Maouriou comme les *Mauyune* "les gens du coton" (et du hamac) et que justement en Guyane, les Emerillon et les Wayampi étaient les seuls à connaître l'usage du métier à tisser. Leur histoire se poursuit jusqu'au milieu du milieu du 20^{ème} siècle quand ils traversent le goulot d'étranglement démographique le plus serré des populations de Guyane. Estimés à 400 sujets en 1767, ils sont à peine 52 en 1953 (Tableau 6; Figure 19). Aujourd'hui, les Emerillon sont répartis en deux groupes: le premier, autour de Camopi sur l'Oyapock et le second sur le Tampock (Figure 27), un affluent du Maroni, reliés par un "tracé" qui porte leur nom (Figure 18).

- Wayana

Les Wayana (synonymes: Oyana, Ajana, Uajana, Upuri, Rucuyen, Orcocoyana, urucuiana, Alucuyana; Gillin, 1963) appartiennent au groupe linguistique Karib et sont environ 550 sujets répartis en 10 villages sur le haut Maroni et le Litani (Figure 18). Consécutivement à leur relatif isolement jusqu'au milieu du 19^{ème} siècle (date d'ouverture de la navigation sur le fleuve Maroni), les Wayana (Figure 28) demeurent les plus nombreux des Indiens de l'intérieur avec un millier de personnes entre France et Surinam (Tableau 6).

Figure 28. Indien Wayana du Litani. Photo: Pr. G. Larrouy (1962).



La pêche joue un rôle important chez les Wayana, et malgré leur récente introduction, le fusil et le moteur hors-bord ont été bien intégrés. L'habitat familial est sub-elliptique et sans étage (Figure 29). Les cases collectives sont plus spacieuses, circulaires, à toit en dôme. Le système matrimonial des Wayana est similaire à celui des Wayampi et repose sur le choix préférentiel de cousins croisés classificatoires, mais en tant que tribu Karib, ils pratiquent la coutume du peito. Il était également coutumier de céder une fille Wayana au Grand Man des Noirs marron, installés plus bas sur le Maroni, pour sceller la paix entre les deux groupes.

Parmi les cérémonies Wayana, on doit citer le *marake*, suite de rites pas seulement initiatiques des adolescents et des adultes. Les postulants sont coiffés d'un chapeau de plumes de plus d'un mètre de haut, surmonté de queues d'ara rouge. Le point culminant de la fête est l'envenimation par des guêpes ou des fourmis qui sont aussi appliqués à des adultes qui le demandent.



Figure 29. Carbets Wayana du village Twanké. Remarquez la forme arrondie, bien distincte de celle des carbets Palikur, Kaliña ou Wayampi. Photo: Pr. G. Larrouy (1962).

III.2.3 Le groupe voisin Apalaí

Les Apalaí (synonymes: Aparáí, Arakwayú) sont une population de langue Karib occupant l'extrême Nord du Brésil, à proximité de la frontière franco-brésilienne (Figure 18). Les Apalaí actuels sont aussi appelés Apalaí-Wayana, car résultant de la fusion qui s'est déroulé à la fin du 19^{ème} siècle avec les Wayana, dans la région de la rivière du Paru de Leste, une rivière qui court de la frontière surinamienne et française jusqu'à l'Amazone en passant par le parc Indien Tumucumaque. Les 14 villages Apalaí sont aujourd'hui répartis sur ses rives et celles de la rivière Citaré et regroupent plus de 250 individus (Salzano *et al.*, 1988). Comme celles des autres populations amérindiennes, la démographie Apalaí est marquée par un déclin. Des 3000 personnes estimées à la fin du 18^{ème} siècle, il n'en restera que 280 un siècle plus tard.

L'économie d'autosuffisance des Apalaí repose comme pour les autres groupes envisagés dans notre étude sur l'agriculture, complétée par la chasse, la pêche et la cueillette. Les Karib ont généralement une structure matrilocale mais les Apalai-Wayana se distinguent par une structure patrilocale. Bien que les contacts avec le monde extérieur aient été rares depuis plus de 100 ans, ils se sont intensifiés au milieu du 20^{ème} siècle lorsque les hommes ont été embauchés pour l'extraction du caoutchouc et de la noix du Brésil. Les contacts diminueront dès les années 1970 grâce en partie à l'assistance de la FUNAI⁹ (Fundação Nacional do Índio).

⁹ La FUNAI est l'organe du gouvernement brésilien qui établit et exécute la "Politique Indigéniste" au Brésil selon la Constitution de 1988. Dans la pratique, la FUNAI a pour rôle de promouvoir l'éducation aux Indiens, de délimiter, de sécuriser et de protéger leurs terres, ainsi que de stimuler le développement d'études et de relevés sur les groupes Amérindiens. La Fondation a aussi la responsabilité de défendre les Communautés Indigènes, de susciter l'intérêt général de la société quant aux Indiens et à leurs causes, de gérer leur patrimoine et d'empêcher les actions des garimpeiros (orpailleurs), propriétaires ou bûcherons comme n'importe quelle action qui pourrait intervenir au sein des terres indiennes et nuire à ses populations.

III.2.4 Les Matsiguenga: une population Arawak péruvienne

Les Matsiguenga (synonymes: Matsiganga, Matsigenka, Machiguenga, Machiguanga ou Mañaries) sont une population Arawak du Sud du Pérou, considérée comme un sous-groupe Campa et actuellement estimée à 10 ou 12000 individus (Figure 12). Les Matsiguenga occupent la région de la rivière Urubamba et ses affluents Camisea, Picha, mais également Manu, Timpia, Tigompinia, Kompiroshiato et Mishagua (Steward et Métraux, 1963; Izquierdo, 2005).

Les villages se réduisent à une seule ou quelques familles et sont économiquement autosuffisants, avec une agriculture sur brûlis prépondérante (manioc) et la pratique courante de la pêche et de la chasse. Les gibiers prisés sont le tapir, l'agouti, et les singes qu'ils chassent à l'arc ainsi que les oiseaux qu'ils attrapent à l'aide d'une colle qu'ils répandent sur les branches. Comme leurs voisins Campa, Piro et Amueshua, les Matsiguenga cultivent la coca qu'ils mâchent et fument le tabac ou le chiquent mélangé à des cendres. Par contre, ils se distinguent par l'utilisation des crânes de singe comme vaisselle et par la domestication du canard (Steward et Métraux, 1963).

Les chemises Matsiguenga sont en coton ou parfois en écorce. L'ornement, le plus caractéristique est le pendentif en argent attaché au septum nasal, souvent accompagné d'une épingle à la lèvre supérieure ou dans la joue. Les peintures corporelles sont faites avec du genipa et ont une valeur décorative et protectrice (soleil et insectes). Les Matsiguenga peignent aussi leurs animaux. Les rites sont généralement assez discrets (Steward et Métraux, 1963). Il n'y a pas de grandes fêtes masquées ni de rites de la mort. Les défunts sont jetés sans aucune cérémonie à la rivière, tout comme les individus inguérissables d'ailleurs. Les Matsiguenga croient en la réincarnation dans le cerf qui par conséquent, n'est pas mangé. Le rite de la puberté n'est pas aussi "festif" que chez les Piro ou les Campa. Chez ces derniers, la jeune fille est recluse plusieurs jours avant une orgie de danses et de boissons à la fin de laquelle, elle est fouettée avec des orties, ce qui a tendance à exciter les jeunes autour. En revanche, il se pourrait aussi que les jeunes filles Matsiguenga soient déflorées avec un couteau en bambou. Leur comportement guerrier est peu offensif. Ils ne pratiquaient pas le cannibalisme mais rapportent que leurs voisins Masco si.

L'organisation sociale Matsiguenga est centrée sur la famille. Chacune érige sa propre maison, ovale avec un toit qui descend jusqu'au sol, de préférence assez éloignée des autres, et possède son propre abattis. Il n'y a pas de familles très étendues, excepté les cas de familles reliées patrilinéairement qui ont alors tendance à se rapprocher, mais vivent dans des maisons

séparées. En ce qui concerne le choix du conjoint, il n'y a pas de clans donc pas de restrictions, excepté dans la famille même. Les Matsiguenga sont monogames, mais des cas de polygamie ont été recensés dans les groupes voisins, comme ce cas d'un Piro qui avait acheté deux femmes à un ami Campa pour le prix d'une hachette. Toutefois, un Matsiguenga peut échanger des femmes avec un ami ou louer la sienne à un visiteur de passage (Steward et Métraux, 1963).

III.3 LE PEUPEMENT AUTOCHTONE POSTCOLOMBIEN

Dès le milieu du 16^{ème}, les marins normands et flamands commerçaient avec Indiens sur les côtes de Guyane. Malheureusement, ces voyages étaient antérieurs à la constitution des fonds d'archives maritimes et n'ont laissé aucune trace écrites. Au moment où s'ouvre la période des explorations, les relations entre Européens et Indiens perdurent déjà depuis cinquante à soixante ans. Les maladies importées auraient déjà commencé leurs ravages et l'on peut penser que les populations du littoral s'en trouvaient fortement réduites. L'histoire post-contact des populations amérindiennes de Guyane et du Nord-est amazonien nous est donc rapportée avec un décalage qu'il est difficile de remonter. De plus, l'histoire des groupes de l'intérieur apparaît dans les carnets un siècle après celles du littoral, étant donné la difficulté d'accès (Figure 30). Les Figures 31 à 34 nous résument malgré tout, l'histoire récente des populations amérindiennes de Guyane.

Figure 30. Extraits d'un registre paroissial tenu dans une mission jésuite de Guyane. Source : Centre des Archives d'Outre Mer, Aix en Provence. Remarquez la dénomination des populations enregistrées (nations). Les registres paroissiaux témoignent ainsi de la diversité de l'occupation amérindienne ancienne de Guyane.

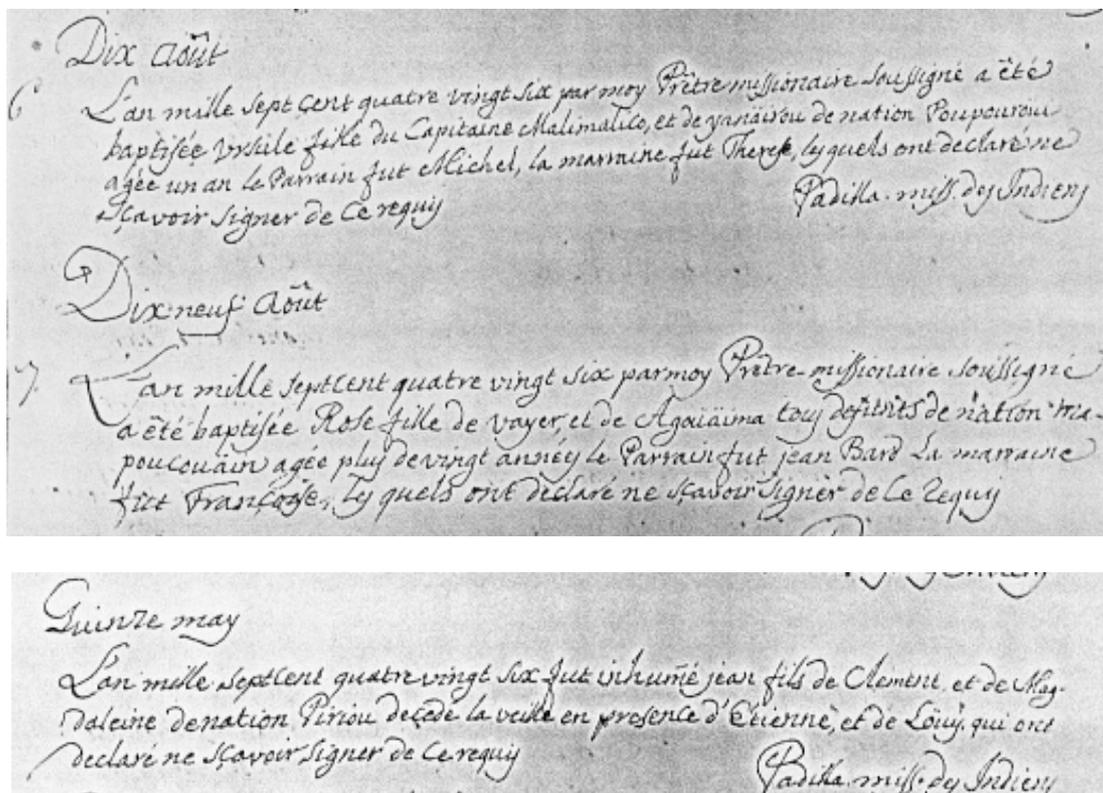


Figure 31. Carte représentant l'occupation indienne de Guyane française à la fin du XVII^{ème} siècle. Le littoral est occupé dans son intégralité alors qu'une montée Tupi (Norak et Maouriou) se produit dans le bassin de l'Approuague. Dessiné d'après Hurault, (1965) et Grenand (com. pers.).

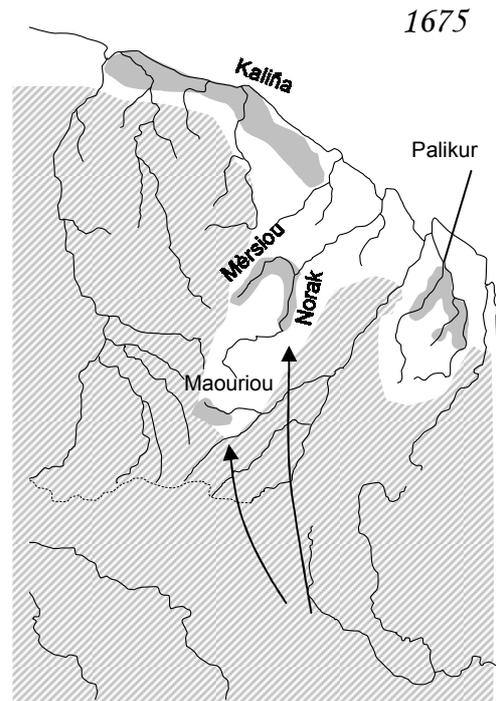
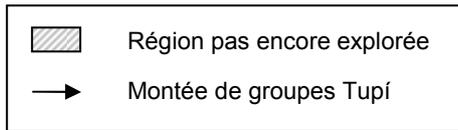


Figure 32. Occupation indienne de Guyane au début du XVIII^{ème} siècle. Le déclin démographique est amorcé sur le littoral et dans le bassin de l'Approuague. En revanche, l'Oyapock abrite des populations diverses et nombreuses, témoins de ce que pouvait être l'occupation amérindienne avant que les épidémies n'exercent leur ravage. Sous la pression des Wayampi, ces groupes vont quitter le Haut bassin de l'Oyapock. Sur l'autre rive du Maroni, le Surinam voit naître des rébellions d'esclaves les Noirs Réfugiés (marrons). La présence des Wayampi et des Wayana est relatée indirectement. Selon Grenand P. (com. pers.), les Apalaï seraient déjà présents entre le Paru et le Jari. Dessiné d'après Hurault (1965).

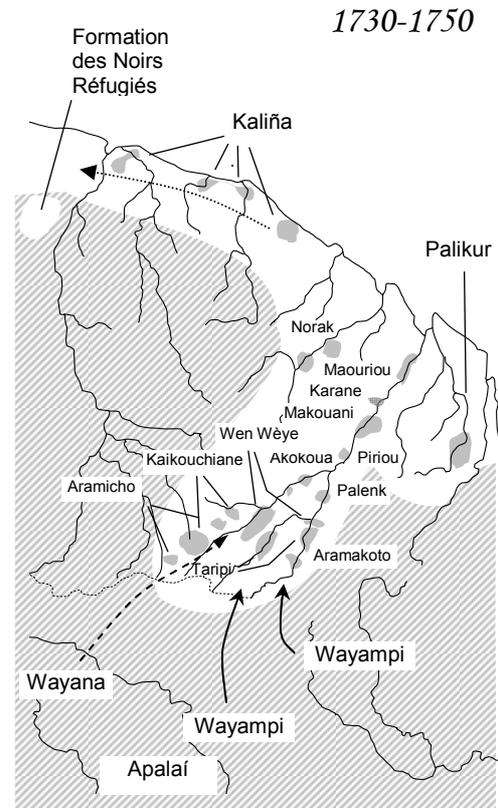
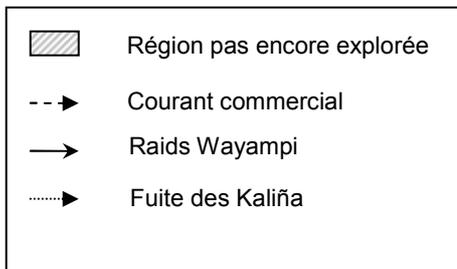


Figure 33. Occupation indienne de Guyane à la fin du XVIII^{ème} siècle. Cette époque est marquée par un statut démographique inquiétant ainsi que de nombreux mouvements de populations, venant notamment du Surinam. Notamment, les Kaliña reviennent s'installer sur le littoral guyanais et les Noirs marrons Boni et Djuka s'établissent sur le Maroni. Les Maouriou, issus de la poussée Tupi de la fin du XVII^{ème} siècle donnent naissance aux Emerillon. Les Wayana du Paru tentent une migration vers les tributaires du Maroni. Dessiné d'après Hurault (1965).

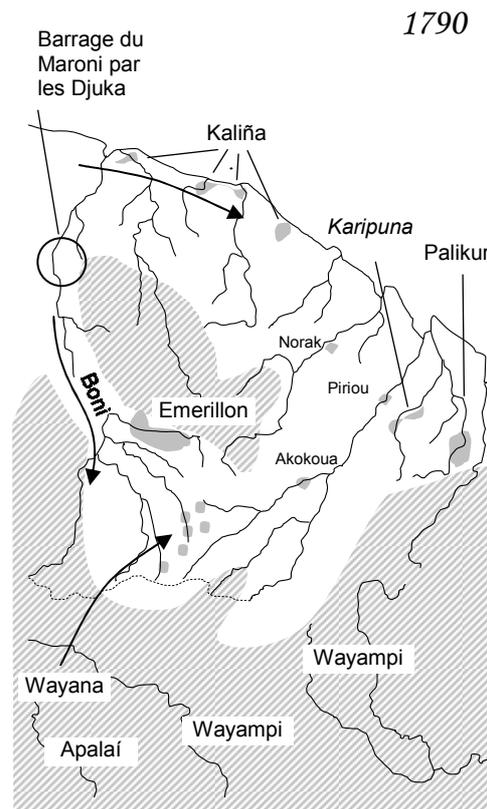
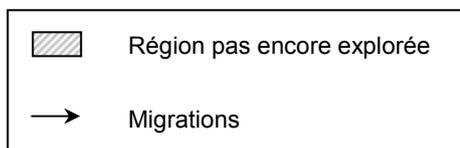
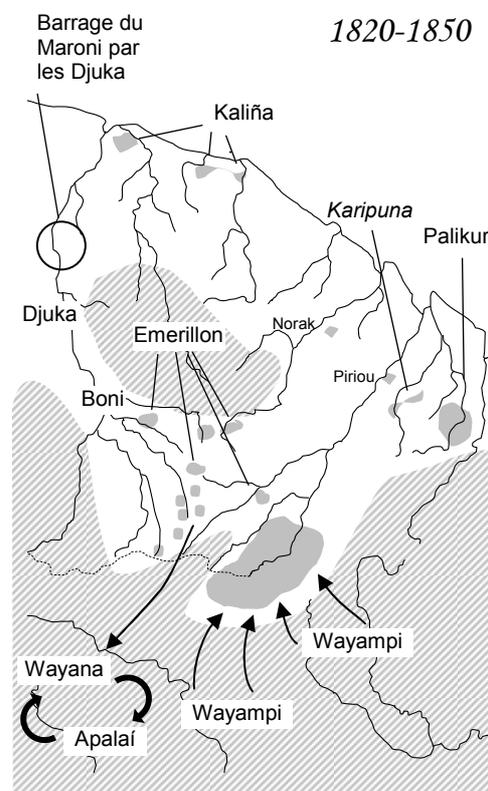
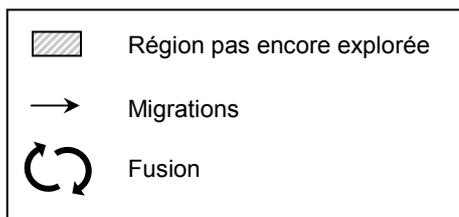


Figure 34. La Guyane au début du XIX^{ème} siècle. Le Maroni est occupé par les Noirs marrons. Le début du XIX^{ème} siècle voit surtout la mise en place des Emerillon entre les cours supérieurs de l'Inini et de l'Approuague et l'arrivée des Wayampi sur l'Oyapock, aux alentours de 1817-1820. Leur rencontre se produit vers 1830. Les Wayana se retirent vers le Jari et le Paru avant de fusionner avec les Apalaï à la fin de ce XIX^{ème} siècle. Enfin, notez la stabilité géographique durant toutes ces années des Palikur, alors essentiellement installés en Amapá. Dessiné d'après Hurault (1965) et Salzano *et al.* (1988).



III.4 CONCLUSION

L'histoire rapportée par près de cinq siècles d'archives témoigne en premier lieu d'une baisse démographique majeure. En 1848, un recensement résume la situation des Amérindiens de Guyane de la manière suivante: 250 Kaliña sur l'Iracoubo, l'Organabo et le Counamana, 13 Arawak-lokono dans les savanes d'Iracoubo, 350 Emerillon sur le Camopi, 230 Palikur sur le Bas-Oyapock, 20 Piriou et 200 Oyampi sur le Haut-Oyapock, 52 Marouane sur l'Approuague et l'Oyapock, et 9 Nourague sur le Haut-Approuague, soit moins de 1200 personnes. Entre le 19^{ème} et 20^{ème} siècle, les Piriou, les Maraoune et les Norak, visités en 1674 par les pères Jésuites Grillet et Béchamel, disparaissent. Les autres populations de l'intérieur continuent à décroître jusqu'à l'arrivée de l'assistance médicale qui renversera la tendance. Sur le littoral, les populations ont déjà surmonté la crise.

Les épidémies sont évidemment la cause première de l'extinction des Indiens de Guyane. Depuis les premiers contacts avec les Européens et les Africains, les Indiens ont été décimés par des parasites, des germes microbiens et des virus contre lesquels ils ne possédaient aucune prémunition. La pandémie est d'autant plus rapide que le rassemblement des Indiens dans les missions et la promiscuité ont favorisé la transmission des agents pathogènes. Sur le littoral, les registres font état de cas de variole, de "flux de sang" (dysenterie) et de "rhume" ou "fluxion de poitrine" (maladies pulmonaires épidémiques à virus) (Hurault, 1965). Ajoutons qu'en plus des épidémies, les Palikur de l'Urukauá ont aussi souffert des persécutions des Troupes de Garde-côte portugaises (Tropas de Guarda-Costa). Dans l'intérieur, les Indiens sont principalement affectés par les maladies pulmonaires, la dysenterie, la rougeole et le paludisme. Par contre, les trois cents ans d'archives ne rapportent aucun cas de variole, de fièvre jaune (pas de vecteurs "sauvages"), ni d'aucune grande épidémie originaire de l'Ancien Monde chez les populations de l'intérieur (Hurault, 1965).

Cependant, à l'époque, la crise épidémique n'est pas perçue par tout le monde. Certains perçoivent par exemple le déclin démographique comme le résultat de conflits interethniques. D'autres considèrent les Indiens comme une "race usée" dont le destin était de disparaître; des auteurs que Hurault (1965) n'a pas manqué de dépeindre au vitriol. Enfin, certains se sont satisfaits d'explications sommaires comme la consommation d'alcool, l'abus du cachiri ou l'empoisonnement interethnique.

Il convient de préciser que les recensements des XVII^{ème} et XVIII^{ème} siècle sont des estimations approchées, obtenues à l'époque par comptage des hamacs ou du nombre de

"flêcheurs" (hommes en âge de porter des armes), de ménages ou de pirogues de guerres (Hurault, 1965). D'ailleurs, ces approximations se situent souvent en deçà de ce qu'à du être le véritable statut démographique amérindien guyanais (Hurault, 1965). En effet, on omettait facilement les enfants en bas âge ainsi que les ménages partis plusieurs jours à la pêche ou à la chasse qui devait représenter jusqu'à 20% de l'effectif total (surtout en saison sèche). De plus, les migrations étaient rarement bien saisies par les explorateurs, ce qui compliquait les recensements. Enfin et surtout, tous les bassins de rivière n'ont pas été sondés.

Actuellement, les populations sont en plein essor, spécialement les groupes littoraux qui présentent une "remarquable vitalité démographique" selon les termes de Hurault (1965). Les Palikur de l'Urukauá par exemple, ont enregistré une augmentation de 365% entre 1925 et 1998, passant de 186 personnes à 866 (recensement de 1998, FUNAI – ADR/Oiapoque, <http://www.pegue.com/indio/palikur.htm>). Quant aux Emerillon, leur remontée démographique récente est en partie due à l'assistance sanitaire et à une politique de mariage avec des Wayampi et des Wayana, bien que l'endogamie et la consanguinité demeurent élevées (Hurault, 1965). Les Wayana voient cependant leur croissance freinée par la pratique de l'avortement, le paludisme, la mobilité des hommes qui se retrouvent longtemps séparés de leur femme et un taux de mortalité 3 fois supérieur à celui des Noirs réfugiés, qui vivent pourtant dans des conditions similaires (Hurault, 1965).

4^{EME} PARTIE

ANALYSE MOLECULAIRE DES POPULATIONS DE GUYANE FRANÇAISE

IV.1 MATERIEL ET METHODES

De l'extraction de l'ADN à l'analyse statistique, toutes les étapes d'analyses des échantillons ont été réalisées entre Toulouse (Centre d'Anthropologie) et Porto Alegre (Departamento de Genética, UFGRS, Brésil), sous la direction, la responsabilité et la collaboration étroite des Professeurs Larrouy, Hutz, Freitas et Salzano.

IV.1.1 Description des échantillons

Entre 1962 et 1985, plusieurs missions de terrain menées par le Pr. Larrouy avec le soutien de l'Institut Pasteur ont permis de prélever dans les règles d'éthique des échantillons sanguins des populations Palikur (169 échantillons) et Kaliña (158 échantillons). Les populations Wayampi (252 échantillons) et Emerillon (43 échantillons) ont été prélevés vers 1988 par le Dr. Etienne Bois. Tous les prélèvements sanguins ont été collectés dans des tubes contenant un anticoagulant de type EDTA (acide éthylènediaminotétraacétique), ou ACD (acide citrique-citrate-dextrose), et placés à 4°C. Ces échantillons sont actuellement conservés à -20°C à l'état sérique, dans les congélateurs du Centre d'Anthropologie (CNRS, FRE 2960). Le volume de sérum disponible varie entre 0,5 et 5cm³ (Figure 30).

Pour les raisons exposées précédemment (même appartenance linguistique et proximité géographique déjà testée pour de nombreux marqueurs génétiques du sang), les populations Matsiguenga et Apalaí ont été ajoutées à notre analyse. Les échantillons Matsiguenga dont nous disposons ont été collectés dans les années 1970 et sont actuellement conservés à Toulouse, dans le même état et les mêmes conditions que ceux de Guyane française.

Figure 35. Exemple d'échantillon sérique sur lequel notre travail a porté. Ici, il s'agit précisément d'un échantillon Palikur prélevé entre 1980 et 1985.



Une étude préliminaire menée sur 136 Apalaï examinés pour 31 systèmes génétiques a permis de poser les bases des relations génétiques entre les populations de Guyane française et leurs voisins Apalaï (Salzano *et al.*, 1988, Bonnet, 1990 revu dans Mazières *et al.*, [soumis pour publication]). Les échantillons analysés (126 individus) correspondent à ceux de cette étude, auxquels toutefois dix échantillons manquent à la liste initiale. Ces échantillons Apalaï ont été prélevés en 1983 par le Pr. Salzano (UFGRS) dans plusieurs villages des rives du Paru de Leste dans un rayon de 15km autour du poste Indien Tumucumaque. Ce poste est uniquement accessible par transport aérien militaire et les villages par voie fluviale. Ces prélèvements sont actuellement conservés au Département de Génétique de l'UFGRS (direction Pr. Salzano, Universidade Federal do Rio Grande do Sul). Il s'agit d'hématies dont la glycérolisation a été faite volume à volume avec une solution composée de 60% de glycérol et 40% de citrate de sodium à 5% (conditions décrites dans Salzano *et al.*, 1997a). Les hématies ont été préalablement lavées mais les précédentes tentatives effectuées par l'équipe du Pr. Salzano laissent suggérer que des leucocytes (globules blancs, les éléments nucléés donc porteur de l'information génétique) ou de l'ADN subsistent à leur surface, par adhésion ou adsorption. Nous-même avons reproduit ces conditions de lavage et de conservation sur deux échantillons sanguins. Les résultats obtenus nous ont donné confiance quant à l'exploitation des prélèvements du Pr. Salzano (Figure 36).

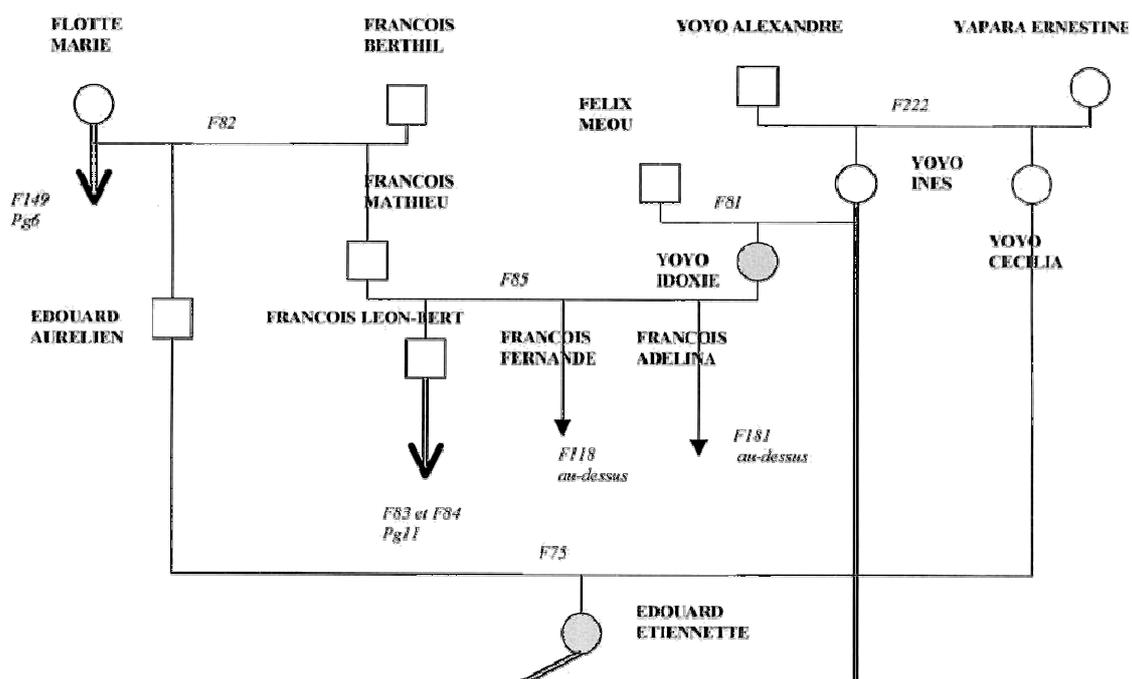
Figure 36. Exemple d'échantillons hématiques du Pr. Salzano analysés dans ce travail. Remarquez le volume disponible (plusieurs cm³).



IV.1.2 Les enquêtes généalogiques

Conjointement aux missions de prélèvement été réalisées des enquêtes généalogiques détaillées par le Docteur Franck Joly, médecin du secteur de l'Oyapock, et son épouse Nicole Joly, infirmière à Saint Georges, aidés de notre équipe. Ces généalogies concernent les populations Palikur, Kaliña, Wayampi et Emerillon (Figure 37). De la même manière, nous avons disposé des relations de parenté entre les échantillons Matsiguenga. Ces généalogies sont bénéfiques à plus d'un titre. Tout d'abord, elles permettent de retracer les lignées maternelles et paternelles des échantillons à partir desquelles une analyse biologique véritablement qualitative peut être entamée. Afin de valider les résultats obtenus pour chacune de ces lignées, plusieurs sujets ont été analysés et les résultats confrontés aux généalogies les concernant. Les généalogies servent donc également de critère de validation. Enfin, en ce qui concerne les populations du littoral, ces généalogies peuvent être complétées à partir des registres paroissiaux (jusqu'au XVIII^{ème} siècle) nous permettant d'approcher les stratégies d'alliance et donc les relations qu'elles supposent.

Figure 37. Exemple de généalogies reconstruites à partir des données recueillies sur le terrain (reconstruction finalisée par A. Sevin, N. Joly et S. Mazières). F+numéro: numéro de la famille; pg: page (renvoi de page). Dans le cas présent (Palikur), les généalogies sont constituées de plus de 450 personnes réparties sur 5 générations. Notez les remariages (traits doubles), fréquents chez les Palikur, et le cas particulier de Yoyo Idoxie, à la fois nièce et belle-sœur de Cecilia. En grisé sont représentés les sujets diabéto-insulino-dépendants; un thème de recherche parallèle entamé par le Pr. G. Larrouy, A. Sevin et le personnel médical de St Georges de l'Oyapock (Dr. F Joly et N. Joly notamment).



IV.1.3 Protocoles d'extraction de l'ADN

Bien que théoriquement l'ADN soit uniquement contenu dans les globules blancs et par conséquent absent de la phase aqueuse (plasma et sérum) et les globules rouges, plusieurs travaux à partir de prélèvements similaires aux nôtres ont montré qu'il était possible d'extraire de l'ADN à partir de matériel théoriquement dépourvu de leucocytes (Ward *et al.*, 1991; Demarchi *et al.*, 2001b; Dornelles *et al.*, 2004). Ce matériel subsisterait pour des raisons diverses: adhésion de certains globules blancs à la surface des globules rouges, adsorption d'ADN soluble issu de la lyse naturelle par la membrane des globules rouges, dilution de ce même ADN dans la phase aqueuse ou combinaison de ces trois phénomènes.

IV.1.3.a kit NucleoSpin® Blood QuickPure (Macherey-Nagel)

Après décongélation des sérums, l'ADN génomique des populations Palikur, Kaliña, Emerillon, Wayampi et Matsiguenga a été extrait à Toulouse à partir de 200µl de chaque échantillon. La lyse des cellules s'effectue par incubation des échantillons dans une solution contenant une grande quantité d'ions chaotropiques et de protéinase K (pK). L'action de la pK sera stoppée par l'introduction d'éthanol absolu. Le lysate est ensuite lavé pour éliminer toutes traces de protéines et de pK, inhibitrice de PCR, puis filtré dans une colonne (fournie dans le kit) par une membrane de silice, sur laquelle vient se fixer l'ADN. Celui-ci est récupéré par élution sous condition de faibles forces ioniques dans une solution tampon légèrement alcaline.

Cette technique d'extraction présente plusieurs avantages. Rapide, non-toxique (pas d'utilisation de phénol-chloroforme), elle permet l'obtention d'une grande quantité d'extrait (4 à 6µg d'ADN) à une concentration finale de 40 à 120ng/µl et un bon rapport A260/A280, témoin de l'absence de protéine et donc de la propreté de l'extrait (entre 1,60 et 1,90). Les échantillons traités avec de l'EDTA, du citrate ou de l'héparine peuvent aussi être utilisés avec ce kit.

IV.1.3.b Méthode du phénol-chloroforme-alcool isoamylique

Les échantillons qui n'ont pas pu être amplifiés par PCR, ainsi que les individus masculins Palikur, Kaliña, Emerillon, Wayampi et Matsiguenga analysés pour les polymorphismes du chromosome Y (ADN nucléaire, moins présent que l'ADN mitochondrial), ont été extraits à nouveau par la méthode du phénol-chloroforme-alcool isoamylique, à l'aide du kit Cleanmix (Talent):

- A 200µl de sérum ajouter 10µl de protéinase K (20µg/ml) et 400µl de tampon d'extraction (1,25ml TrisHCl 2M; 2,5ml EDTA 0,5M; 10,2g acétate de sodium; 50ml SDS 10%).
- Incuber 1 à 2 heures à 50°C en agitant de temps en temps.
- Préparer un tube d'eau bidistillée stérile et le mettre au bain-marie à 75°C.
- Ajouter 400µl du mélange phénol-chloroforme-alcool isoamylique. Mélanger et centrifuger 1 minute à 8000xg.
- Prélever le surnageant et le mettre dans un nouveau tube.
- Ajouter 550µl de solution "binding" (fournie avec le kit Talent) et 60µl de résine.
- Déposer le tout dans une colonne à filtre et centrifuger 1 minute à 8000xg.
- Jeter le filtrat, ajouter 500µl de solution de lavage, puis centrifuger 1 minute à 8000xg.
- Ajouter 40µl de l'eau bidistillée stérile préalablement chauffée
- Laisser 1 minute à température ambiante puis centrifuger 1 minute à 8000xg.

IV.1.3.c Méthode de Lahiri et Nurnberger (1991)

Cette méthode a été testée à Porto Alegre sur quelques échantillons Apalaí mais les amplifications n'ont pas délivré de bons résultats. Pour information, il pourrait être utile d'en rappeler les principales étapes :

- Mettre 5ml de sang dans un tube contenant 100µl de EDTA à 15%.
- Transférer les 5ml dans un autre tube et ajouter 5ml de TKM1 (10mM Tris-HCl pH : 7,6; 10mM KCl; 10mM MgCl₂; 2mM EDTA).
- Ajouter 125µl de Nonidet P-40 (NP-40, Sigma) pour lyser les cellules. Bien agiter.
- Centrifuger à 2200rpm pendant 10 minutes à température ambiante.
- Retirer le surnageant, laver le pellet avec 5ml de TKM1 et centrifuger comme précédemment.

- Répéter le lavage plus ou moins 3 fois.
- Resuspendre le pellet dans 800µl de TKM2 (10mM Tris-HCl pH :7,6; 10mM KCl; 10mM MgCl₂; 2mM EDTA; 0,4mM NaCl) et transférer dans un tube microcentrifuge (1,5ml).
- Ajouter 50µl de SDS 10% (Sulfate de Dodecil Sodium) qui va lyser les leucocytes, agiter et mettre à incubation 10 minutes à 55°C.
- Ajouter 300µl de NaCl 6M et agiter. Ceci va précipiter les protéines.
- Centrifuger à 12000rpm pendant 5 minutes.
- Retirer le surnageant qui contient l'ADN et jeter le reste (protéines).
- Ajouter 2 volumes (2,5ml) d'éthanol 100% à température ambiante et agiter le tube en faisant des mouvements circulaires.
- Collecter le pellet, qui prend alors l'aspect du méduse, et le mettre dans un tube microcentrifuge 1,5ml avec 1ml d'éthanol 70% à -20°C.
- Centrifuger 5 minutes à 12000rpm.
- Laisser sécher une heure et resuspendre dans 500µl de TE (10mM Tris; 1mM EDTA).

IV.1.3.d Kit QIAamp MiniKit (Qiagen)

Cette méthode d'extraction a été effectuée à Porto Alegre sur les échantillons Apalaí, suite à l'échec de la méthode de Lahiri et Numberger (1991).

- A 20µl de pK, ajouter 200µl d'échantillon et 200µl de buffer AL.
- Agiter 15 secondes et incuber 10 minutes à 56°C. Centrifuger brièvement, ajouter 200µl d'éthanol (96-100%) et vortexer 15 secondes. Centrifuger de nouveau et charger le tout dans une colonne. Centrifuger pendant une minute à 6000xg (8000rpm). Placer la colonne QIAamp sur un tube 2ml et jeter le filtrat.
- Ajouter 500µl de Buffer AW1 et centrifuger à 6000xg (8000 rpm) une minute. Placer la colonne sur un nouveau tube et jeter le filtrat.
- Ajouter 500µl de Buffer AW2 et centrifuger trois minutes à pleine vitesse (20.000xg; 14.000rpm).
- Jeter le filtrat et disposer la colonne sur un tube microcentrifuge 1,5ml.
- Ajouter 200µl de Buffer AE ou de l'eau distillée. Laisser incuber une minute à température ambiante (15–25°C) et centrifuger une minute à 6000xg (8000rpm).
- Pour une conservation prolongée, il est recommandée d'utiliser le Buffer AE et de conserver à -20°C, puisque l'ADN élué dans de l'eau est sujette à l'hydrolyse acide.

IV.1.4 Analyse de l'ADN mitochondrial

IV.1.4.a Méthodes d'analyse des polymorphismes de longueur

Tous les échantillons ont été amplifiés par Polymerase Chain Reaction (PCR) pour les polymorphismes qui définissent les haplogroupes A, B, C et D avec les amorces préparées pour ce travail, présentées dans le Tableau 7. Chacune de ces paires d'amorces a été choisie pour sa spécificité à *Homo sapiens sapiens* car l'extraction d'ADN à partir d'échantillons dépourvus de cellule (sérum et plasma) est notamment recommandée pour travailler sur de l'acide nucléique d'origine virale (recommandations du kit NucleoSpin® Blood QuickPure [Macherey-Nagel]). Chaque réaction d'amplification a été réalisée dans un thermocycleur T3™ (Biometra®) selon les conditions décrites dans le Tableau 7. Les produits amplifiés sont ensuite maintenus à 4°C.

Tableau 7. Séquences 5'→3' des amorces (Invitrogen™) utilisées et programme d'amplification des loci caractéristiques des haplogroupes mitochondriaux amérindiens. ^b q.s.p. : quantité suffisante pour. A noter que le volume réactionnel pour l'amplification de HVI est de 50µl.

Locus	Amplification					
	Amorces	Dénaturation	Hybridation	Elongation	Cycles	Solution réactionnelle
<i>Hae</i> III np663	CAACCAAACCCCAAAGACAC ATGCTTGCCCTTTTGATCG	94°C – 1min	60°C – 1min	72°C – 90sec	35	1X de Buffer, 3mM d'ions Mg ²⁺ , 0.05mM de chaque dNTP, 0.2µM de chaque amorce, 1.25U de polymérase, H ₂ O q.s.p. ^b 25µl
9-bp deletion	CATGCCCATCGTCCTAGAAT TATGGTGGGCCATACGGTAG					
<i>Hinc</i> II np13259	CGCCCTTACACAAAATGACA GGACCCGGAGCACATAAATA					
<i>Alu</i> I np5176	CCGTACAACCCTAACATAACC GAGAGGAGGGTGGATGGAAT					
HVI	CTGTTCTTTCATGGGGAAGC ATTGATTCACGGAGGATGG					

- Visualisation des fragments avant digestion enzymatique

Pour les fragments amplifiés comprenant les RFLPs *HaeIII* np663, *HincII* np13259 et *AluI* np5176 (haplogroupes A, C et D), une partie du produit d'amplification (10µl) est ensuite mélangée à 2µl de bleu de migration (6X loading dye solution, Fermentas®) puis déposée sur un gel d'agarose à 1,5% contenant 1,5g de poudre d'agarose pour 100ml de TBE 0,5X (108g de Tris (Trizma), 55g d'acide borique et 8,3g d'EDTA pour 1 litre de TBE 10X) et teinté au bromure d'ethidium (BET, 10mg/ml, 5µl/100ml). Le gel est placé dans une cuve à électrophorèse et immergé dans une solution de TBE 0,5X. L'ensemble est soumis à un champ électrique de 140 Volts pendant 20 minutes, qui permet de séparer les fragments d'ADN selon leur taille grâce à leur vitesse de migration vers le pôle positif ; les plus petits migrant plus rapidement. L'ADN est ensuite visualisé par exposition du gel à la lumière ultraviolette qui rend fluorescent le BET, qui étant un agent intercalant de l'ADN, est plus concentré là où l'ADN est le plus présent. La bonne spécificité du fragment amplifié est assurée par comparaison aux bandes d'un marqueur de taille (GeneRuler 50-bp Ladder, Fermentas®) qui a été déposé dans un des puits du gel d'agarose et a migré en parallèle avec les amplicons, ainsi que par vérification de la non amplification du contrôle négatif.

- Digestion enzymatique et lecture des fragments digérés

Les produits de PCR amplifiés avec succès sont ensuite digérés par l'endonucléase appropriée selon les conditions présentées en tableau B. après incubation, l'ensemble est conservés à 4°C. Les résultats de la digestion enzymatique sont ensuite mis en évidence par électrophorèse dans un gel de NuSieve-Agarose à 3% (1:2) (Tebu-bio), suivant les mêmes conditions de voltage décrites précédemment. Les échantillons présentant le site de restriction recherché, donc digérés par l'enzyme, apparaîtront sous la forme d'une double bande qui aura migré plus loin car plus petits que le fragment non digéré.

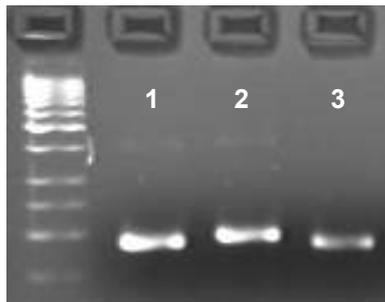
Tableau 8. Conditions de digestion enzymatique pour la détermination des lignées A, C et D.

Enzyme	conditions d'incubation	
<i>HaeIII</i>	2U	
<i>HincII</i>	2U	37°C - 1h
<i>AluI</i>	2U	

- Détermination de la 9bp-del

Après amplification, la délétion de 9 paires de bases (9bp-del) caractéristique des individus de l'haplogroupe B est directement lue par électrophorèse dans un gel de même composition que celui utilisé pour la lecture des produits digérés par enzyme de restriction (NuSieve-Agarose à 3%, 1:2). Puisque la différence de taille entre les individus présentant cette délétion et les autres est faible, des témoins positifs et négatifs sont déposés en même temps que les amplicons pour servir de repères. Pour la même raison, le temps de migration est allongé à près de 50 minutes pour faire migrer les fragments loin dans le gel et bien séparer les échantillons (Figure 38).

Figure 38. Gel électrophorétique montrant le décalage produit par la perte de 9bp (sujets 1 et 3).



IV.1.4.b Séquençage de la région HVI (kit BigDye™ Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction, AB Applied Biosystems, Foster City, CA, v1.1)

Le premier segment de la région hypervariable de l'ADN mitochondrial des sujets Emerillon, Kaliña, Palikur, Wayampi et Matsiguenga a été amplifié selon les conditions décrites précédemment (Tableau 7) entre les positions nucléotidiques 16021 et 16422 (positions selon la *Cambridge Reference Sequence*; Anderson *et al.*, 1981) avec les amorces conçues pour cette étude. Une partie du produit d'amplification (10µl) est ensuite contrôlée sur gel d'agarose (1,5%) pour s'assurer de l'absence de contamination et de la conformité de la taille du fragment.

- Purification des produits de PCR

La purification permet d'éliminer les sels, les amorces et les dNTPs non incorporés lors de la PCR. Cette étape a été effectuée à l'aide de colonnes à filtres (kit QIAquick, Qiagen, Trieste, Italia). Concrètement, cinq volumes (200µl) de buffer fourni par le kit sont mélangés aux 40µl de produit de PCR. Le tout est chargé dans une colonne puis centrifugé 1 minute à 13000rpm. Chaque colonne est ensuite lavée avec 750µl de buffer PE (fourni), puis séchée deux fois par centrifugation d'une minute à 13000rpm. La colonne est ensuite placée dans un tube microcentrifuge 1,5ml dans laquelle on ajoute 50µl de buffer EB (fourni). Le tout est laissé 1 minute à température ambiante puis centrifugée 1 minute à 13000 rpm.

- Estimation de la quantité d'ADN obtenue

Une partie du produit de purification est déposée sur un gel d'agarose à 1,5%. Le gel est ensuite pris en photo et par comparaison de l'intensité de la fluorescence des bandes d'ADN avec celles d'un marqueur de taille (GeneRuler 50-bp Ladder, Fermentas®), il est possible d'estimer la quantité en ng/µl d'ADN amplifié et purifié dans le volume déposé. On obtient donc la quantité d'ADN présent dans le volume de produit de purification restant. Cette étape est primordiale pour la réaction de séquence car elle permet d'estimer le rapport de dilution qui permettra de concentrer l'ensemble des échantillons à une même valeur suivant les recommandations du fabricant. Pour le kit biochimique utilisé ici, la concentration optimale pour effectuer les réactions de séquence est comprise entre 2 et 10ng/µl. Nous avons donc choisie d'ajuster la concentration de nos échantillons à 4ng/µl.

- Réaction de séquence

La réaction de séquence est réalisée sur chaque brin, car il n'est possible de séquence qu'un brin à la fois. Pour chaque échantillon, 2µl sont prélevés à deux reprises dans le tube issu de la purification et sont déposés dans deux tubes à PCR dans lesquels ont été préalablement mis 2µl de l'amorce choisie (amont ou aval) diluée à 0,8µM (3,2pmol), 2µl d'eau milliQ et 4µl de mélange réactionnel (BigDye™ Terminator, Applied Biosystem) qui contient une polymérase et les 4ddNTPs (didesoxynucléotide triphosphaté) marqués par fluorescence. Les 10µl de ce mélange sont ensuite déposés dans un thermocycleur T3™ (Biometra®) et soumis au programme suivant : 1 minute de dénaturation à 96°C, puis 25 cycles composés de 10 secondes de dénaturation et 4 minutes d'hybridation et d'élongation. Les produits d'amplification sont ensuite conservés à 4°C.

- Précipitation à l'éthanol-acide acétique

Les 10µl de la réaction de séquence sont ensuite précipités par une solution de 40µl contenant 31,25µl d'éthanol à 95%, 1,5µl d'acide acétique (AcNa, 3M, pH=5,2) et 7,25µl d'eau milliQ. L'ensemble est laissé 15 minutes sur la paillasse puis centrifugé 30 minutes à 12000rpm, en prenant soin de mettre la charnière du tube vers l'extérieur. Le surnageant est prélevé en pipetant du côté opposé à la charnière, puisque c'est de ce côté-ci que le pellet d'ADN s'est retrouvé plaqué par la force centrifuge. Le culot est suspendu dans 125µl d'éthanol à 70% puis centrifugé 15 minutes à 12000rpm. Le surnageant est à nouveau prélevé et le culot, nettoyé des amorces et des ddNTPs, est laissé à sécher sur la paillasse en prenant soin de ne pas l'exposer à la lumière directe. Avant séquençage, les échantillons sont conservés secs à -20°C.

- Séquençage automatique

Avant le séquençage des échantillons, les culots secs sont repris dans 10µl d'eau milliQ. Quatre microlitres du produit de précipitation sont ensuite disposés dans une plaque dans laquelle auront été déposés au préalable 16µl d'eau dans chacun des puits. La plaque est ensuite analysée dans un séquenceur automatique ABI Prism 310 genetic Analyser sequencer.

IV.1.4.c Séquençage de la région HVI (DYEnamic™ ET Dye Terminator Cycle Sequencing Kit for MegaBACE™ DNA Analysis Systems, Amersham Biosciences)

Contrairement au principe classique du séquençage, c'est-à-dire, l'excitation directe des fluorochromes par le laser du séquenceur, la chimie de ce kit repose sur le transfert de l'énergie du laser aux fluorochrome par un dye supplémentaire. Le principe du transfert de l'énergie, versus l'excitation directe, garantit alors un séquençage plus sensible et plus fiable. Cette technique de séquençage a été employée à Porto Alegre sur les échantillons Apalaí, avec la collaboration du Centre de Biologie Génomique et Moléculaire de la PUCRS (directeur Dr. Sandro Bonatto, Porto Alegre, RS, Brésil).

- Protocole de purification utilisé

La purification requise pour l'utilisation du kit DYEnamic™ ET Dye Terminator Cycle peut être faite soit à l'aide de colonnes, soit à l'aide d'une enzyme (EXO I ou Shrimp Alkaline Phosphatase [SAP] – Amersham Biosciences), soit encore au polyéthylenglycol (PEG, Dunn et Blattner, 1987). C'est cette dernière technique qui a été employée. Après amplification et vérification d'une partie du produit de PCR sur gel d'agarose (1,5%), le reste est mélangé volume à volume à du PEG (PEG 8000 20%, NaCl 2,5M), puis incubé 30 minutes à 37°C. Le tube est ensuite centrifugé 20 minutes à 14000rpm. Le surnageant est prélevé et 125µl d'éthanol 80% gelé sont déposés dans le tube. Après 1 minute d'attente, le tout est centrifugé 2 minutes à 14000rpm. Le surnageant est à nouveau retiré, l'éthanol 80% ajouté et le tube centrifugé. Après prélèvement de l'éthanol, le tube est laissé à sécher sur la paille ou incubé 10 minutes à 70°C. Le pellet sera élué dans 15µl d'eau ultra pure et stérile à température ambiante au moins 2 heures avant la réaction de séquence (il est d'ailleurs recommandé d'effectuer cette étape la veille, soit 12 heures avant).

- Estimation de la quantité d'ADN obtenue

Pour des fragments inférieurs à 900bp, ce qui est notre cas (401bp), la réaction de séquence du kit DYEnamic™ ET Dye Terminator Cycle exige entre 30 et 50 ng d'ADN purifié, au maximum 100ng. Cette fourchette de valeurs étant suffisamment large, il ne nous a pas été nécessaire de diluer les purifica avant la réaction de séquence.

- Réaction de séquence

Pour la réaction de séquence, les amorces sont initialement diluées entre 2 et 5 μM . Le volume réactionnel est de 10 μl et contient 4 μl de prémix et 6 μl d'un mélange composé de l'ADN purifié, de 0,25 μM d'une amorce et d'eau (volume q.s.p. pour 6 μl). L'ensemble est ensuite soumis au programme suivant: 25 cycles composés d'une étape de dénaturation de 20sec à 95°C, d'hybridation de 15sec à 50°C et d'une élongation d'1 minute à 60°C.

- Précipitation à l'éthanol

La plaque d'échantillon (96-well plate) est ensuite précipitée par l'addition de 2 μl d'acétate d'ammonium 7,5M et 60 μl d'éthanol 95% dans chacun des tubes. L'ensemble est centrifugé 30 minutes à 2500xg. Le surnageant est éliminé par centrifugation de la plaque à l'envers à faible vitesse (300xg pendant 1min).

- Séquençage automatique

Avant le séquençage, chaque échantillon est suspendu dans 10 μl d'une solution fournie par le fabricant du MegaBACE. La plaque est ensuite analysée par un séquenceur 96 capillaires de type MegaBACE 1000.

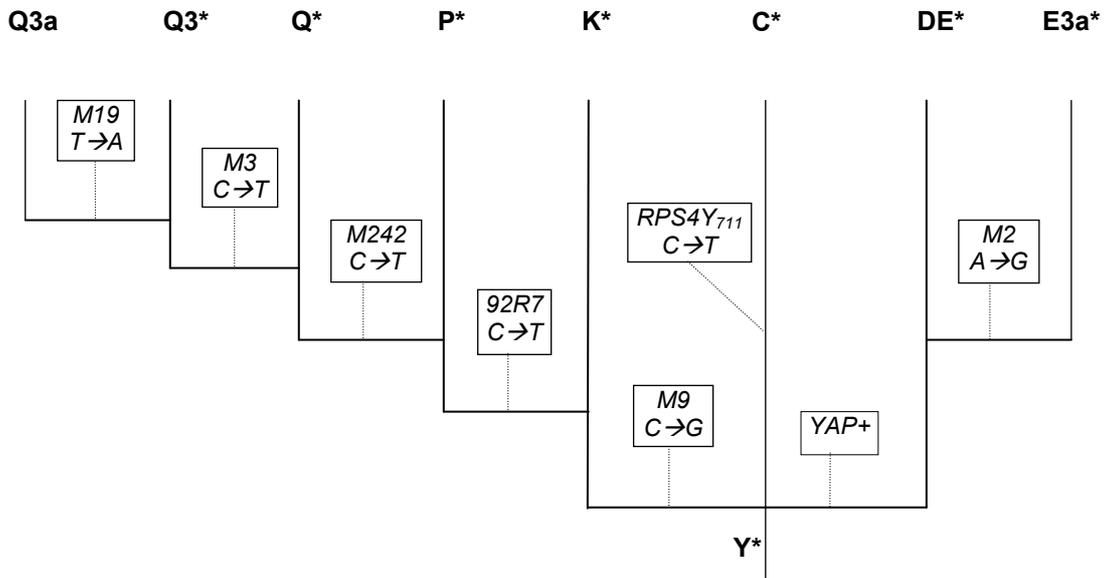
IV.1.5 Analyse du chromosome Y

Huit marqueurs bialléliques localisés dans la région non recombinante du chromosome Y ont été analysés (Tableau 9). Il s'agit de sept SNPs (M3 ou DYS199, M19, 92R7, RPS4Y₇₁₁, M9, M2 ou sY81 ou encore DYS271, et M242) ainsi que d'une insertion *Alu* (YAP ou DYS287). Les haplogroupes définis par les mutations Q3a, Q3* (xQ3a), Q*(xQ3), P* (xQ), K* (xP), C*, DE* (xE3a) et E3a* ont été désignés selon le dernier consortium du chromosome Y (Jobling and Tyler-Smith, 2003). Une dénomination comme Q* (xQ3) indique un typage partiel des marqueurs dans un haplogroupe. Dans cet exemple, il s'agit de tous les chromosomes désignés comme Q mais pas encore testés pour les marqueurs des lignées Q3. Un haplogroupe suivi d'un astérisque (Q* par exemple) désignera tous les chromosomes testés pour le marqueur dérivé mais qui ne possèdent pas l'allèle dérivé. La Figure 39 présente la relation évolutive entre les haplogroupes définis par les marqueurs analysés.

Tableau 9. Profils haplotypiques (en ligne) des haplogroupes du chromosome Y analysés. En colonne, les marqueurs qui les composent avec en gras, les allèles qui les définissent. D'après Underhill *et al.* (1996); Ruiz-Linarez *et al.* (1999); Seielstad *et al.* (2003); Underhill *et al.* (2000); compilé par Marrero (com. pers.).

Haplogroupes	UEPs							
	M3	M242	M9	92R7	YAP	M2	RPS4Y ₇₁₁	M19
Q3a	T	T	G	T	-	A	C	A
Q3* (xQ3a)	T	T	G	T	-	A	C	T
Q* (xQ3)	C	T	G	T	-	A	C	T
P* (xQ)	C	C	G	T	-	A	C	T
K* (xP)	C	C	G	C	-	A	C	T
C*	C	C	C	C	-	A	T	T
E3a*	C	C	C	C	+	G	C	T
DE* (xE3a)	C	C	C	C	+	A	C	T
Y*	C	C	C	C	-	A	C	T

Figure 39. Relation phylogénétique entre les haplogroupes identifiés et les variations alléliques qui les définissent (Jobling et Tyler-Smith, 2003). Y* est ici considéré comme l'haplogroupe le plus ancestral.



Etant donné que ces haplogroupes dérivent les uns des autres (imbrication ou *nesting*) et la spécificité géographique de certains, nous avons procédé à l'analyse du chromosome Y selon les recommandations d'Andrea Marrero détaillée ci-dessous.

- Les individus ont d'abord été examinés pour le marqueur **M3** (DYS199), dont l'allèle T est présent chez près de 78% des Amérindiens et définit le cluster Q3* (xQ3a) (Underhill *et al.*, 1996; Bortolini *et al.*, 2002). L'allèle C, initialement perçu comme marqueur des chromosomes Y non amérindiens (Underhill *et al.*, 1996), permet également de repérer les éventuels individus amérindiens détenteur du marqueur M242 (Bortolini *et al.* 2003).
- Ainsi, les individus qui possèdent l'allèle T pour le marqueur M3 ont ensuite été testés pour le locus **M19** qui permet de différencier au sein des Q3* les individus Q3a (Figure 39, Tableau 9). L'allèle M19-A, identifié par Ruiz-Linarez *et al.* (1999), est uniquement présent dans les chromosomes Y porteurs de l'allèle M3-T. L'haplogroupe qu'il définit (Q3a) est donc dérivé de Q3* (Figure 39). Les données actuelles semblent montrer qu'il n'est présent que dans la partie Ouest du continent sud américain (59% des Ticuna, Rio Japura, état brésilien des Amazonas et 10% des Wayuu (péninsule Guajira, Colombie, Ruiz-Linarez *et al.*, 1999; Bortolini *et al.*, 2002, 2003).
- D'autre part, les individus qui possèdent l'allèle C pour le marqueur M3 ont été analysés pour l'allèle **M242T**. Cet allèle est exclusif aux populations amérindiennes et mongoles

(Bortolini *et al.*, 2003) et à ce jour, définirait l'haplogroupe fondateur initial Q*. Il a été démontré que la transition C-T au locus M3 n'était apparue que dans les chromosomes M242-T (Seielstad *et al.*, 2003). Autrement dit, l'haplogroupe Q* représente la lignée ancestrale du prédominant Q3* (xQ3a). Il a également été montré que la mutation M242C→T serait apparue en Asie Centrale il y a 15.000 ans environ, et pourrait servir de marqueur adéquat à l'étude des mouvements des populations au sein du continent asiatique (Bortolini *et al.*, 2002; 2003).

Par conséquent, les loci M3, M19 et M242 permettent de sonder l'ensemble de la variabilité génétique masculine amérindienne du continent sud américain. La seconde lignée masculine observée en Amérique est abordable par l'étude du marqueur RPS4Y₇₁₁ (Bergen *et al.*, 1999), une variante inédite du locus RPS4Y uniquement polymorphique en Asie et en Amérique du Nord (Karafet *et al.*, 1999). Sa découverte en Amérique du Sud remettrait donc en cause la distribution en Amérique de l'haplogroupe qu'il définit : C*. Les échantillons dont le chromosome Y ne répond pas à une classification amérindienne ont donc été testés pour les marqueurs suivants:

- **92R7**: La mutation C→T de ce locus est apparue dans les chromosomes porteurs des allèles M3C et M9G permet de définir l'haplogroupe ancestral de Q* : P*. Sa distribution est majeure en Europe ce qui lui attribue le rôle de marqueur d'ascendance européenne (Underhill *et al.*, 2000; Bortolini *et al.*, 2002, 2003).
- **YAP** ou DYS287 : ce marqueur est un polymorphisme de type présence-absence de séquence *Alu* et définit l'haplogroupe DE* (xE3a). Les génomes possédant cet élément YAP (YAP+) sont fréquents dans les populations subsahariennes, les groupes du bassin méditerranéen et les Japonais. D'autres marqueurs bialléliques permettent de différencier les éléments YAP+ de ces différentes régions (Hammer et Horai, 1995), notamment le M2 (DYS271 ou sY81), dont l'association avec le YAP+ témoigne d'une origine africaine.
- **M2**, DYS271 ou sY81: la transition A-G du locus M2 est apparue en Afrique dans les chromosomes YAP+ après la dispersion de ces derniers (Underhill *et al.*, 2000; Bortolini *et al.*, 2002, 2003). Associé au YAP+, il est donc le marqueur par excellence de l'ascendance africaine d'un chromosome Y et définit l'haplogroupe E3a*.
- **M9**: l'allèle M9G qui définit l'haplogroupe K* (xP), n'est pas véritablement continent-spécifique puisqu'il est retrouvé mondialement (Underhill *et al.*, 2000). Par contre, associé à d'autres marqueurs, il permet de définir sept lignées et devient plus précis.

IV.1.5.a Amplification des polymorphismes bialléliques

Tous les fragments contenant les polymorphismes M3, M242, M9, 92R7, YAP, M2, M19 et RPS4Y₇₁₁ ont été amplifiés selon les conditions décrites dans Bortolini *et al.* (2003) et Marrero *et al.* (2005) (voir aussi Hurles *et al.*, 1999; Karafet *et al.*, 1999; Ruiz-Linares *et al.*, 1999 et Underhill *et al.*, 2000). Le Tableau 10 présente les amorces utilisées (Invitrogen™) et les états alléliques (ancestral/dérivé) pour chaque locus. Les réactions d'amplification ont eu lieu dans un thermocycleur Perkin-Elmer 2400 selon les conditions présentées dans le même tableau. Les produits amplifiés sont ensuite maintenus à 4°C.

IV.1.5.b Digestion enzymatique et lecture des génotypes

Les marqueurs M3, M19 et RPS4Y₇₁₁ sont les seuls des loci examinés à ne pas exiger de digestion enzymatique pour la détermination de leur génotype (Underhill *et al.*, 1996; Ruiz-Linares *et al.*, 1999; Bergen *et al.*, 1999). Leur analyse requiert l'utilisation de trois amorces dont deux sont identiques à un nucléotide près. C'est au niveau de ce nucléotide que se situe, sur l'ADN, le SNP à détecter. Le même échantillon est alors testé avec chacune des deux amorces "jumelles". Dans un cas, celle-ci se fixe et l'amplification se produit. Dans l'autre cas, l'amorce ne trouve pas correctement son correspondant sur l'ADN et l'amplification n'a pas lieu (Figure 7). Le résultat est alors déterminé directement après amplification, sur un gel d'agarose à 1,5%

Pour les marqueurs M242, 92R7, M2 et M9, après vérification sur gel d'agarose 1,5%, une partie (7µl) des produits d'amplification a été digérée une nuit à 37°C par l'enzyme appropriée puis lu sur gel d'agarose à 3% (Nusieve-Agarose, 1 :2). Les conditions de clivage sont précisées dans le Tableau 11.

Tableau 11. Conditions de digestion enzymatique pour la détermination des haplogroupes Q3a, P* (xQ), E3a* et K* (xP).

Locus	Enzyme	Quantité	Conditions d'incubation
M242	BSP1286	5U (+0,08µl de BSA)	37°C – "overnight"
92R7	<i>Hind</i> III	3U	
M2	<i>Nla</i> III	2,5U	
M9	<i>Hinf</i> I	5U	

Tableau 10. Séquences (5'→3') des amorces, variations nucléotidiques et programmes d'amplification des loci définissant les haplogroupes du chromosome Y. ^a amorces spécifiques des allèles C et T, T et A, C et T des loci M3, M19 et RPS4Y₇₁₁, respectivement.

Locus		Amplification					Solution réactionnelle
Amorces	Variation nucléotidique	Dénaturation	Hybridation	Elongation	Cycles		
M3	TAATCAGTCTCCTCCCAGCA GGTACCAGCTCTTCCTAATTG ^a GGTACCAGCTCTTCCTAATTA ^a	C/T	94°C – 1min	61°C – 1min	72°C – 1min	40	1X de buffer, 1,5mM d'ions Mg ²⁺ 0,05 mM de chaque dNTP, 0,2µM de chaque amorce et 1U de polymérase
M242	AACTCTTGATAAACCGTGCTG TCCAATCTCAATTCATGCCTC	C/T	94°C – 1min	51°C – 1min	72°C – 90s	40	
M9	TCAGGACCCTGAAATACAGAACT TTGAAGCTCGTGAAACAGATTAG	C/G	94°C – 1min	56°C – 1min	72°C – 1min	40	
92R7	GACCCGCTGTAGACCTGACT GCCTATCTACTTCAGTGATTTCT	C/T	94°C – 1min	62°C – 90s	72°C – 1min	40	
YAP	CAGGGGAAGATAAAGAAATA ACTGCTAAAGGGGATGGAT	A/G	94°C – 1min	52°C – 1min	72°C – 1min	40	
M2	ATGGGAGAAGAACGGAAGGA TGGAAAATACAGCTCCCCCT	A/G	94°C – 1min	58°C – 1min	72°C – 1min	40	
M19	TGAACCTACAAATGTGAACT TATTTTTGTGAAGACTGTTGTAA ^a TATTTTTGTGAAGACTGTTGTAT ^a	T/A	94°C – 1min	48°C – 1min	72°C – 1min	40	
RPS4Y ₇₁₁	CACAAGGGGGAAAAAACAC GGCAATAAACCTTGGATTTCT ^a GGCAATAAACCTTGGATTTCC ^a	C/T	94°C – 1min	56°C – 1min	72°C – 1min	40	

IV.1.6 Analyse des marqueurs autosomaux

Les échantillons Palikur, Kaliña et Emerillon ont été testés à Porto Alegre pour les polymorphismes APOA183, OCA2, Fy-null, RB2300, LPL et GC, à la recherche d'une éventuelle composante non amérindienne d'une partie du génome nucléaire (Parra *et al.*, 1998).

IV.1.6.a Amplification des polymorphismes de longueur

Pour les cinq premiers (APO183, OCA2, Fy-null, RB2300 et LPL), chaque échantillon a été amplifié par PCR dans une solution de 25µl contenant 1X de Buffer, 0,4µM (10pmol) de chaque primer, 200µM de chaque dNTP et 1U de Taq polymerase (Parra *et al.*, 1998; Zembruski *et al.*, 2004) La concentration finale de magnésium (ions Mg^{2+}) varie selon les marqueurs étudiés. Elle est de 1,5mM pour les loci APOA183 et LPL, 2,5mM pour les loci OCA2 et Fy-null, et 3mM pour RB2300. Pour ce dernier marqueur, le mix réactionnel contient en plus 2,5µl de DMSO (10%). Pour le marqueur GC, les échantillons ont été amplifiés dans 50µl de composition similaire avec 2mM d'ions Mg^{2+} . Les fragments ont été amplifiés dans un thermocycleur PTC-150 Minicycler (MJ Research™) avec les oligonucléotides et les programmes résumés dans le Tableau 12.

Pour le marqueur LPL, les conditions d'amplification sont légèrement différentes de celle d'une PCR classique. Après une dénaturation initiale à 95°C pendant 5 minutes, le premier cycle commence par une dénaturation à la même température pendant 1 minute, puis une hybridation des amorces à 60°C pendant 1 minute et termine par une élongation à 72°C pendant 1 minute. Le second cycle est identique à la seule différence que la température d'hybridation des amorces diminue de 0,5°C ($T_{ann} = 59,5°C$). Le troisième reproduit le même schéma ($T_{ann} = 59°C$), et ainsi de suite jusqu'à atteindre la température d'hybridation T_{ann} de 55°C, à partir de laquelle s'ensuivent 20 cycles d'amplification avec cette température. Enfin, l'élongation finale de la PCR est de 5 minutes à 72°C. Les produits sont ensuite conservés à 4°C.

Tableau 12. Séquences 5' → 3' des amorces et programmes d'amplification des loci autosomaux étudiés. ^a Wang *et al.*, 1996; ^b Tournamille *et al.*, 1995; ^c Bookstein *et al.*, 1990; ^d Lee *et al.*, 1995 ; ^e Parra *et al.*, 1998.

Locus		Amplification				
	RFLP recherché	Amorces	Dénaturation	Hybridation	Elongation	Cycles
APOA183 ^a	+MspI	AGGGACAGAGCTGATCCTTGA ACTCTTAAG TTAGGGGACACCTAGCCCTCAGGAAGAGCA	94°C – 30sec	55°C – 30sec	72°C – 1min	35
Fy-null ^b	+StyI	AGGCTTGTGCAGGCAGTG GGCATAGGGATAAGGGACT	94°C – 1min	56°C – 1min	72°C – 1min	35
RB2300 ^c	+BamHI	CAGGACAGCGGCCCGGAG CTGCAGACGCTCCGCCGT	94°C – 1min	63°C – 1min	72°C – 1min	35
OCA2 ^d	+HaeIII	CTTTCGTGTGTGCTAACTCC ACCTCTAGCATGGTTCTTG GGC	94°C – 1min	60°C – 1min	72°C – 1min	35
GC ^e	+StyI et +HaeIII	AGATCTGAAATGGCTATTATTTTGC GGAGGTGAGTTTATGGAACAG	94°C – 1min	55°C – 1min	72°C – 1min	40
LPL ^e	+PvuII	AGGCTTCACTCATCCGTGCCTCC TTATGCTGCTTTAGACTCTTGTC	voir texte			

72°C – 5min

IV.1.6.b Digestion enzymatique et visualisation des fragments

Une partie du produit de purification (8µl) est mélangé à du xylène cyanol (loci Fy-null et RB300) ou bleu bromophénol (APOA183, GC et OCA2) pour être déposé sur un gel d'agarose (1 ou 1,5%). Les fragments amplifiés avec succès ont ensuite été digérés à 37°C toute une nuit (overnight) avec l'endonucléase appropriée présentée dans le Tableau 13. Pour les marqueurs GC-S, GC-F, OCA2 et RB2300, les produits de digestion sont mélangés à du xylène cyanol (GC-S, GC-F et RB2300) ou du bleu de bromophénol (OCA2, LPL) puis les résultats sont visualisés dans un gel d'agarose à 2%. Les produits de digestion des loci APOA183 et Fy-null sont lus dans un gel d'acrylamide de respectivement 8 et 10% (gel à 10%: 50ml d'acrylamide 10%, 50µl de TEMED [Invitrogen] et 500µl de AP 10%).

Tableau 13. Conditions de digestion enzymatique pour la mise en évidence des loci autosomaux analysés.

Locus	Enzyme		ADN (µl)
Fy-null	<i>StyI</i>	3U	8
OCA2	<i>HaeIII</i>	5U	10,3
RB2300	<i>BamH1</i>	3U	10
APOA183	<i>MspI</i>	10U	10
GC-S	<i>HaeIII</i>	1U	10
GC-F	<i>StyI</i>	5U	8
LPL	<i>PvuII</i>	10U	5

IV.1.7 Critères de validation des résultats

IV.1.7.a Les précautions de manipulation requises

Les extractions d'ADN et les PCR ont été effectuées selon certaines précautions afin de réduire les risques de contamination par de l'ADN exogène (manipulateurs, ADN amplifié, aérosols, etc.). Les étapes d'extraction, de PCR et les manipulations dites post-PCR (impliquant de l'ADN amplifié), ont été réalisées dans des lieux physiquement séparés, en utilisant un équipement ainsi qu'un matériel spécifique à chacun d'entre eux. Les manipulateurs portent blouses et gants, et utilisent des pointes à filtres pour éviter la contamination des pipettes par les aérosols d'ADN. Avant usage, tout le matériel, blouses comprises, a été exposé aux ultraviolets et les plans de travail nettoyés à l'alcool. L'étape d'introduction de l'ADN dans les microtubes à PCR s'est déroulée sous une hotte à flux laminaire, elle-même irradiée aux ultraviolets (UV), ou, dans le cas du laboratoire de Porto Alegre, dans une pièce séparée, avec un matériel stérile exclusivement réservé à cet usage. L'eau utilisée est dite "milliQ", c'est-à-dire déionisée, déminéralisée, stérile et de plus fréquemment exposée aux UV. Il a également été utilisé de l'eau achetée en pharmacie, préparée pour les usages exigeant une stérilité absolue. Chaque extraction et chaque PCR comprenaient un témoin négatif. Pour les extractions, ce témoin consistait en une simulation d'extraction à partir d'eau milliQ. Pour les PCR, il s'agissait d'un individu fictif composé d'1 µl d'eau milliQ en lieu et place de l'ADN. Les extractions des individus masculins Palikur, Kaliña, Emerillon, Wayampi et Matsiguenga ont été réalisées par Evelyne Guitard afin d'éviter toute contamination de la part du personnel masculin du laboratoire. Enfin, tout le "personnel navigant" du laboratoire, des manipulateurs aux professeurs en passant la technicienne de surface ont été typés pour la première région de contrôle de l'ADN mitochondrial afin de détecter l'origine d'une éventuelle contamination et de s'assurer de la validité des profils HVI obtenus.

IV.1.7.b R  t  ration des manipulations et croisement avec les g  n  alogies

La d  termination des haplogroupes mitochondriaux a   t   consid  r  e comme fiable apr  s avoir recouru    plusieurs contr  les. Tout d'abord, l'analyse successive de quatre loci RFLPs permet de d  montrer qu'un individu n'appartient pas aux trois lign  es mitochondriales autres que celle d  termin  e. Ensuite, les enqu  tes g  n  alogiques ont permis de recouper les r  sultats obtenus pour plusieurs individus d'une m  me lign  e maternelle (jusqu'   30 individus disponibles par lign  es). La d  termination des haplogroupes est enfin confirm  e par s  quen  age du segment HVI de la r  gion de contr  le.

Le m  me proc  d   a   t   employ   pour la d  termination des haplogroupes du chromosome Y, exception faite bien entendu d'une confirmation par s  quen  age, puisque cette technique ne s'applique    l'  tude du chromosome Y dans notre cas. Aussi, pour s'assurer d'une   ventuelle inversion ou contamination lors du d  p  t des produits de PCR dans le gel d'agarose, chaque manipulation des polymorphismes du chromosome Y a   t   r  p  t  e et les r  sultats de deux exp  rimentations compar  s.

IV.1.7.c Les mutations fant  mes et la m  thode du Network (Bandelt et al., 2002)

Bien que permettant l'acc  s    la mol  cule m  me d'ADN et    ses variations, le s  quen  age automatique peut produire de faux polymorphismes, appel  s mutations fant  mes, donnant naissance    des *hotspots* virtuels qui cr  ent des faux haplotypes. Principalement, ces faux haplotypes r  duisent la fr  quence des autres et faussent les datations ainsi que les interpr  tations des processus   volutifs (Bandelt *et al.*, 2002).

Ces mutations fant  mes sont principalement dues    des probl  mes biochimiques lors du s  quen  age. Toutefois, une mauvaise analyse par le manipulateur peut provoquer les m  mes ph  nom  nes et les exemples dans la litt  rature sont nombreux (Bandelt *et al.*, 2001 en   num  rent 18 cas). Nous-m  mes (Andrea Marrero et moi) avons d  tect   un cas d'inversion de lignes entre 2 haplotypes dans le tableau de r  sultats de Schmitt *et al.* (2004) et d'une possible erreur de frappe (ou confusion entre les lettres C et G) dans une transition not  e 16188 C→C dans Moraga *et al.* (2005).

Pour nous assurer de l'authenticit   des profils observ  s, nous avons donc s  quenc   les 2 brins (5' et 3') d'au moins deux individus d'une m  me lign  e mitochondriale. Les chromatogrammes ont   t   examin  s dans leur int  gralit  . Les profils obtenus pour chaque brin et pour chaque sujet ont   t   compar  s. Nous avons pr  t   attention    2 brins d'une m  me

séquence, obtenus lors de PCR ou de séquençages différés. Si le motif de l'haplogroupe n'est pas pleinement représenté, nous avons vérifié ses positions nucléotidiques caractéristiques dans la séquence. Au besoin, l'échantillon a été séquençé de nouveau, en double brin. Nous avons également procédé à une lecture indépendante des chromatogrammes pour la confirmation des profils (Andrea Marrero, UFRGS) et la détermination des haplogroupes (Claudio Bravi, IMBICE, Universidad de La Plata). Nous avons vérifié les sites mutés et gardé à l'esprit les taux relatifs de mutation des sites : 90% des transitions interviennent dans seulement 27% des sites de HV1, une mutation artificielle a donc 7,5 fois plus de chance d'apparaître dans le reste de HV1 (Bandelt *et al.*, 2002). Nous avons été méfiants quant aux mutations rares qui par exemple, n'apparaissent qu'une seule fois dans l'échantillon total, de même pour les *indels*, rares dans les bases de données.

Enfin, nous avons procédé à la méthode du *Network* (Bandelt *et al.*, 2002) qui permet de repérer les mutations suspectes par la mise en évidence de conflits de caractères (réticulations représentées par des prismes ou des cubes dans les arbres *Network*). Pour cela, nous appliquons, par l'intermédiaire d'un logiciel, un filtre qui va éliminer la plupart des mutations (transitions) connues et référencées. Ensuite, un arbre est construit à partir des profils filtrés, alors représentés que par des mutations qualifiées de "suspectes", comme des transitions rares mais surtout des transversions et des indels (programme NETWORK 4.1.1.2). Quand la comparaison est parfaitement compatible, le *Network* prend la forme d'un arbre étoilé avec des relations linéaires entre les haplotypes. Dans le cas contraire (présence de mutations fantômes), celui-ci construit des figures de réticulation, c'est-à-dire des figures multi-facettes (prismes ou cubes), dont chacune des arêtes est un chemin possible entre deux haplotypes. En résumé, le *Network* est une représentation des données filtrées et une vue détaillée de la structure des incompatibilités de caractères. Il nous permet de nous pencher précisément sur les figures de réticulation et de vérifier l'existence des mutations qui les composent.

IV.2 ANALYSES STATISTIQUES

IV.2.1 Paramètres statistiques estimés à partir des fréquences alléliques

L'ensemble des fréquences alléliques a été déterminé par comptage et vérifié par le programme GENEPOP v.3.3 (Raymond et Rousset, 1995) pour le marqueur OCA2. Pour ce dernier, l'équilibre d'Hardy-Weinberg et la différenciation génique ont été testés par la méthode de Fisher à l'aide du même programme.

Les éléments statistiques de Nei (H_{nb} , G_{ST} et distance génétique D_A ; Nei, 1973, 1986, 1987) ont été calculées avec le program DISPAN (Ota, 1993). Selon Nei (1987), ces statistiques peuvent s'appliquer à tout organisme, qu'il soit haploïde, diploïde ou polyploïde, et quel que soit son système de reproduction (libre choix, asexué, etc.). L'hétérozygotie non-biasée H_{nb} permet d'estimer la variabilité génétique à l'intérieur de chaque population et correspond à l'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse d'équilibre de Hardy-Weinberg corrigée pour le biais d'échantillonnage. Sa valeur s'obtient par la formule $\frac{N}{N-1} \times H_{exp}$ avec

$H_{exp} = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$. Un bon moyen de résumer la structure d'un groupe de populations est de

calculer la proportion F_{ST} de variance génique qu'elles partagent (Wright, 1969). Nei (1973, 1977) propose toutefois une redéfinition du F_{ST} de Wright (1969) en déterminant un $G_{ST} = 1 - \frac{H_s}{H_t}$, où H_s est l'hétérozygotie attendue d'un individu dans une sous-population équivalente en panmixie et H_t est l'hétérozygotie d'un individu dans une population totale en panmixie. Le G_{ST} est d'ailleurs fréquemment utilisé comme estimateur de F_{ST} (Bortolini *et al.*, 1998; Fagundes *et al.*, 2002; Dornelles *et al.*, 2004). Enfin, les relations génétiques entre les populations ont été calculées avec la distance modifiée D_A de Cavalli-Sforza (Nei *et al.*, 1983), car elle a un pouvoir discriminatif supérieur aux autres quand des groupes relativement proches sont comparés (Nei et Roychoudhury, 1993; Nei et Takezaki, 1996).

Les relations génétiques définies à partir des fréquences alléliques ont été représentées par arbres de *neighbor-joining* (NJ) (Saitou et Nei, 1987) grâce aux programmes PHYLIP (Felsenstein, 2002) et TREEVIEW (Page, 1996), en utilisant la matrice de distances D_A comme fichier d'entrée. La fiabilité des arbres (*bootstrap*) a été testée en procédant à 2000 répliques de l'analyse comparative (Hedges, 1992).

IV.2.2 Paramètres statistiques estimés à partir des profils HVI

L'appréciation des variations des séquences HVI a été réalisée manuellement avec les programmes de lecture SEQUENCING ANALYSIS (ABI PRISM® v.3.7) et CHROMAS © (v2.3) avant d'être alignées avec le logiciel BIOEDIT (Hall, 1999). Les haplogroupes ont été désignés en fonction des critères publiés (Torrioni *et al.*, 1992; Bandelt *et al.*, 2003; <http://www.stats.gla.ac.uk/~vincent/founder2000/tableA.html>).

La procédure du *Network* expliqué précédemment a été appliquée sans filtre afin de construire un arbre de *median joining* à partir des profils complets. Cet arbre met alors en évidence l'ensemble des mutations détectées et leur répartition entre les populations. Pour cela, nous avons tenu compte des différences de poids évolutifs des mutations d'après Hasegawa *et al.* (1993).

Les diversités haplotypiques (D) et nucléotidiques (π), ainsi que le nombre moyen de substitutions entre chaque paire de profils HVI (Pw) ont été calculées avec le programme ARLEQUIN v.2.000 (Schneider *et al.*, 2000). Les distances moléculaires entre les populations ont été représentées à travers une matrice du paramètre de variabilité inter-populationnelle F_{ST} , obtenue par la méthode *pairwise difference* (nombre de nucléotides différents entre chaque paire d'haplotypes HVI) avec un paramètre α de la distribution gamma des taux de mutation estimé à 0,26 comme déjà évalué pour les séquences HVI humaines (Meyer *et al.*, 1999). Deux mille permutations ont été réalisées pour tester la significativité des distances F_{ST} au seuil de 0,05.

IV.2.3 Estimations des paramètres démographiques

La façon dont les populations s'établissent dans une région puis évoluent est perceptible dans la variation de leurs gènes. Notamment, les épisodes d'expansion et de déclin démographiques peuvent dessiner des caractéristiques visibles dans la distribution du nombre de nucléotides différents entre chaque paire d'haplotypes (Rogers et Harpending, 1992). Si les haplotypes HVI sont comparés deux à deux, il est alors possible de représenter graphiquement cette répartition du nombre de différences (*mismatch distribution*). Une courbe unimodale avec une pente raide sera interprétée comme une rapide expansion démographique; plus lente si la pente est plus atténuée. Inversement, une répartition bimodale ou irrégulière des différences nucléotidiques peut être expliquée comme une contribution génétique multiple, mais aussi comme une perturbation de l'évolution démographique par un goulot

d'étranglement notamment (Rogers et Harpending, 1992). Parallèlement, l'indice F_S de Fu (Fu, 1997) est également sensible à la croissance des populations. Il est basé sur la probabilité d'avoir un nombre d'allèle égal ou supérieur à celui observé dans un échantillon tiré d'une population démographiquement stable. Une valeur négative fortement significative du paramètre F_S est alors interprétée comme une preuve d'expansion démographique et inversement, une valeur nulle ou positive correspond à une population stationnaire. Les *mismatch distribution* et les indices F_S ont été calculés avec le package ARLEQUIN 2000 (Schneider *et al.*, 2000) selon la distance des *pairwise differences* et testés sur 1000 simulations.

IV.2.4 Analyse comparative

Dans l'intention de placer nos résultats dans le complexe amazonien, nous avons procédé à deux types d'analyse comparative. La première est une confrontation des indices de diversité obtenus avec l'ensemble des données des populations amérindiennes pour lesquelles les fréquences des haplogroupes et les séquences HVI étaient disponibles. Cette analyse devrait rendre compte de l'éventuel caractère exceptionnel de la Guyane en termes de diversité génétique. Le groupe comparatif utilisé est constitué de 26 populations totalisant 986 individus testés pour HVI et 1150 par RFLP (Easton *et al.*, 1996; Schmitt *et al.*, 2004; Bert *et al.*, 2004; Moraga *et al.*, 2000; Ginther *et al.*, 1993; Ward *et al.*, 1996; Lewis *et al.*, 2004; Dornelles *et al.*, 2004; Rickards *et al.*, 1999; Lalueza-Fox *et al.*, 2003; Torroni *et al.*, 1993; Fuselli *et al.*, 2003; Vona *et al.*, 2005; Marrero *et al.*, com. pers.). Pour ces populations, les indices H_{nb} , D (diversité haplotypique), P_w (nombre moyen de *pairwise differences*), π (diversité nucléotidique), F_S et sa p-value ont été calculés ou vérifiés avec le programme ARLEQUIN v2000 (Schneider *et al.*, 2000).

La deuxième analyse comparative réalisée va tenter de placer les populations de Guyane française dans un contexte géographique plus général, en fonction de la distribution des haplogroupes mitochondriaux détectés chez 40 des précédentes populations, localisées de la moitié Nord de l'Amérique du Sud analysées pour le même système.

IV.2.5 Tests de corrélation

Pour tester l'effet de la taille de nos populations sur les taux de diversité génétique, nous avons calculé le coefficient de corrélation r_s de Spearman en suivant le raisonnement suivant. Etant donné que les recensements démographiques les plus récents ont été réalisés à la même époque que les prélèvements de nos échantillons sériques, les taux de diversité ont été comparés aux effectifs totaux des populations analysées. Dans un deuxième temps, en considérant que chaque groupe indien actuel est issu de celui qui a outrepassé la baisse démographique commune aux populations amérindiennes, les indices de diversité ont été comparés aux effectifs des populations à la sortie du goulot d'étranglement d'après les estimations disponibles pour l'aire guyanaise (Grenand et Grenand, 1979; Salzano *et al.*, 1988).

Le test non paramétrique (coefficient r_s de Spearman) a été préféré à la corrélation de Pearson en raison de la répartition bipolaire des variables, qui montre en effet l'éloignement d'une d'entre elles vis-à-vis d'un nuage de points circulaire constitué des autres. La corrélation linéaire de Pearson est donc biaisée (augmentée) quand la population isolée est prise en compte. Pour contrecarrer l'effet de la distance entre les points, nous avons considéré les variables en fonction de l'ordre d'agencement de leurs valeurs, et non par leurs valeurs mêmes. Pour cela, les effectifs et les indices de diversité ont donc été classés séparément par ordre croissant, de 1 à 5 (car 5 populations étudiées dans l'aire guyanaise). Si les variables sont corrélées positivement, les rangs faibles de la première série (effectifs faibles des populations) seront associés à ceux des autres séries (indices faibles de diversité), et de même pour les rangs élevés de chaque série (effectifs importants avec indices de diversité élevés). Le calcul du coefficient r_s est basé sur les différences entre chaque rang des séries :

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n^3 - n},$$

avec n = nombre de paires de rang et d = différence entre les valeurs de chaque paire de rangs.

IV.2.6 Simulation informatique de l'exogamie de clan

Pour tester l'effet de l'exogamie de clan telle qu'elle est pratiquée chez les Palikur sur la variation de fréquences des quatre haplogroupes mitochondriaux, nous avons procédé à 50 simulations de mariages dans une population modèle sous programmation informatique (simulation réalisée par le Pr. Telmon). Pour reproduire le comportement matrimonial et démographique Palikur au plus proche de la réalité, nous avons construit sept sous-populations (les clans) totalisant 2100 personnes. Chacune est constituée d'un sex-ratio équilibré (0,5) et d'une part égale de chaque haplogroupe mitochondrial (25%). Les conditions d'unions suivantes ont enfin été appliquées: un individu ne peut pas se marier avec un membre de la même sous-population et une moyenne de deux enfants par génération a été utilisée pour stabiliser le plus possible l'état démographique de notre population modèle.

IV.3 ANALYSE DES MARQUEURS MOLECULAIRES DES POPULATIONS INDIENNES DE GUYANE FRANÇAISE : RESULTATS

IV.3.1 Les marqueurs autosomaux

L'étude des marqueurs autosomaux APOA183, OCA2, Fy-null, RB2300, LPL et GC n'a malheureusement pas pu être menée à bien en raison de l'échec de l'amplification de la plupart des fragments analysés. Les variables intervenant dans le déroulement de la PCR (volumes, concentrations, durée et température des cycles, nature des réactifs, type de thermocycleur et addition de BSA et de DMSO pour éliminer les inhibiteurs) ont été testées avec les conseils de Carlos André da Veiga Lima Rosa mais ces essais se sont révélés infructueux. Dans l'espoir d'obtenir un matériel génétique de départ plus concentré, une amplification génomique a été réalisée sur quelques échantillons à l'aide du kit GenomiPhi™ DNA Amplification kit (Amerstam Biosciences, UK), avec l'aimable collaboration de Jaquelina Battilana et du Centre de Biologie Génomique et Moléculaire de la PUCRS (directeur Dr. Sandro Bonatto, Porto Alegre, RS, Brésil). Les conditions sont les suivantes: 0,5µl d'ADN et 4,5µl de Sample Buffer sont chauffés à 95°C pendant 3 minutes avant d'être conservés dans de la glace. L'amplification se déroule dans 4,5µl de Reaction Buffer et 0,5µl d'enzyme selon un programme préétabli (30°C pendant 20 heures, puis 65°C pendant 10 minutes; conservation: 4°C). Le dépôt sur gel d'agarose (1,5%) de 2µl du produit d'amplification génomique a montré que le procédé avait fonctionné. Cependant, les PCR sur ces produits n'ont pas été concluantes.

Toutefois, l'amplification du fragment contenant le marqueur OCA2 a fonctionné pour trois populations (Palikur, Emerillon et Kaliña). Nous présentons là, en premier lieu de cette partie, les résultats préliminaires d'une étude qui mériterait d'être poursuivie en utilisant notamment le kit d'extraction QIAmp MiniKit (Qiagen) qui s'est révélé prometteur en ce qui concerne l'étude des Apalaí.

IV.3.1.a Test de l'équilibre de Hardy-Weinberg

Le Tableau 14 présente les phénotypes observés et la p-value du test de probabilité de l'équilibre de Hardy-Weinberg pour le marqueur OCA2 chez les Palikur, les Emerillon et les Kaliña. Avec des probabilités relativement élevées ($p > 0,43$), aucune population ne dévie de l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Tableau 14. Phénotypes observés (obs.) et attendus (att.) chez trois populations indiennes de Guyane française analysée pour OCA2 et test de probabilité de l'équilibre de Hardy-Weinberg.

OCA2	Palikur		Emerillon		Kaliña	
	Obs.	Att.	Obs.	Att.	Obs.	Att.
1/1	3	2,5	4	5,3	9	7,7
2/1	14	14,9	21	18,5	11	13,7
2/2	21	20,5	14	15,3	7	5,7
<i>p-value</i>	0,691		0,497		0,438	

IV.3.1.b Fréquences alléliques et différenciation génique

Le Tableau 15 présente les fréquences alléliques, l'hétérozygotie non biaisée et les valeurs du test de différenciation génique pour les mêmes populations. L'allèle OCA2*2 prédomine chez les Palikur et les Emerillon testés, alors que les deux variants du système OCA2 sont à proportion quasiment égale chez les Kaliña ($H_{nb} = 0.5$). Le test de différenciation montre que pour ce système génétique, les Kaliña sont au seuil de la différence significative avec les Emerillon ($p = 0,07$) alors qu'ils se distinguent nettement des Palikur ($p < 0,01$).

Tableau 15. Fréquences alléliques, taux d'hétérozygotie non biaisée et p-values du test de différenciation génique (méthode de Fisher) pour trois populations analysées pour OCA2. Les écarts standards sont présentés dans la partie supérieure de la matrice.

	Palikur	Emerillon	Kaliña
OCA2*1	0,263	0,372	0,537
OCA2*2	0,737	0,628	0,463
<i>H_{nb}</i>	0.393	0.473	0.507
Palikur	-	0,00535	0,00040
Emerillon	0,16480	-	0,00315
Kaliña	0,00170	0,07383	-

IV.3.2 Les marqueurs à transmission uniparentale

IV.3.2.a Distribution des lignées fondatrices paternelles

Plus de 75% des individus testés (Apalaí : 75%; Matsiguenga : 82,3%; Kaliña : 95,5%; Palikur, Emerillon et Wayampi : 100%) ont permis l'analyse des huit marqueurs bialléliques qui définissent autant d'haplogroupes du chromosome Y. Basée sur la présence d'allèles spécifiques, l'étude de ces marqueurs a montré la présence de 5 lignées paternelles dans les populations examinées (Tableau 16). Les chromosomes amérindiens Q3* prédominent dans notre échantillon (80 à 100%). Le chromosome Q*, ancestral à Q3*, n'a été observé que chez les Palikur et chez les Matsiguenga (environ 3 et 10% respectivement). Enfin, trois lignées paternelles non amérindiennes (K*, E3a* et Y*) ont été observées chez les Palikur, les Kaliña et les Matsiguenga.

Tableau 16. Fréquences (%) des haplogroupes du chromosome Y chez quatre populations de Guyane française, une population du Nord du Brésil (Apalaí) et une population arawak du Pérou (Matsiguenga).

Populations	Q3a	Q3*	Q*	P*	K*	C*	E3a*	DE*	Y*
Palikur (N = 35)		91,4	2,9		5,7				
Emerillon (N = 9)		100							
Kaliña (N = 21)		81			4,8		9,4		4,8
Wayampi (N = 38)		100							
Apalaí (N = 48)		100							
Matsiguenga (N = 28)		80,7	9,7		3,2		3,2		3,2

IV.3.2.b Distribution des lignées fondatrices maternelles

L'amplification des polymorphismes de longueur déterminant la variabilité génétique amérindienne portée par l'ADN mitochondrial a été concluante pour plus de 78% des individus testés (Matsiguenga : 78,7%; Apalaí : 80,9%; Wayampi : 83,1%; Palikur, Kaliña et Emerillon: 100%). Le Tableau 17 présente la distribution des haplogroupes fondateurs pour les quatre populations de Guyane analysées, les Apalaí du Nord de l'Etat d'Amapá et le groupe arawak péruvien Matsiguenga.

Plus de 99% des individus testés (302 sur 304) ont pu être classés parmi une des lignées fondatrices amérindiennes et quatre individus Kaliña représentant 2 lignées maternelles indépendantes (6,9%) ne possèdent aucun des allèles des quatre haplogroupes amérindiens. La présence de ces lignées désignées comme "autre" suggère une intrusion par métissage, ce que l'analyse de la région hypervariable 1 (HV1) pourrait venir clarifier.

Les quatre lignées mitochondriales ont uniquement été décrites chez les Apalaí et les Kaliña. L'haplogroupe C est la lignée la moins représentée dans notre échantillon puisqu'il est absent des populations Palikur, Emerillon, Wayampi et Matsiguenga. Mais surtout, l'analyse révèle l'absence de deux lignées fondatrices chez les Palikur et les Emerillon, qui ne sont représentés que par les génomes mitochondriaux B et D et A et B.

Le Tableau 17 montre enfin une inégale répartition des haplogroupes entre les six populations examinées. L'haplogroupe B notamment, présente des fréquences de présence extrêmement variables dans notre échantillon puisqu'il est très faiblement représenté chez les Apalaí (~2%) alors qu'il prédomine chez les Emerillon (70%) et surtout chez le groupe andin Matsiguenga (~88%).

Tableau 17. Fréquences (en %) des haplogroupes mitochondriaux détectés par RFLP chez quatre populations de Guyane française, les Apalaí et les Matsiguenga.

Populations	A	B	C	D	autre
Palikur (N = 48)		56,2		43,8	
Emerillon (N = 30)	30,0	70,0			
Kaliña (N = 29)	6,9	41,4	37,9	6,9	6,9
Wayampi (N = 54)	48,1	20,4		31,5	
Apalaí (N = 103)	38,9	1,9	29,1	30,1	
Matsiguenga (N = 40)	10,3	87,2		2,5	

IV.3.2.c Variations de séquence de la région HVI et distribution des haplotypes

Seulement trois des sujets testés par RFLP n'ont pu délivrer de séquence HVI exploitable; les profils obtenus sont donc pleinement représentatifs de notre échantillon de départ, avec 301 séquences. Le Tableau 18 présente les profils haplotypiques observés et leur répartition parmi les six populations analysées. L'alignement multiple par rapport à la séquence de référence (Anderson *et al.*, 1981) a révélé 51 sites nucléotidiques variables qui définissent 57 haplotypes, numérotés de 1 à 57. L'essentiel des sites mutent en transition polymorphiques (48 sur 51) et impliquent plus de pyrimidines (cytosine et thymine) que de purines (adénine et guanine); les substitutions C→T étant les plus fréquentes. Les positions nucléotidiques (np) 16111, 16182 et 16183 sont les seules à présenter des transversions (C→A en 16111 et A→C en 16182 et en 16183). Précisons enfin que le polymorphisme de longueur situé entre les np16183 et 16194 n'a pas été pris en compte étant donné les difficultés que cette extension de cytosine provoque sur la polymérase lors du séquençage et donc sur l'appréciation de la longueur de cette région. Facilement identifiables dans cette région riche en cytosines, seules les positions 16182, 16183 et 16189 ont été retenues.

Parmi les positions polymorphiques observées, la présence des sites diagnostiques de chacun des haplogroupes a permis d'attribuer chaque haplotype à l'une des quatre lignées fondatrices, venant confirmer les résultats précédemment obtenus par RFLP pour les mêmes individus (Tableau17).

En effet, 13 haplotypes présentent les transitions C→T 16290, G→A 16319 et T→C 16362 qui définissent l'haplogroupe A, plus précisément A4. Parmi ces 13 haplotypes, 9 possèdent en plus la transition C→T 16111 caractéristique du sous-haplogroupe A2 (Bandelt *et al.*, 2003). Un quatorzième profil (n°14) représenté par une seule transition (C→T 16223) et ne possédant aucune des mutations de l'haplogroupe A, a été attribué à cet haplogroupe en raison de la présence du site de restriction +663HaeIII chez l'individu testé. Avec 22 haplotypes (n°15 à 36), l'haplogroupe B est le plus représenté dans notre ensemble de populations. Parmi les profils obtenus, 20 possèdent en plus de la substitution T→C 16189, responsable de l'extension poly-C np16183-16194, la T→C 16217 caractéristique de la lignée amérindienne B4 (Bandelt *et al.*, 2003). L'haplogroupe C est représenté par 8 profils dont un seul (n°37) ne possède pas la T→C 16298, pourtant à l'origine de cette lignée (Figure 1 de Kivisild *et al.*, 2002; Bandelt *et al.*, 2003). Douze haplotypes (n°45 à 56) possèdent la C→T 16325 spécifique du sous-haplogroupe D1. Enfin, l'haplotype n°57, observé chez les Kaliña et

précédemment attribué comme non amérindien par RFLP (Tableau 17), a été attribué au sous-haplogroupe africain L2d2 en raison de son profil spécifique 111A-145-184-189-223-239-278-355.

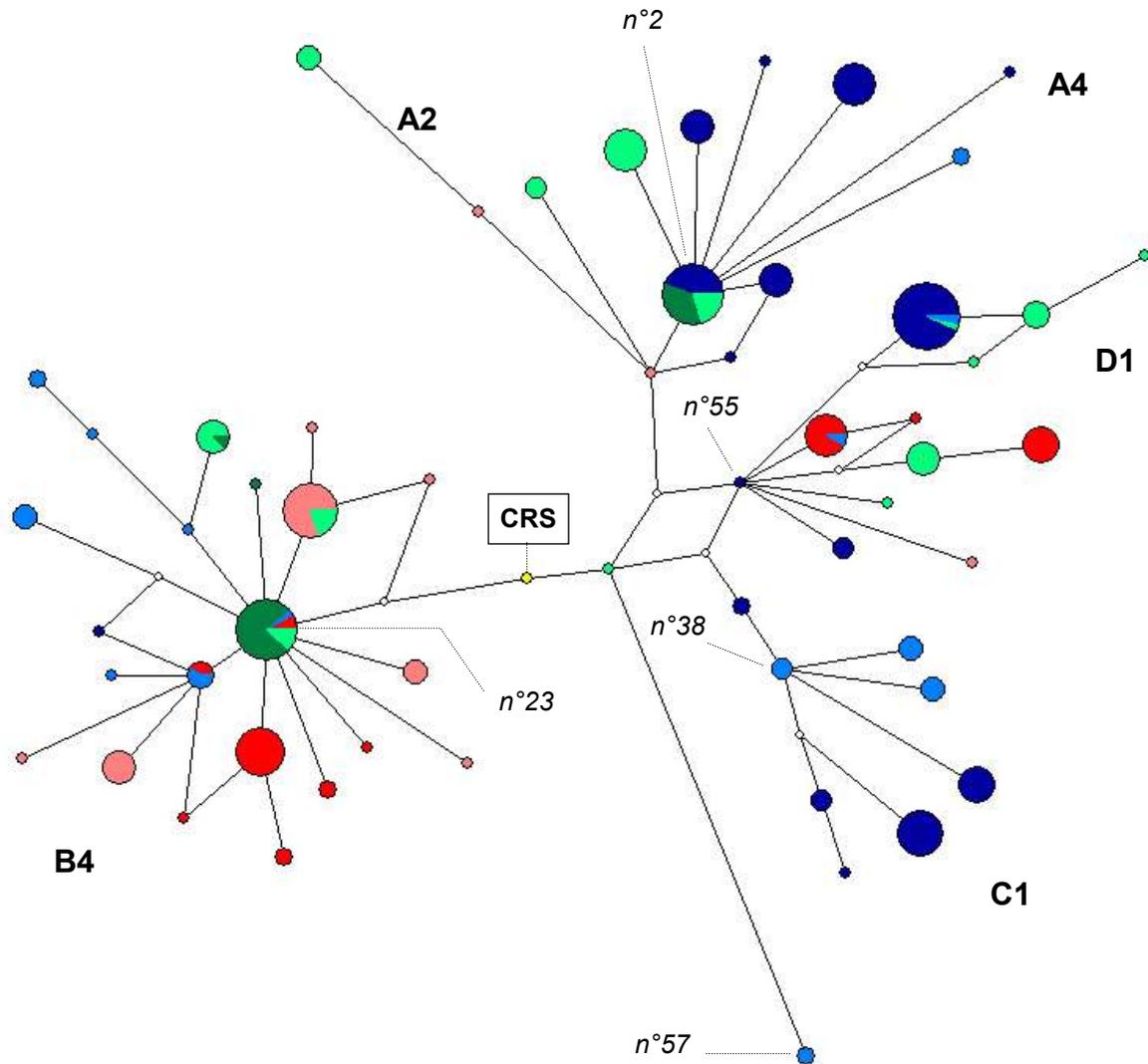
La partie droite du Tableau 18 présente la répartition des 57 profils haplotypiques HV1 parmi les 6 populations examinées. Nous remarquons surtout que seulement 7 d'entre eux ont été observés dans plus d'une population alors que les 50 autres n'ont été décrits que dans une seule et même population. Ainsi, l'haplotype n°2 a été observé chez les Emerillon, les Wayampi et les Apalaí, les n°16 et 45 chez les Palikur et les Kaliña, le n°28 chez les Emerillon et les Wayampi seulement, le n°32 a été décrit chez les Wayampi et les Matsiguenga et le n°51, très présent chez les Apalaí (26,5%), est également retrouvé chez les Wayampi et les Kaliña. Enfin, le profil n°22 est le plus réparti des profils détectés puisqu'il est observé chez les Palikur, les Kaliña, les Emerillon et les Matsiguenga.

La Figure 40 est une analyse phylogénétique des profils haplotypiques HV1 qui composent notre échantillon de populations. Celle-ci montre clairement une distribution des 302 séquences selon 4 clusters, venant confirmer la classification établie par la méthode RFLP. Les 57 profils s'organisent de manière bipolaire autour de la séquence de référence, avec dans la partie gauche de l'arbre les profils appartenant à l'haplogroupe B et B4, et dans la partie droite les profils HV1 des haplogroupes A2 et A4 (partie supérieure), D1 (partie médiane) et C1 (partie inférieure). Nous remarquons que dans chaque cluster les profils sont rattachés à un haplotype-noyau, représenté par l'haplotype n°23 (183 189 217) pour la lignée B4, l'haplotype n°2 (111 223 290 et 319) pour l'haplogroupe A4, et l'haplotype n°55 (223 325 362) pour la lignée D1 et l'haplotype n°38 (223 298 325 327) pour l'haplogroupe C1. Enfin, cette figure met en évidence la distinction de l'haplotype n°57, détecté chez les sujets Kaliña désignés comme "autre" par RFLP. Cet haplotype se rattache au reste de l'arbre par un schéma évolutif qui impliquerait pas moins de sept mutations (np16111, 16145, 16184, 16189, 16239, 16278 et 16355).

32	N	.	.	A	C	C	C	B4			4	16
33	N	.	.	A	.	T	.	.	C	C	C	B4			1	
34	N	.	.	A	C	C	C	B4			1		
35	N	N	N	C	C	.	.	.	C	T	B	1				
36	C	C	.	.	.	C	T	T	B	2				
37	T	C1			2		
38	T	C	.	.	CT	C1	3				
39	T	.	G	C	.	CT	.	.	.	C1	4				
40	.	.	C	T	C	.	CT	.	.	.	C1	4				
41	G	T	.	.	.	T	.	.	.	C	.	CT	.	.	.	C1			15		
42	G	C	T	C	C	.	CT	.	.	.	C1			1		
43	G	C	T	C	.	CT	.	.	.	C1			3		
44	T	.	.	.	T	.	.	.	C	.	CT	.	.	C	C1			9		
45	C	T	D1	11	1			
46	G	C	T	D1	1				
47	G	T	.	T	D1			8		
48	G	C	T	.	T	D1	9				
49	N	.	.	T	.	T	.	.	C	T	D1			1		
50	.	.	.	T	.	T	.	.	C	T	.	.	.	T	D1	1		1	27	
51	.	.	.	T	.	T	.	.	C	T	.	.	.	T	D1			5		
52	N	.	.	T	G	T	.	.	C	T	.	.	.	T	D1			1		
53	T	T	.	G	T	D1			1		
54	T	.	G	T	D1				1	
55	T	D1			1		
56	T	C	C	D1			3		
57	.	A	.	A	.	.	.	T	C	.	T	T	T	L2d2	2				

Tableau 18 (suite).

Figure 40. Network montrant les relations entre les 301 profils HV1 observés dans les 6 populations présentement analysées. Les populations sont représentées par les couleurs. Rouge: Palikur; rose: Matsiguenga; bleu foncé: Apalaí ; bleu clair: Kaliña; vert foncé: Emerillon; vert clair: Wayampi. Les familles linguistiques sont symbolisées par les teintes de ces couleurs. Rouge et rose, Arawak; verts: Tupí-guaraní; bleus: Karib.



IV.3.3 Indices de diversité génétique

Le Tableau 19 résume les informations présentées dans les tableaux 16, 17 et 18 en nous exposant pour les six populations analysées les taux d'hétérozygotie estimées à partir des fréquences des haplogroupes du chromosome Y et de l'ADN mitochondrial, ainsi que différentes statistiques relatives aux fragments HV1 décrits. Les groupes Emerillon, Wayampi et Apalaí possèdent une diversité nulle pour le chromosome Y car monomorphiques pour le marqueur amérindien Q3* (Tableau 16). Aussi, les Matsiguenga présentent un indice de diversité maximale pour cette structure génétique, naturellement lié à la détection de 5 lignées paternelles différentes. En ce qui concerne l'ADN mitochondrial, ces mêmes Matsiguenga arborent des indices de diversité génétique faibles, pour les fréquences des haplogroupes ($H_{nb} = 0,234$), le nombre moyen de différences nucléotidiques entre chaque paire de séquences HV1 ($P_w = 2,6$) et les nombres de mutations observées ($\pi = 0,008$). De telles valeurs sont directement en rapport avec la présence dominante d'une seule des lignées mitochondriale ($B > 87\%$). Pour les populations de l'aire guyanaise et toujours pour l'ADN mitochondrial, les plus diversifiés sont les Kaliña, les Wayampi et les Apalaí quel que soit l'indice de variabilité. Viennent ensuite les Palikur puis les Emerillon, qui se distinguent par un nombre réduit d'haplotypes (4) et de sites polymorphiques (11), et donc par les indices de diversité estimés à partir de ceux-ci. De manière intéressante, nous remarquons qu'à nombre égal d'haplogroupes (2, Tableau 17), les Emerillon se distinguent notamment des Palikur par une plus faible variabilité.

Tableau 19. Paramètres de diversité des 6 populations étudiées. H_{nb} : taux d'hétérozygotie non biaisée; n : nombre d'haplotypes; k : nombre de sites polymorphiques; P_w : nombre moyen de nucléotides différents entre paires d'haplotypes (*Mean number of pairwise differences*); h : diversité haplotypique; π : diversité nucléotidique.

	Chr. Y	ADNmt					
	Q3*-Y*	A-D	HV1				
	H_{nb}	H_{nb}	n	k	$P_w \pm SD$	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$
Palikur	0,165	0,503	10	13	$4,9 \pm 2,5$	$0,808 \pm 0,034$	$0,015 \pm 0,008$
Emerillon	0	0,434	4	11	$3,3 \pm 1,7$	$0,524 \pm 0,074$	$0,010 \pm 0,006$
Kaliña	0,347	0,695	14	28	$7,4 \pm 3,6$	$0,938 \pm 0,021$	$0,023 \pm 0,012$
Wayampi	0	0,640	13	21	$6,6 \pm 3,2$	$0,887 \pm 0,021$	$0,020 \pm 0,011$
Apalaí	0	0,681	16	31	$6,1 \pm 2,9$	$0,872 \pm 0,017$	$0,019 \pm 0,010$
Matsiguenga	0,350	0,234	11	17	$2,6 \pm 1,4$	$0,777 \pm 0,054$	$0,008 \pm 0,005$

IV.3.4 Fréquences des haplogroupes, profils haplotypiques HV1 et relations génétiques

La détermination des lignées fondatrices paternelles et maternelles nous a permis d'envisager une comparaison des six populations analysées en fonction des fréquences des haplogroupes détectés. Le Tableau 20 et la Figure 41 présente respectivement les distances génétiques calculées entre chaque paire de populations et les arbres NJ dessinés à partir de celles-ci.

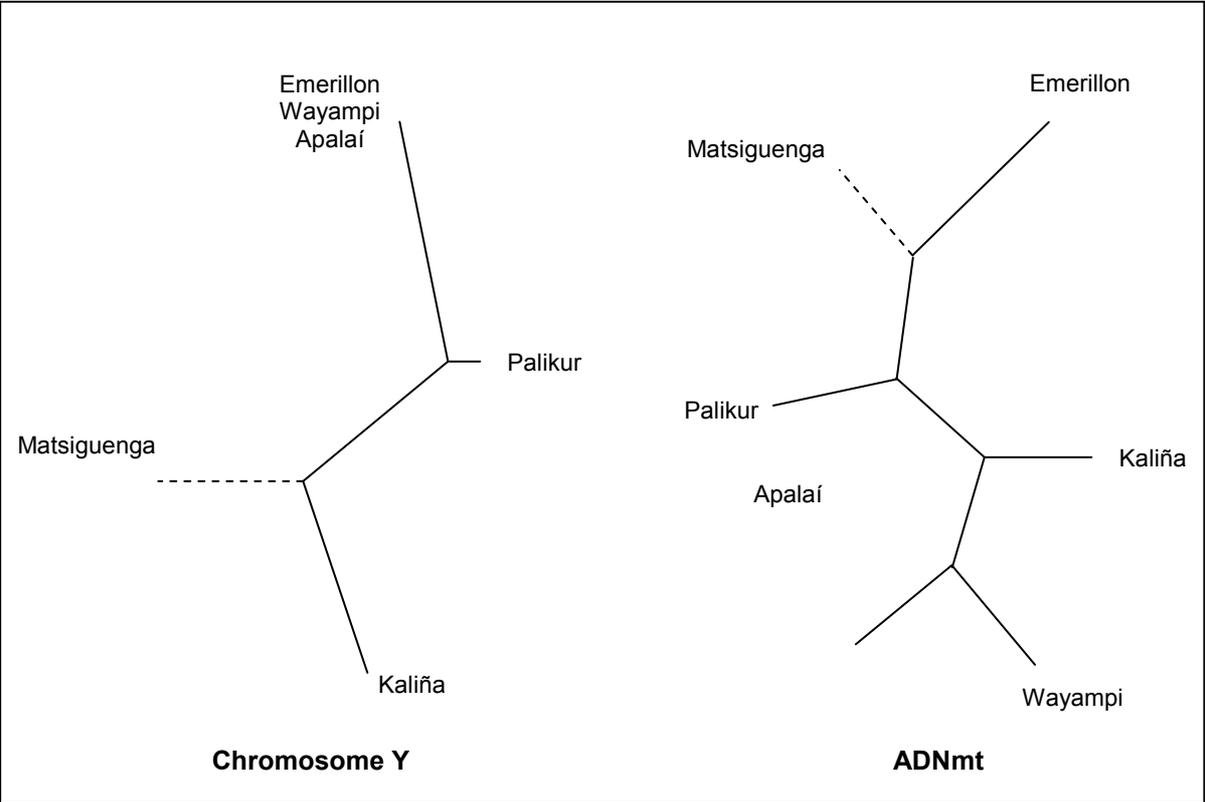
Pour l'aire géographique comprenant la Guyane française et le nord de l'Etat de l'Amapá, représentée ici par les quatre populations guyanaises et les Apalaí, les relations observées pour le chromosome Y montre une séparation entre les Apalaí, les Emerillon et les Wayampi, monomorphiques pour Q3*, et les Palikur et les Kaliña, chez lesquels ont été détectées des lignées supplémentaires. Lorsque les Matsiguenga sont ajoutés à l'analyse comparative (branche en pointillés), l'analyse leur attribue une affinité génétique avec les Kaliña, induite par la présence d'haplogroupes supplémentaires à Q3* et des valeurs similaires de leurs fréquences respectives, notamment pour K* et Y* (Tableau 16).

La même analyse réalisée à partir des fréquences des haplogroupes de l'ADN mitochondrial adopte une forme étoilée. Cette représentation démontre le peu d'affinité que partagent ces populations en ce qui concerne la répartition des lignées fondatrices mitochondriales. Lorsque les Matsiguenga sont ajoutés à l'analyse, ils tendent à se rapprocher des Emerillon, certainement en raison de la prédominance de l'haplogroupe B dans ces deux populations (respectivement 70% et 87,2%).

Tableau 20. Matrice des distances génétiques calculées à partir des fréquences des lignées maternelles (partie inférieure de la matrice) et paternelle (partie supérieure) observées dans les 6 populations examinées (distance corrigée D_A de Cavalli-Sforza (Nei *et al.*, 1983).

		Chromosome Y					
		Palikur	Emerillon	Kaliña	Wayampi	Apalaí	Matsiguenga
ADNmt	Palikur	-	0,0440	0,0873	0,0440	0,0440	0,0460
	Emerillon	0,3728	-	0,1000	0,0000	0,0000	0,1022
	Kaliña	0,3438	0,3178	-	0,1000	0,1000	0,0585
	Wayampi	0,2900	0,2422	0,3798	-	0,0000	0,1022
	Apalaí	0,5336	0,5435	0,2715	0,1978	-	0,1022
	Matsiguenga	0,1932	0,0429	0,2725	0,2652	0,5829	-

Figure 41. Arbres de *Neighbor Joining* des relations génétiques entre les cinq populations de l'aire guyanaise (traits pleins) et les Matsiguenga (pointillés), examinés pour les haplogroupes du chromosome Y et mitochondriaux.

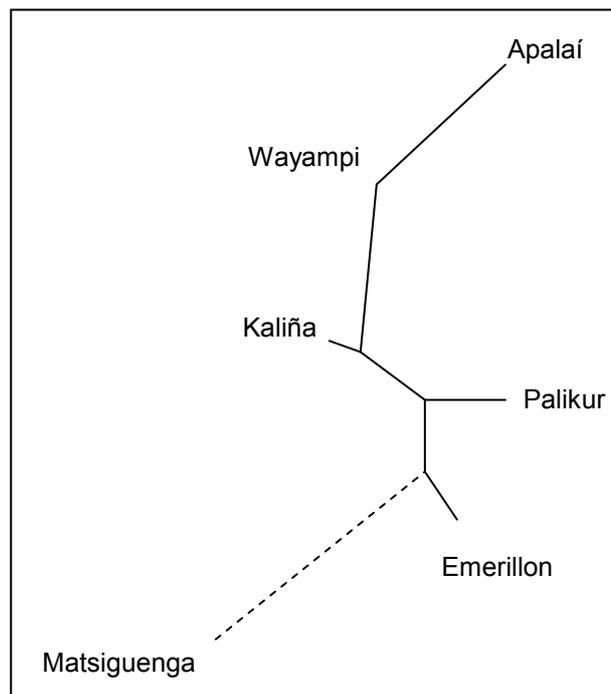


Le Tableau 21 présente les distances génétiques calculées à partir des différences entre les profils HV1 pris deux à deux. L'arbre obtenu (Figure 42) est similaire à celui dessiné par la répartition des haplogroupes mitochondriaux (Figure 41). De nouveau, nous observons une affinité entre les Wayampi et les Apalaí ainsi qu'une charnière centrale formée des populations Kaliña et Palikur. Encore, les Matsiguenga se lient aux Emerillon quand ils sont pris en compte dans l'analyse comparative.

Tableau 21. Matrice des distances F_{ST} calculée à partir des profils HV1 obtenus (méthode des *Pairwise Differences*) et test de significativité des distances F_{ST} . En grisé, les F_{ST} pour lesquelles le test est significatif ($p < 0,05$) sur 2000 permutations (Hedges, 1992).

	Palikur	Emerillon	Kaliña	Wayampi	Apalaí	Matsiguenga
Palikur	-					
Emerillon	0.15093	-				
Kaliña	0.13067	0.14884	-			
Wayampi	0.19627	0.18213	0.14844	-		
Apalaí	0.30272	0.33544	0.19396	0.10435	-	
Matsiguenga	0.24644	0.19154	0.28072	0.38027	0.49821	-

Figure 42. Arbre de *Neighbor Joining* basées sur les différences entre chaque paire d'haplotypes HVI observé dans les populations analysées dans ce travail.



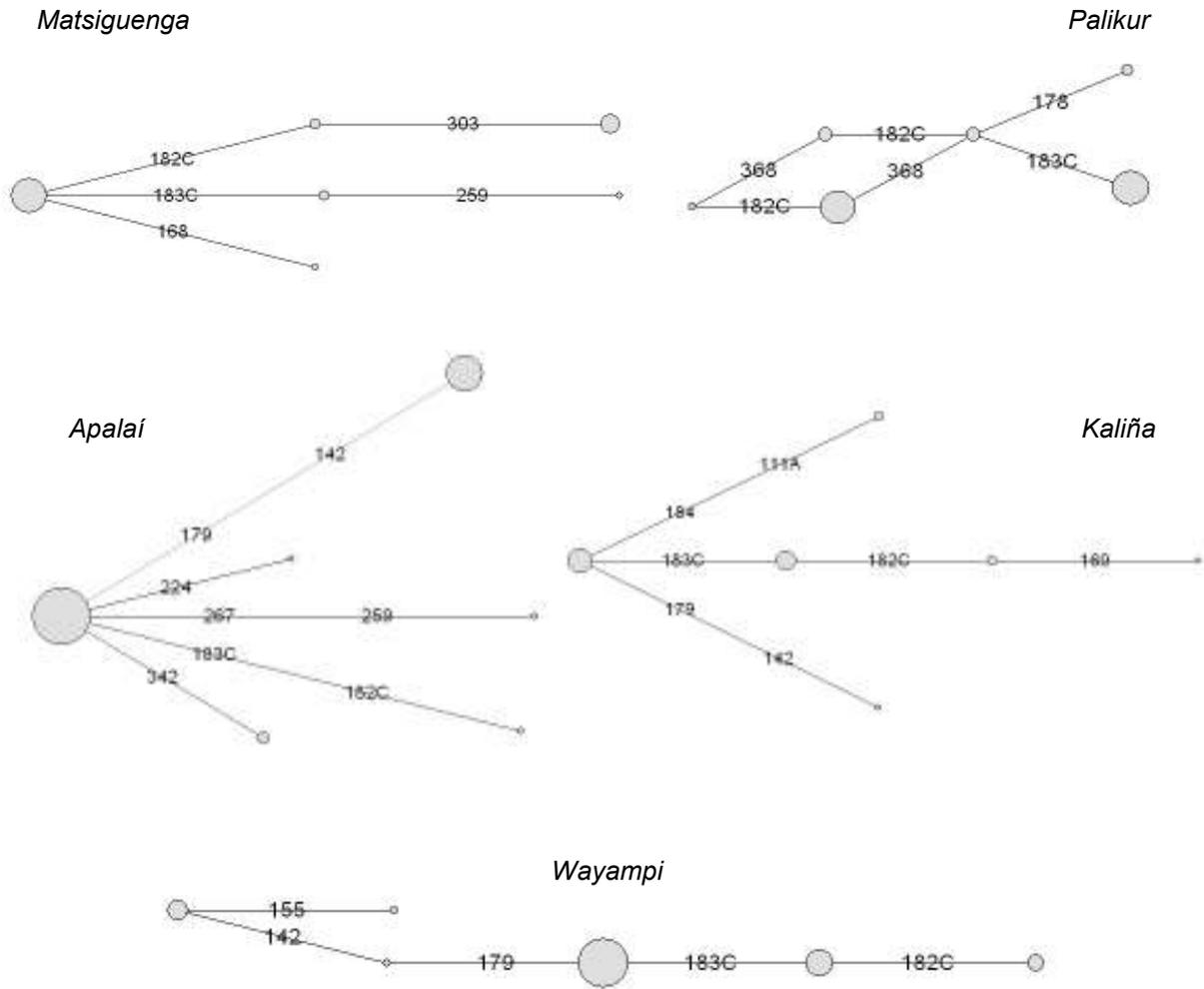
IV.4 LE PEUPLEMENT AMERINDIEN DE GUYANE FRANÇAISE : ELEMENTS DE DISCUSSION

IV.4.1 Méthode du *median-joining network* et validation des profils HVI

Les networks construits à partir des mutations non filtrées par la procédure de Bandelt *et al.* (2002) sont présentés en Figure 43. Précisons que les profils observés chez les Emerillon n'ont pu être représentés car après l'application du filtre, il ne restait qu'une seule substitution (A→C np 16183). Comme le programme NETWORK 4.1.1.2 a besoin de plus de trois mutations non filtrées pour construire des arbres (et donc des réticulations s'il y en a), nous avons donc certifié la validité des profils HV1 Emerillon.

Parmi les profils observés dans les cinq autres populations, une seule réticulation a été détectée. Elle est constituée d'une transversion A→C en 16182 et d'une transition T→C en 16368 présentes dans un haplotype Palikur. Toutefois, ces deux substitutions sont clairement visibles sur l'électrophorégramme de l'haplotype concerné (n°15) et de plus, elles ont déjà été décrites dans des populations amérindiennes (Bortolini *et al.* 1998, Bert *et al.*, 2004, Dejean *et al.* 2005; Torres *et al.* 2006). La réticulation représentée en Figure 43 reflète donc un phénomène réel plutôt qu'un artefact de séquençage.

Figure 43. *Median Joining networks* réduits des profils HVI observés dans chacune des populations étudiées. Les valeurs sur les branches sont les positions nucléotidiques en 16000 des substitutions non filtrées.



IV.4.2 Métissage et passé historique

Pour les populations amérindiennes, l'étude des traceurs biologiques du chromosome Y et de l'ADN mitochondrial ne raconte pas souvent la même histoire (Batista dos Santos *et al.*, 1999; Alves-Silva *et al.*, 2000; Carvajal-Carmona *et al.*, 2000; Seielstad, 2000; Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 2002; Sans *et al.*, 2002; Callegari-Jacques *et al.*, 2003) et cela s'avère pour les six populations que nous venons d'analyser. Le Tableau 22 résume les fréquences des haplogroupes continent-spécifiques mitochondriaux et du chromosome Y pour chacune d'entre elles. Alors qu'une seule possède une fraction non amérindienne de son pool génique mitochondrial (Kaliña), trois présente la trace d'un métissage quand elles sont examinées pour le chromosome Y (Palikur, Kaliña et Matsiguenga). Cette disparité démontre à nouveau l'orientation de la mixité chez les populations amérindiennes, qui quand elle intervient, implique plus fréquemment des hommes non indiens (Carvajal-Carmona *et al.*, 2000; Callegari-Jacques *et al.*, 2003).

Tableau 22. Contribution parentale chez cinq populations de l'aire guyanaise et les Matsiguenga du Pérou. ^a obtention directe des valeurs d'après la distribution des haplogroupes mitochondriaux continent-spécifiques (A+B+C+D = amérindien; L2d2 = africain). ^b Les lignées paternelles non indiennes DE* et Y* n'étant pas précisément africaines, nous les avons classées comme non amérindiennes.

		Contribution parentale (%)		
		Amérindienne	Africaine	Non amérindienne
Palikur	ADNmt ^a	100		
	Y ^b	94,3		5,7
Emerillon	ADNmt ^a	100		
	Y ^b	100		
Kaliña	ADNmt ^a	93,1	6,9	
	Y ^b	81	9,4	9,6
Wayampi	ADNmt ^a	100		
	Y ^b	100		
Apalai	ADNmt ^a	100		
	Y ^b	100		
Matsiguenga	ADNmt ^a	100		
	Y ^b	90,4	3,2	6,4

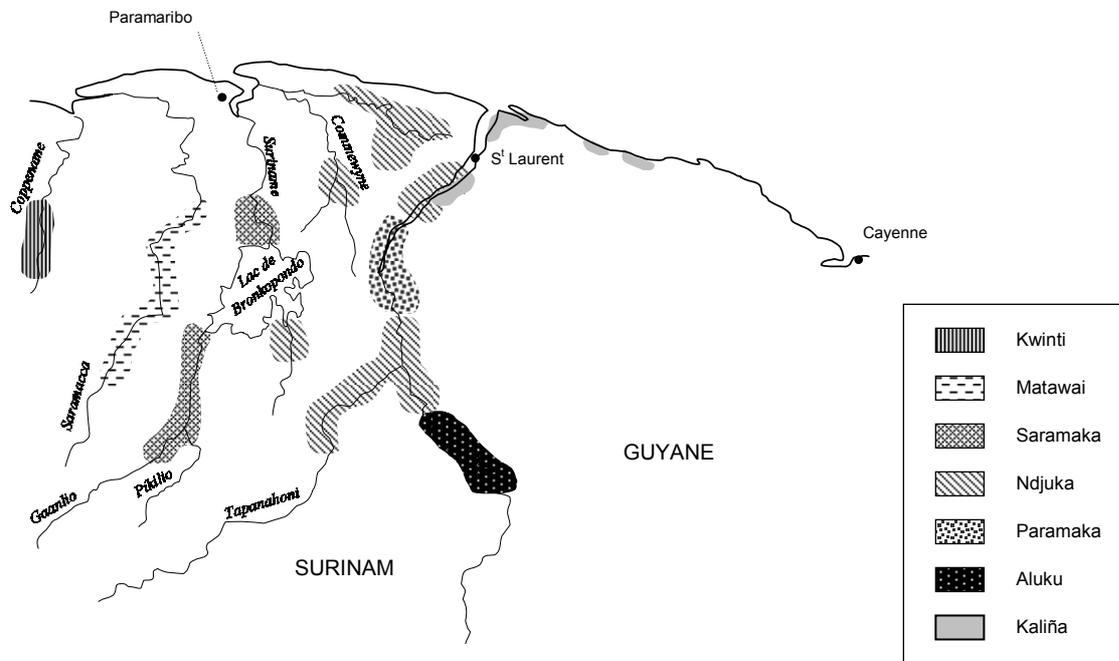
Parmi les trois individus Palikur décrits comme non amérindien pour le chromosome Y, la confrontation avec les généalogies montrent un représentant d'une lignée Puruti de trois générations et celui d'une lignée Karipuna de deux générations. D'après Grenand et Grenand (1987), les Palikur d'Amapá tendent à déconsidérer leurs voisins Pururi et Karipuna car métissés avec des Brésiliens, eux-mêmes en majorité métis (Marrero *et al.*, 2005). Quant au troisième individu Palikur décrit comme non Indien, il s'agit d'un individu d'un véritable clan Palikur (en l'occurrence Kawakuyene), mais les données nous ont permis de remonter que d'une seule génération. Dans ce cas, il est alors envisageable que le métissage se soit produit antérieurement. Par ailleurs, il devient intéressant de noter ici, la complémentarité entre la biologie et la généalogie.

Parmi les populations présentant une contribution continentale multiple, seuls les Kaliña montre un apport extra amérindien à la fois pour le chromosome Y et pour l'ADN mitochondrial. Notamment, la présence de E3a* et surtout de l'haplogroupe mitochondrial L2d2 (111A-145-184-189-223-239-278-355) indique une origine sub-saharienne d'une partie du pool génique Kaliña (Salas *et al.*, 2002; Carvajal-Carmona *et al.*, 2003). Par ailleurs, les Kaliña se sont avérés posséder le plus de composantes biologiques non indiennes par rapport à 20 groupes indiens du bassin amazonien analysés pour les marqueurs génétiques du sang (Larrouy *et al.*, 1964a; Black *et al.*, 1988; Callegari-Jacques *et al.*, 1994; Santos *et al.*, 1998; Battilina *et al.*, 2002). Larrouy *et al.* (1964a) et Daveau *et al.* (1975) ont alors avancé que cette particularité vis-à-vis de la plupart des groupes amazoniens était le résultat biologique d'une proximité géographique avec des groupes d'origine africaine, les "Noirs Marrons", également établis sur l'embouchure du Maroni (Figure 44).

Au milieu du 18^{ème} siècle, la colonie hollandaise avait atteint une grande prospérité, grâce à l'exploitation de plusieurs milliers d'esclaves. A la suite de révoltes, des groupes de rebelles se forment dans l'arrière pays et mènent une guérilla contre les plantations du littoral. Les Marrons étaient nés. Dérivés de l'espagnol "*cimarrón*" (sauvage), ils sont la première nation d'esclaves noirs libres d'Amérique. Sous la pression rebelle, la couronne hollandaise est contrainte en 1760 de reconnaître l'indépendance des tribus naissantes, Njuka (Djuka), Saramaka, Paramaka, Matawai, Kwinti et Aluku. De tous les Noirs du continent américain, les Marrons sont les seuls à avoir su élaborer face au pouvoir colonial une structure sociale sophistiquée, bâtie de toutes pièces à partir d'éléments de structures tribales empruntés, de manière intéressante, au Congo et au Bénin (Bois *et al.*, 1993). L'origine ouest-africaine des Marrons reçoit par ailleurs le soutien de précédentes études génétiques. Les études des différentes souches du rétrovirus HTLV-I montrent en effet que le sous-type A, fréquent chez

les Noirs Marrons, est étroitement similaire à la souche décrite en Afrique de l'Ouest (Van Dooren *et al.*, 1998; Tortevoeye *et al.*, 2000; Kazanji et Gessain, 2003). Enfin, le récent travail prédoctoral de Razafindrazaka (2006) a montré chez les Marrons la présence de tous les haplotypes Gm constituant le pool génique de groupes d'Afrique de l'Ouest pris pour référence (Mendenka [Sénégal]; Baoulé [Côte d'Ivoire]; Yoruba et Ibo [Nigeria]; Beti et Bateke [Congo]).

Figure 44. Carte du littoral surinamien et guyanais montrant la proximité entre les populations Marrons et les Indiens Kaliña. Reproduit d'après Price et Price, 2004; <http://www.cartographie.ird.fr/cartes.html>.



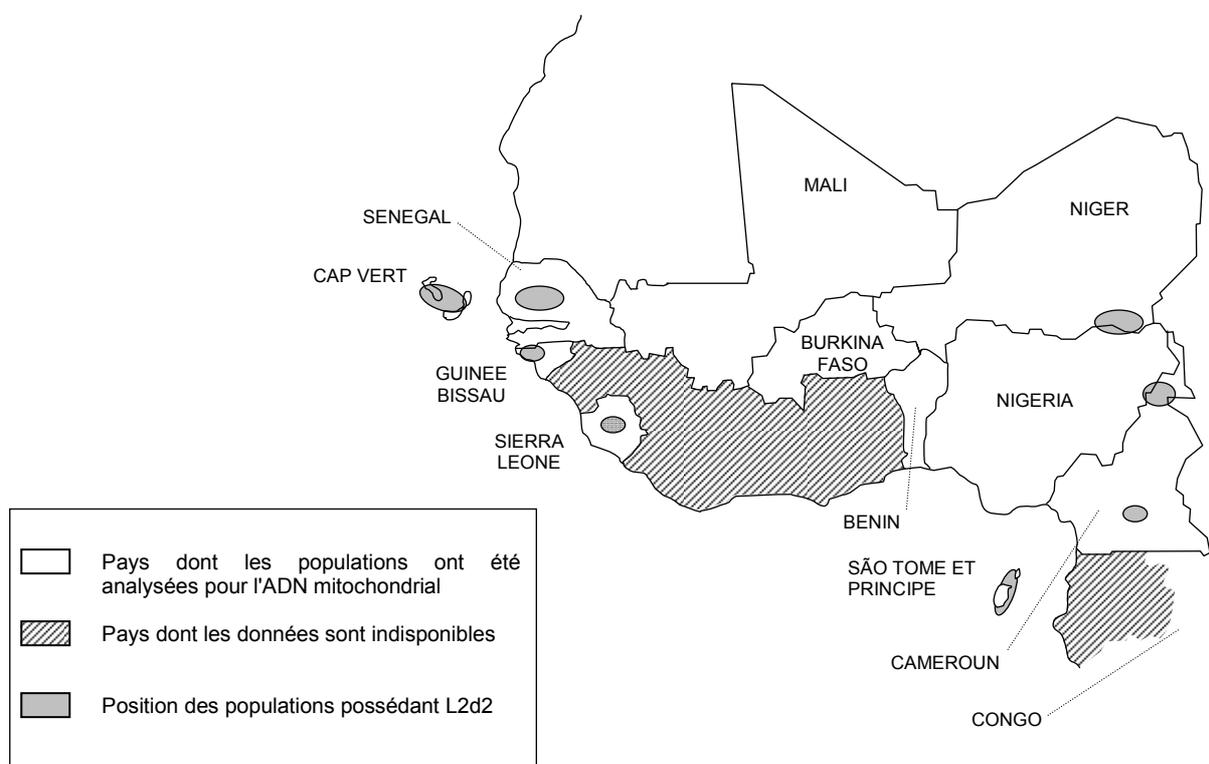
En partant de l'hypothèse que l'haplogroupe L2d2 ait été introduit par ces mêmes groupes, que l'histoire place comme les descendants des esclaves rebelles des plantations surinamiennes, alors colonie hollandaise, nous avons comparé le profil observé chez les Kaliña avec l'ensemble des séquences disponibles pour les populations des pays qui constituent le Golfe de Guinée, région de départ de la traite des Noirs (Tableau 23; Figure 45). La révision des 1951 profils de 48 populations sub-sahariennes réunies pour cette analyse comparative a montré la présence de l'haplogroupe L2d2 chez ces populations. De plus, L2d2 recèle d'une particularité puisque seulement 1,08% des individus (21) ont été testés positivement pour cet haplogroupe. Salas *et al.* (2002) montrent par ailleurs que L2d2 est spécifique à l'Afrique de l'Ouest. De plus, la recherche de la même lignée parmi les données disponibles pour 2575 Afro-américains (Tableau 23) révèle que seulement 1,01% des individus analysés sont L2d2, mais tous recensés dans la base médico-légale du FBI (mtDNA Population Database, 2002; Salas *et al.*, 2004, 2005a). Enfin, il existe dans l'Etat d'Amapá une population dont l'histoire la rattache au Surinam et de la Guyane française. La communauté afro-brésilienne Curiau a en effet été fondée par les descendants des esclaves fugitifs d'Amapá, mais aussi du Surinam et de Guyane française (Muggiati, 1971). Toutefois, l'étude génétique menée par Ribeiro-dos-Santos *et al.* (2002) n'a pas été révélée de lignées L2d2 dans cette population. Par conséquent, l'analyse menée dans ce travail sur les populations indiennes de Guyane viendrait de révéler la première trace de L2d2 sur le continent américain. Par ailleurs, il convient de noter la distribution géographique de cette lignée en accord avec les faits historiques et sa rareté en Afrique.

Tableau 23. Liste des populations africaines et afro-américaines examinées pour l'ADN mitochondrial. N: nombre d'individus; L2d2: nombre d'individus L2d2; ^a Černý *et al.*, 2004; ^b Coia *et al.*, 2005; ^c Brehm *et al.*, 2002; ^d Rosa *et al.*, 2004; ^e Graven *et al.*, 1995; ^f Mateu *et al.*, 1997; ^g Trovoada *et al.*, 2003; ^h Jackson *et al.*, 2005; ⁱ Watson *et al.*, 1997; ^j Salas *et al.*, 2005b; ^k Salas *et al.*, 2004; ^l mtDNA Population Database, 2002; ^m Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 2002.

Continent	Pays	Populations	N	L2d2
Afrique	Cameroun ^a	Hide	23	1
		Kotoko	32	
		Mafa	18	
		Masa	31	
	Cameroun ^b	Daba	20	
		Fali	41	1
		Fulbe	34	
		Mandar	37	2
		Uldeme	39	
		Podokwo	20	1
		Tali	25	
		Tupuri	28	
		Bakaka	50	
		Bamike	48	
		Bassa	46	
		Ewondo	53	
		Cap Vert ^c	archipel de Cabo Verde	292
	Guinée-Bissau ^d	Balanta	62	2
		Beafada	19	
		Bijago	22	
		Djola	18	
		Fula	38	
		Futa-Fula	19	
		Fula-Preto (Peul)	19	
		Mancanha	19	
		Mandenka	30	1
		Manjaco	27	
		Mansonca	18	
		Nalu	26	
		Papel	23	
		Sénégal ^e	Mandenka	119
	São Tome / Bioko ^f	Bubi	45	
		São Tome	50	
São Tomé et Príncipe ^g	Angolares	30		
	Forros	35		
	Tongas	38	1	
Sierra Leone ^h	Mende	59	3	
	Temne	121	4	
	Loko	29	1	
	Limba	67	1	

	Congo ⁱ	Mbuti	20	
	Nigeria/Niger/Mali ⁱ	Songhai	10	
	Nigeria/Niger/Mali ⁱ	Tuareg	23	
	Nigeria ⁱ	Yoruba	34	
	Nigeria/Niger ⁱ	Hausa	20	
	Nigeria, Niger, Bénin,	Fulbe	60	
	Nigeria/Niger ⁱ	Kanuri	14	1
		Total	1951	21
Amérique				
	Colombie ^j	Choco	49	
	Honduras ^j	Garifunes	44	
		Afro-américains ^k	481	
	Etats-Unis ^l	Afro-américains	1943	26
	Brésil ^m	Curiaù	58	
		Total	2575	26

Figure 45. Carte du Golfe de Guinée montrant la répartition géographique de l'haplogroupe mitochondrial L2d2. Dessiné d'après Graven *et al.*, 1995; Mateu *et al.*, 1997; Watson *et al.*, 1997; Brehm *et al.*, 2002; Trovoada *et al.*, 2003; Černý *et al.*, 2004; Rosa *et al.*, 2004; Coia *et al.*, 2005 et Jackson *et al.*, 2005.



Alors par quel phénomène un tel haplogroupe peut-il être encore présent de l'autre côté de l'Atlantique, qui plus est dans une population indienne? Telle a été la question qui nous a été posé par le Pr. P. Murail lors des 1831^{ème} Journées annuelles de la Société d'Anthropologie de Paris. Imaginons une histoire de deux lignées L2d2. Si les 1951 individus africains recensés dessinent un panorama génétique représentatif du Golfe de Guinée (bien que d'Ouest en Est, la Guinée, le Libéria, la Côte d'Ivoire, le Ghana, le Togo, la Guinée Equatoriale, le Gabon et le Congo n'apparaissent pas dans les bases de données mitochondriales), alors la probabilité de prélever 2 lignées maternelles L2d2 parmi les 21 recensés en Afrique est extrêmement faible. Si l'on souhaite prélever 2 femmes pour s'assurer la transmission de L2d2, alors avec un sex-ratio de 0,5 la probabilité de tirer 2 représentantes de L2d2 est de 0,01 dans le cas d'un tirage simultané ($2 \times 0,5 \times \frac{21}{1951}$) et $2,8.10^{-5}$ pour un tirage successif sans

$$\text{remise} \left(\left[0,5 \times \frac{21}{1951} \right] \times \left[0,5 \times \frac{20}{1950} \right] \right).$$

En admettant que les sujets "prélevés" survivent aux conditions de la traversée océanique puis de l'esclavage, il reste à estimer la probabilité que se produise un mariage avec un Kaliña, et ce en tenant compte de deux faits. Le premier suppose que les deux lignées L2d2 auraient pu avoir participé à la migration des Marrons partis du Surinam fonder la communauté afro-brésilienne de Curiaú (Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 2002), et donc ne jamais s'introduire chez les Kaliña. Le second souligne que les mariages mixtes impliquent plus souvent une femme amérindienne qu'africaine ou européenne (Batista dos Santos *et al.*, 1999; Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 2000; Carvajal-Carmona *et al.* 2000). Ribeiro-dos-Santos *et al.* (2002) ont estimé entre 34 à 53% la contribution maternelle africaine pour trois populations afro-brésiennes du Nord du Brésil (Cametá, Curiaú et Trombetas). En prenant pour références ces estimations, la probabilité que L2d2 soit transmis se retrouve alors multipliée par un facteur de 0,34 à 0,53 (nous obtenons entre $5,7.10^{-3}$ et $9,4.10^{-6}$). Autrement dit, étant donné sa rareté et l'histoire mouvementée de ses vecteurs (Noirs Marrons), la persistance d'une lignée mitochondriale telle que L2d2 dans une population amérindienne relève fortement du hasard. Par contre, jumelée aux précédents travaux (Van Dooren *et al.*, 1998; Tortevoeye *et al.*, 2000; Kazanji et Gessain, 2003; Razafindrazaka, 2006), elle pourrait se révéler un excellent traceur pour l'étude des populations africaines déplacées lors cet épisode esclavagiste.

IV.4.3 Mise en place des Palikur et des Emerillon

Essentiellement, notre analyse moléculaire de six populations amérindiennes a mis en évidence les particularités génétiques des Palikur et des Emerillon. L'absence de deux lignées mitochondriales fondatrices chez ces populations est spécialement à souligner puisque la plupart des populations amérindiennes possèdent au moins trois voire les quatre variants (Ginther *et al.*, 1993; Easton *et al.*, 1996; Ribeiro-dos-Santos *et al.*, 1996; Rickards *et al.*, 1999; Moraga *et al.*, 2000; 2005; Demarchi *et al.*, 2001b; Bert *et al.*, 2001, 2004; Rocco *et al.*, 2002; Fuselli *et al.*, 2003; Lewis *et al.*, 2004; Vona *et al.*, 2005; Dejean *et al.*, 2005).

En Amérique du Sud, peu de populations sont connues pour leur diversité génétique réduite. Le cas le plus étudié concerne les Indiens de Patagonie et de Terre de Feu, mais n'a pas encore trouvé d'explication consensus parmi la communauté scientifique. En effet, aucune des lignées A et B n'a à ce jour été découverte dans les restes anciens des groupes de Terre de Feu comme chez les actuels Yamana, ce qui a d'abord été interprété comme une absence de ces deux haplogroupes chez les premiers colonisateurs du continent sud (Lalueza *et al.*, 1997). Puis Moraga *et al.* (2000) viennent contredire Lalueza *et al.* (1997) en prétendant que A et B étaient en réalité présents à l'origine du peuplement de l'Amérique du Sud, mais qu'ils ont été perdus à mesure que les groupes migrèrent vers le Sud. Les travaux craniométriques de González José *et al.* (2001, 2002) ont ensuite montré des différences significatives entre les groupes continentaux (Patagonie) et insulaires (Terre de Feu), mais ne préfèrent pas trop s'avancer, notamment de trancher si cette image génétique est celle du peuplement initial ou pas. Toutefois, un scénario mettant en jeu une différenciation génétique des groupes de Terre de Feu provoquée par la mise en eau du Déroit de Magellan au tardiglaciaire (environ 8000 ans), suivi d'important flux génique entre ces groupes, a été préférée (González José *et al.*, 2002), puis confortée par des études génétiques complémentaires (García-Bour *et al.*, 2004).

Les Ayoreo et les Aché du Paraguay ont également été reconnus pour avoir une diversité génétique mitochondriale fortement réduite, avec la seule présence des haplogroupes C et D chez les premiers (Dornelles *et al.*, 2004) et de A et B chez les derniers (Schmitt *et al.*, 2004). Dans ces exemples, les explications sont encore évasives. Un effet fondateur pourrait avoir façonné l'actuelle variabilité génétique des Ayoreo, mais Dornelles *et al.* (2004) insistent sur la nécessité de la poursuite des travaux, notamment pour tester l'impact des évènements historiques. Quant aux Aché, de nombreux travaux ont déjà remarqué leur identité génétique particulière (Goicoechea *et al.*, 2001a; Battilana *et al.*, 2002; Kohlrausch *et al.*, 2005) et s'accordent pour avancer qu'ils se sont différenciés en raison de leur isolement

permanent (Hill and Hurtado, 1996). Cependant, l'origine des Aché demeure vague et Schmitt *et al.* (2004) soulèvent la question sur la composition génétique des leurs ancêtres, et donc du rôle de l'isolement comme provocateur ou bien maintien de cette différenciation génétique.

Enfin, les Xavante du Brésil se distinguent aussi par leur diversité génétique uniquement définie par les haplogroupes mitochondriaux A et B (Ward *et al.*, 1996; Dornelles *et al.*, 2004). Pour cet exemple, Ward *et al.* (1996) ont rapporté une absence notable de contact avec les femmes des tribus environnantes qui aurait empêché l'introduction de génomes mitochondriaux additionnels.

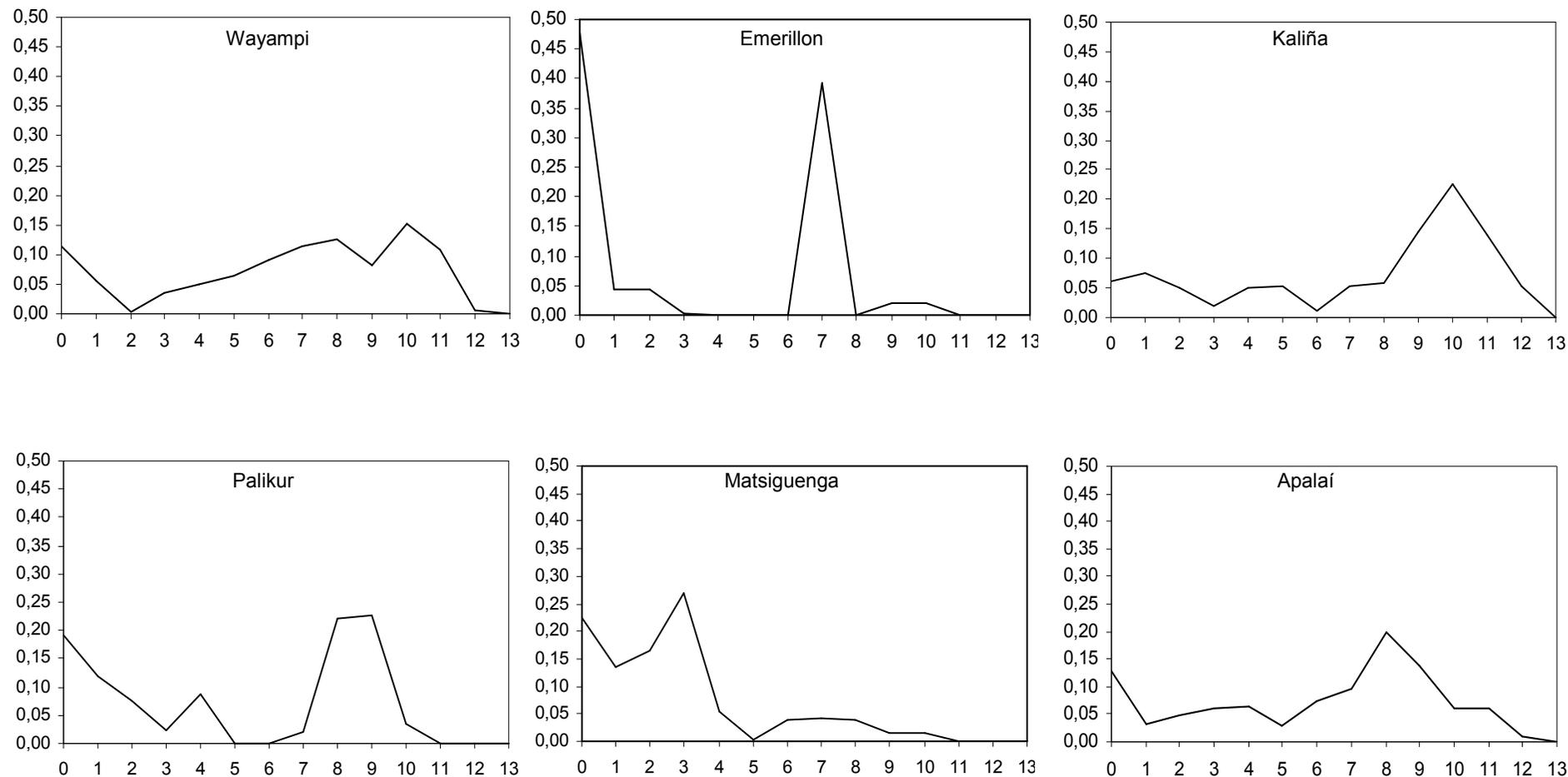
Alors le cas des Palikur et des Emerillon est-il donc comparable aux exemples précédemment cités? Afin de comparer nos résultats avec une série de populations d'Amérique du Sud, nous avons compilé les données disponibles pour 26 populations totalisant 986 individus analysés sur HVI et 1150 par RFLP (Tableau 24). En ce qui concerne la diversité génétique calculée à partir des fréquences des haplogroupes A-D, les Matsiguenga étudiés se comportent de manière analogue aux Aché, Ayoreo, Xavante et Guarani, alors que les Palikur et les Emerillon arborent une diversité légèrement supérieure. En ce qui concerne les indices de diversité estimés à partir des profils HVI, les Emerillon sont les seuls à pouvoir revendiquer une diversité aussi faible que les populations d'Amérique les moins diversifiées pour ce système génétique (Aché, Ayorero, Guarani, Mataco et Yaghan).

En ce qui concerne les paramètres démographiques, seuls les groupes andins Ancash et Quechua présentent des signes d'expansion démographique avec des valeurs significatives de l'indice F_S de Fu ($p < 0,01$). En ce qui concerne la *mismatch distribution* (Figure 46), également témoin d'une expansion démographique marquée si elle est unimodale, nos populations d'étude n'arborent pas les signes d'une telle croissance (Rogers et Harpending, 1992). Alors que les Apalaí, les Wayampi et les Kaliña ne montrent qu'un relief émoussé entre les classes 7 et 10, les Matsiguenga s'opposent par la prédominance des classes faibles (0 à 3 différences). Enfin, les Palikur mais surtout les Emerillon dressent une répartition nettement bimodale, avec chez les premiers la domination des classes 0-1 et 8-9 et chez les seconds, la quasi exclusivité des classes 0 et 7.

Tableau 24. Paramètres de diversité calculés à partir des fréquences des haplogroupes mitochondriaux (H) et variations de séquence HVI. En gras, les valeurs significatives. n nombre d'individus. Pour H, ce nombre est précisé entre parenthèses s'il diffère. k, nombre d'haplotypes; D, diversité haplotypiques; Pw, nombre de différences entre paire d'haplotypes; π , diversité nucléotidique; F_S , valeur de l'indice de Fu; p-value, test de significativité de l'indice F_S . ^a Schmitt *et al.*, 2004; ^b Lewis *et al.*, 2004; ^c Dornelles *et al.*, 2004; ^d Rickards *et al.*, 1999; ^e Ward *et al.*, 1996, revu dans Lalueza-Fox *et al.*, 2003; ^f Vona *et al.*, 2005; ^g Marrero *et al.*, com. pers.; ^h Bert *et al.*, 2004; ⁱ Ginther *et al.*, 1993; ^j Moraga *et al.*, 2000; ^k Torroni *et al.*, 1993; ^l le terme Quechua correspond à une définition linguistique, Fuselli *et al.*, 2003; ^m Easton *et al.*, 1996.

		n	H	k	D	Pw	π	F_S	p-value
Palikur		48	0,503	10	0,808	4,99	0,0153	1,724	0,781
Emerillon		30	0,434	4	0,524	3,28	0,0101	4,620	0,963
Kaliña		29	0,695	14	0,938	7,38	0,2272	-0,900	0,356
Wayampi		54	0,640	13	0,887	6,56	0,0202	1,414	0,747
Apalaí		102	0,681 (103)	16	0,872	6,06	0,0186	1,14	0,687
Matsiguenga		38	0,234 (40)	11	0,777	2,64	0,0082	-2,170	0,175
Aché ^a		63	0,165	3	0,204	1,08	0,0033	2,547	0,902
Ancash ^b		33	0,669	27	0,966	5,77	0,0180	-19,943	0,000
Ayoreo ^c		91	0,270	8	0,473	2,26	0,0070	0,886	0,693
Cayapa ^d		30	0,756	8	0,837	6,50	0,0181	3,194	0,907
Gavião ^e		27	0,478	7	0,866	4,28	0,0119	1,969	0,806
Guahibo ^f		59	0,543	12	0,858	4,98	0,0132	0,436	0,707
Guarani ^g	Ñandeva	57	0,323	7	0,837	3,34	0,0090	2,620	0,857
	Kaiowa	121	0,155	7	0,623	1,39	0,0040	0,104	0,583
	Mbya	24	0,620	5	0,692	3,45	0,0090	2,877	0,899
Ignaciano ^h		15	0,714	12	0,971	6,65	0,0205	-3,503	0,038
Kaingang ^g	RS	56	0,642	17	0,853	6,19	0,0170	-0,999	0,403
	PR	21	0,519	7	0,657	5,37	0,0150	2,075	0,842
Mapuche ⁱ		39	0,740	13	0,912	5,34	0,0164	-0,499	0,472
Mapuche ^j		34	0,568 (111)	12	0,847	5,56	0,0170	-0,132	0,848
Mataco ^k		28	0,595	3	0,595	4,72	0,0150	8,750	0,996
Movima ^h		12	0,439	8	0,894	2,94	0,0090	-2,632	0,041
Pehuenche ^j		24	0,617 (105)	14	0,906	5,91	0,0180	-2,838	0,563
Quechua ^l	San Martin	22	0,645	15	0,939	5,14	0,0158	-5,406	0,013
	Tayacaja	61	0,752	42	0,968	6,01	0,0180	-25,267	0,000
	Arequipa	22	0,526	18	0,978	5,05	0,0156	-10,724	0,001
Trinitario ^h		12	0,712	11	0,985	6,80	0,0209	-4,215	0,021
Xavante ^e		25	0,280	4	0,677	3,00	0,0083	3,720	0,944
Yaghan ⁱ		15	0,524 (21)	7	0,886	4,93	0,0152	0,703	0,639
Yanomama ^m		50	0,459	18	0,821	3,77	0,0116	-5,518	0,026
Yurucare ^h		15	0,705	11	0,952	6,69	0,0206	-2,224	0,131
Zoro ^e		30	0,598	9	0,775	3,98	0,0111	0,850	0,688

Figure 46. *Mismatch distribution* des différences nucléotidiques entre paire de profils HVI. En abscisse, le nombre de différences (Pw). En ordonnées, les fréquences des Pw.



IV.4.3.a Effets du goulot d'étranglement sur la diversité génétique

En premier lieu, nous devons préciser qu'à l'inverse des populations australes de Terre de Feu, les haplogroupes présents chez les Emerillon (A et B) ne sont pas ceux observés chez les Palikur (B et D). Le modèle de la Guyane française diffère donc de celui de la Terre de Feu qui propose une mise en place en commun de ces populations (Lalueza *et al.*, 1997; Moraga *et al.*, 2000). L'histoire biologique des Palikur serait donc indépendante de celle des Emerillon.

Par ailleurs, étant donné que la taille des effectifs mitochondriaux est égal au quart de celui des gènes nucléaires, la perte de certains génomes mitochondriaux par le hasard pourrait être envisagée (Dornelles *et al.*, 2004). Cependant, en ce qui concerne l'ADN mitochondrial, l'effectif Emerillon est identique à celui des Kaliña (30 et 29 lignées) et celui des Palikur est même supérieur (48), ce qui n'empêche pas leur variabilité d'être nettement plus faible. De plus, pour les marqueurs sanguins (Bonnet, 1990), les Palikur et les Emerillon se comportent de la même manière (différenciation génétique), ce qui suggère que la faible diversité génétique observée pour l'ADN mitochondrial ne vient pas du marqueur lui-même, mais que l'ensemble des pools géniques Emerillon et Palikur a été sensible à des facteurs plus certainement d'ordre évolutifs que mathématiques.

L'un de ces facteurs nous est suggéré par les données démographiques qui, pour les Palikur et les Kaliña, remontent jusqu'en 1604. Ces données nous donnent donc un aperçu de ce qu'a été l'évolution des groupes indiens de Guyane dans leur période post-coloniale. Le Tableau 25 présente les effectifs estimés de quatre populations de Guyane française et d'un groupe Karib du nord de l'Etat de l'Amapá (Apalaí) à partir desquels les coefficients de corrélation r_s de Spearman ont été calculés pour différents indices de diversité (Tableau 26).

Quand les cinq populations sont prises en compte, le Tableau 26 montre une relativement bonne corrélation entre les divers indices de diversité génétique et leur taille actuelle. Cet aspect affirmerait notamment que l'image biologique actuelle des groupes indiens de Guyane et du Nord de l'Amapá est fortement influencée par le statut démographique de ces mêmes groupes, par exemple la croissance démographique des Kaliña entamée dès 1848 (250 à 1550 individus, Tableau 6 et Figure 19).

Tableau 25. Effectifs minimaux et récents de cinq populations de l'aire guyanaise. D'après Grenand et Grenand, 1979; Salzano *et al.*, 1988).

	Effectifs Minimaux	Effectifs entre 1977 et 1985
Emerillon	52	218
Palikur	220	945
Kaliña	250	1550
Wayampi	212	910
Apalai	280	254

Tableau 26. Coefficients de corrélation r_s de Spearman entre différents indices de diversité génétiques (Tableau 19) et les effectifs des populations analysées de l'aire guyanaise (Tableau 25). H: variabilité génétique pour les systèmes sanguins; h: variabilité génétique pour les haplogroupes mitochondriaux; Pw: nombre de différences nucléotidiques entre paire d'haplotypes HVI; D: diversité haplotypique; π : diversité nucléotidique.

	H	h	Pw	D	π
Effectifs minimaux	0,3	0,8	0,5	0,5	0,5
Effectifs récents	0,3	0,6	0,7	0,7	0,7
<i>Sans les Palikur</i> Effectifs minimaux	0,9	0,9	0,7	0,7	0,7
<i>Sans les Palikur</i> Effectifs récents	0,9	0,9	1	1	1

Par ailleurs, quels que soient les effectifs considérés, l'analyse de corrélation associe l'effectif Emerillon avec les indices de diversité les plus faibles. En effet, à l'image de l'ensemble du continent sud-américain, l'histoire de la Guyane française est marquée par de fortes crises épidémiques importées de l'Ancien Monde, qui ont provoqué la décimation des groupes indiens (Grenand et Grenand, 1979). Les Emerillon spécialement, ressortent des registres puisqu'ils échappent de justesse à l'extinction quand ils ne sont plus que 52 individus dans les années 1950, il y a seulement 2 générations (Tableau 6 et Figure 19). Les Emerillon atteignent là le seuil de la dérive génétique. Les goulots d'étranglement étant caractérisées par l'élimination de nombreux sujets (ou génomes), nous pouvons imaginer ce qu'il a dû advenir des lignées mitochondriales qui devaient constituer cette population (Mazières *et al.*, 2006 [Annexe 2]).

IV.4.3.b Effets de l'exogamie de clan sur la diversité génétique

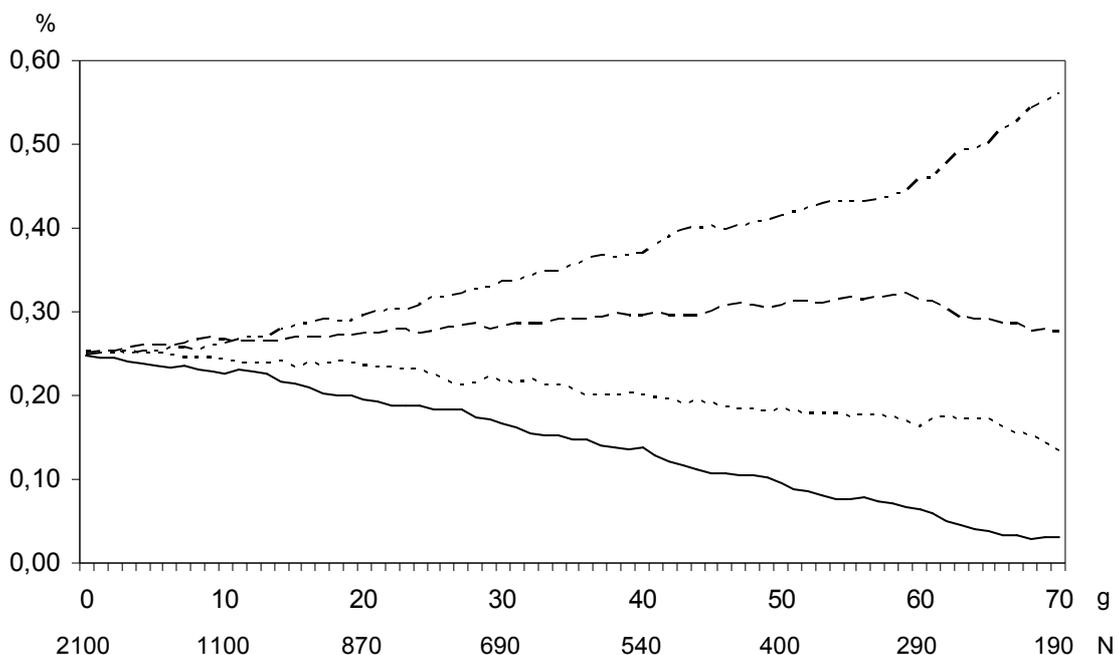
Lors de la description des populations en 3^{ème} PARTIE nous avons vu que des généalogies Palikur émane une structure sociale constituée de clans, à l'intérieur desquels les mariages sont considérés comme incestueux. En effet, l'organisation clanique ne permet que l'exogamie de clan (unions entre membres de clans différents). De même, les unions impliquant une personne étrangère à la "nation" Palikur sont discréditées. Rostain (1994) a d'ailleurs noté que les ancêtres des Palikur, les artisans de la culture céramique Aristé, étaient déjà réfractaires à l'intrusion d'étrangers. Enfin, parmi les populations alentours, il est très improbable de voir s'unir les Palikur et les Kaliña étant donné l'hostilité de leurs relations (Grenand et Grenand, 1987). Par conséquent, les données généalogiques, archéologiques et culturelles s'accordent à dire que les échanges géniques entre les Palikur et les groupes périphériques sont très limités, voire inexistant.

Pour rendre compte de l'effet de l'endogamie de population pratiquée par les Palikur, les coefficients de corrélations de Spearman ont été recalculés en retirant cette population (lignes inférieures du Tableau 26). De manière fort intéressante, les indices r_s augmentent jusqu'à des valeurs maximales pour certains indices de diversité. Cette variation des coefficients de Spearman suggère donc que la diversité génétique des Palikur ne suit pas totalement un modèle démographique, qui chez les autres populations, tend à diminuer la variabilité génétique au fur et à mesure que les effectifs diminuent, disons de manière linéaire.

La Figure 47 représente l'évolution graphique de quatre composantes à transmission maternelle dans une population endogame constituée de 7 sous-populations uniquement exogames. De manière fort intéressante, cette approche informatique montre une dérive linéaire et indépendante de chaque composante, avec principalement la perte à terme de deux d'entre elles. Cette simulation démontre surtout que l'exclusive exogamie de clan pratiquée chez les Palikur et l'endogamie qu'elle suscite vis-à-vis des autres populations ont certainement favorisé le maintien d'allèles tels que $KM^{*1,2}$, $GM^{*1,2,17;21^*}$ ou Hp^{*1} (Larrouy *et al.*, 1964a-b; Bonnet, 1990; Mazières *et al.*, [soumis pour publication]) comme celui des lignées mitochondriales B et D au détriment de A et C (Mazières *et al.*, 2006), ce que reproduit pleinement ici la Figure 47.

Toutefois, il convient de préciser que cette simulation informatique est pour l'instant une approche préliminaire réalisée pour ce travail. Le lecteur aura notamment remarqué une diminution de l'effectif que nous devons contenir si ces méthodes d'analyse sont poursuivies. De nombreux facteurs méritent d'être donc testés. Le nombre moyen d'enfants par génération par exemple, mais surtout les fréquences initiales des quatre composantes.

Figure 47. Moyenne sur 50 simulations de la variation de fréquences de quatre composantes génétiques à transmission maternelle. Pour stabiliser dans la mesure du possible la démographie de cette population modèle, une moyenne de 2 enfants par générations a été appliquée. En abscisse, le nombre de générations (g) et le nombre de sujets (N). En ordonnées, les fréquences en % des quatre composantes. Simulation réalisée par le Pr. Telmon.



IV.4.4 Les relations avec le groupe arawak Matsiguenga

Linguistiquement apparentés à l'Arawak, les Palikur se seraient installés au premier siècle de notre ère sur l'embouchure de l'Oyapock après avoir décrit une large boucle vraisemblablement depuis l'aire péruvienne (Grenand et Grenand, 1985; Urban, 1992). L'analyse comparative des Palikur avec un groupe arawak proche de cette origine de dispersion a donc été jugée intéressante en termes de relations génétiques anciennes entre la Guyane et la frange orientale du Pérou.

En ce qui concerne leur relation avec les Palikur, l'étude des Matsiguenga a montré une disparité génétique entre les deux groupes (Figures 41 et 42), avec notamment l'abondance de l'haplogroupe B dans l'échantillon Matsiguenga analysé; un trait génétique commun à l'ensemble des populations andines (Bert *et al.*, 2001; Rodriguez-Delfin *et al.*, 2001; Rocco *et al.*, 2002). Comment interpréter cette dissimilitude? Si l'on admet que les Palikur et les Matsiguenga eussent été génétiquement plus proches pour l'ADN mitochondrial avant la dispersion des Arawak il y a plus de 2000 ans (hypothèse avancée par les linguistiques, Grenand et Grenand, 1985; Urban, 1992), alors il est fortement envisageable qu'ils se soient différenciés du fait de l'éloignement (dans l'espace et dans le temps) issu de l'expansion des Arawak. Il est ensuite probable que chacun ait évolué en fonction d'épisodes de contacts avec l'Ancien Monde plus ou moins marqués, de goulot(s) d'étranglement et de relations interethniques plus ou moins prononcés; que les Palikur d'ailleurs affectionnent peu (Grenand et Grenand, 1987).

IV.4.5 La Guyane française dans le complexe amazonien

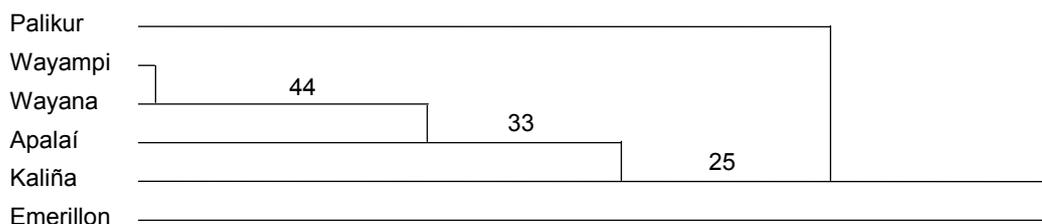
IV.4.5.a Confrontation marqueurs classiques et moléculaires

Précédemment, les populations amérindiennes de Guyane française et les Apalaí avaient été comparées sur la base d'une douzaine de marqueurs à définition hémotypo-immunologique (Larrouy *et al.*, 1964a-b; Salzano *et al.*, 1988; Dugoujon *et al.*, 1994a-b; Bonnet, 1990; revu dans Mazières *et al.*, [soumis pour publication]). Ces travaux avaient révélé deux aspects.

Le premier concerne les populations du cluster central de la Figure 48 puisque ces quatre populations montrent une affinité génétique en dépit de leur appartenance linguistique (Wayana, Kaliña et Apalaí: Karib; Wayampi: Tupí-guaraní). Cette affinité génétique observée au niveau sanguin pourrait donc impliquer d'important flux géniques, soulignant le rôle de la proximité géographique dans les échanges géniques comme proposé par le modèle de Wright. Notamment, les Wayana sont réputés pour leur mobilité et à ce titre, rendent souvent visite aux Wayampi (Grenand et Grenand, 1985).

Le deuxième point révélé par ces travaux est la singularité génétique des Emerillon et des Palikur, que la démographie chez les premiers, et l'endogamie chez les seconds, pourraient expliquer (Figure 48). Les données présentement obtenues pour l'ADN mitochondrial et le chromosome Y ont alors été ajoutées et les populations comparées de nouveau en compilant l'ensemble des systèmes génétiques pour lesquels elles ont été examinées jusque-là (Tableau 26; Figures 49 et 50).

Figure 48. Relations génétiques entre les populations de Guyane et les Apalaí basées sur l'étude des marqueurs du sang (arbre NJ recalculée avec la distance modifiée D_A de Cavalli-Sforza (Nei *et al.*, 1983). Les valeurs sur les branches sont les pourcentages du bootstrap sur 2000 réitérations (Hedges, 1992).



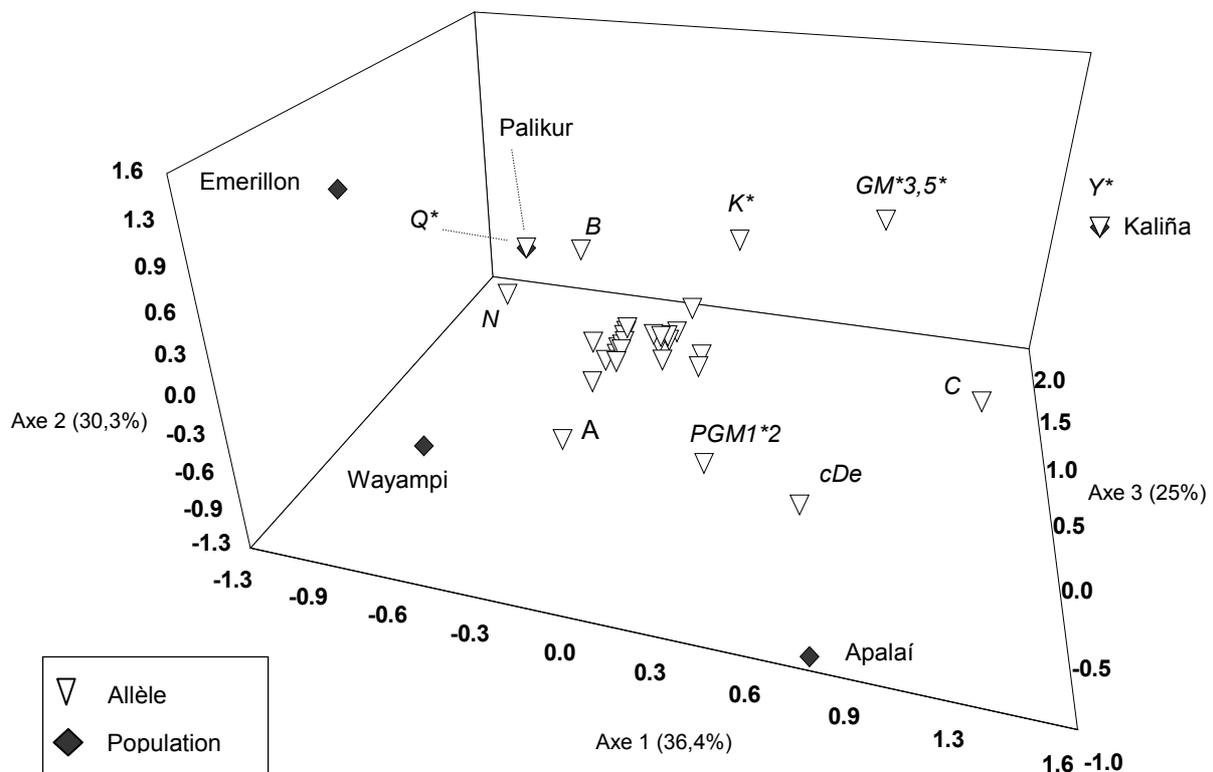
Le Tableau 26 présente les diversités génétiques calculées à partir des fréquences alléliques des marqueurs sanguins, des haplogroupes mitochondriaux et ceux du chromosome Y détectés chez les mêmes populations exceptées les Wayana, dont nous n'avons pu disposer des échantillons. En ce qui concerne le chromosome Y, la variabilité génétique des Palikur et des Kaliña est nettement influencée par la présence de lignées additionnelles; les Emerillon, les Wayampi et les Apalai étant monomorphiques pour Q3 (xQ3a) comme plus de 90% des populations amérindiennes (Underhill *et al.*, 1996). En ce qui concerne l'ADN mitochondrial et les systèmes génétiques sanguins, les Emerillon et les Palikur se distinguent par leur plus faible diversité génétique, ce qui se reflète dans la variabilité totale de ces mêmes populations (0,361 et 0,366). A l'opposé, les Kaliña arborent une variabilité génétique supérieure de part la présence de composantes biologiques extracontinentales à tous les niveaux (Larrouy *et al.*, 1964a; présente étude).

Tableau 26. Diversité intra (H nb) et inter-populationnelle (G_{ST}) de cinq populations de l'aire guyanaise pour les marqueurs classiques du sang, l'ADN mitochondrial et le chromosome Y. Les écarts standard sont indiqués entre parenthèses. ^a Mazières *et al.*, (soumis pour publication). ^b Présente étude.

	Marqueurs sanguins ^a		ADNmt ^b		Chr. Y ^b		Total
	N	H nb (SD)	N	H nb (SD)	N	H nb (SD)	H (SD)
Palikur	304	0,372 (0,034)	48	0,503 (0,000)	35	0,165 (0,000)	0,366 (0,035)
Emerillon	42	0,387 (0,053)	30	0,434 (0,000)	9	0,000 (0,000)	0,361 (0,054)
Wayampi	81	0,400 (0,038)	54	0,640 (0,000)	38	0,000 (0,000)	0,388 (0,049)
Kaliña	156	0,401 (0,049)	29	0,695 (0,000)	21	0,347 (0,000)	0,420 (0,047)
Apalai	136	0,405 (0,040)	103	0,681 (0,000)	48	0,000 (0,000)	0,395 (0,052)
Gst		0,108		0,245		0,073	0,120

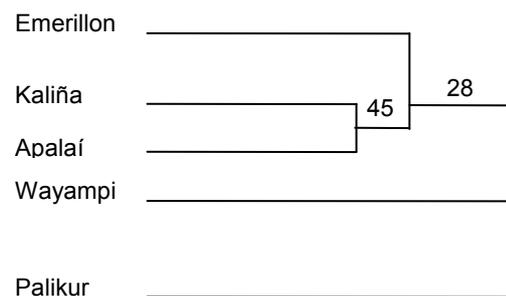
La Figure 49 est une analyse des correspondances des cinq populations de Guyane et du Nord de l'Amapá analysées pour l'ensemble des marqueurs sanguins et moléculaires (Bonnet, 1990; Salzano *et al.*, 1988; Mazières *et al.*, [soumis pour publication]; présente étude). Ce graphique montre essentiellement l'éclatement ou l'indépendance de ces populations quand elles sont comparées sur la base des fréquences de ces systèmes génétiques. Notamment, il semble que la variabilité soit étirée par les composantes non locales, comme les allèles Y*, K*, Q* et GM*3;5* qui prédominent chez les Kaliña et les Palikur, que l'analyse place sur le plan formé des valeurs élevées de l'axe 3. A l'opposé, les Apalaí sont attirés vers les hautes valeurs de l'axe 1 par l'haplogroupe mitochondrial C et l'allèle Rh*cDe alors que les Emerillon s'éloignent des quatre autres populations par une coordonnée élevée sur l'axe 2.

Figure 49. Analyse des correspondances de cinq populations de l'aire guyanaise examinée pour les systèmes génétiques du sang, l'ADN mitochondrial et le chromosome Y. Programme MVSP v3.1



Enfin, la Figure 50 représente l'intégralité de la variabilité observée entre les cinq populations de l'aire guyanaise examinées pour les marqueurs sanguins et moléculaires. Comme précédemment (Figure 48), les Palikur et les Emerillon se distinguent des trois autres populations. L'analyse complémentaire des marqueurs moléculaires portés par l'ADN mitochondrial et le chromosome Y vient de confirmer un comportement génétique déjà pressenti. Les Palikur et les Emerillon semblent donc avoir été profondément affectés par les facteurs démographiques et culturels qui les caractérisent.

Figure 50. Dendrogramme des relations génétiques entre cinq populations de l'aire guyanaise analysées pour les marqueurs sanguins, mitochondriaux et du chromosome Y. Arbre NJ obtenu à partir des distances modifiées D_A de Cavalli-Sforza (Nei *et al.*, 1983) calculées à partir des fréquences des différents allèles ou haplogroupes. Les valeurs sur les branches sont les pourcentages du bootstrap sur 2000 répétitions (Hedges, 1992).



IV.4.5.b Vision panoramique de L'ADN mitochondrial

Afin de situer les populations analysées dans un contexte géographique plus général, nous avons comparées nos résultats à ceux précédemment obtenus pour 40 populations de la moitié Nord de l'Amérique du Sud (Figure 51 et Tableau 27). La Figure 52 représente les relations génétiques observées entre ces 46 populations examinées pour les haplogroupes de l'ADN mitochondrial. L'analyse comparative montre répartition des populations en trois clusters à l'intérieur desquels la relation génétique/géographie est *grosso modo* respectée. En effet, le cluster supérieur est constitué des Mapuches auxquels se rattachent la plupart des populations d'Amazonie centrale (Mundukuru, Zoro, Gavião, Cinta Larga, Karitiana et Surui), caractérisée par un haplogroupe D dominant. Le cluster intermédiaire est le cluster de l'haplogroupe B, très présent chez les populations andines Ancash, Aymara, Arequipa, Quechua, Mastiguenga, comme chez les groupes boliviens Mosestén et Chimane, et certaines populations du Chaco. Il devient alors intéressant de remarquer que ce cluster est majoritairement constitué des populations situées sur une bande orientée Nord-Ouest / Sud-Est qui s'étendrait à cheval sur les Andes du littoral Pacifique péruvien au Paraguay. L'affinité observée donnerait alors le Chaco comme zone de convergence des flux géniques issus des Andes (Demarchi *et al.*, 2001b; Goicoechea *et al.*, 2001a). Enfin, le dernier cluster regroupe de nombreuses populations du Nord de l'Amazonie

(Yanomama, Apalaí, Wai Wai, Kaliña) associée à certains groupes boliviens également caractérisé par de fortes fréquences de l'haplogroupe C (Ignaciano, Movima).

Figure 51. Localisation des populations considérées dans l'analyse comparative.

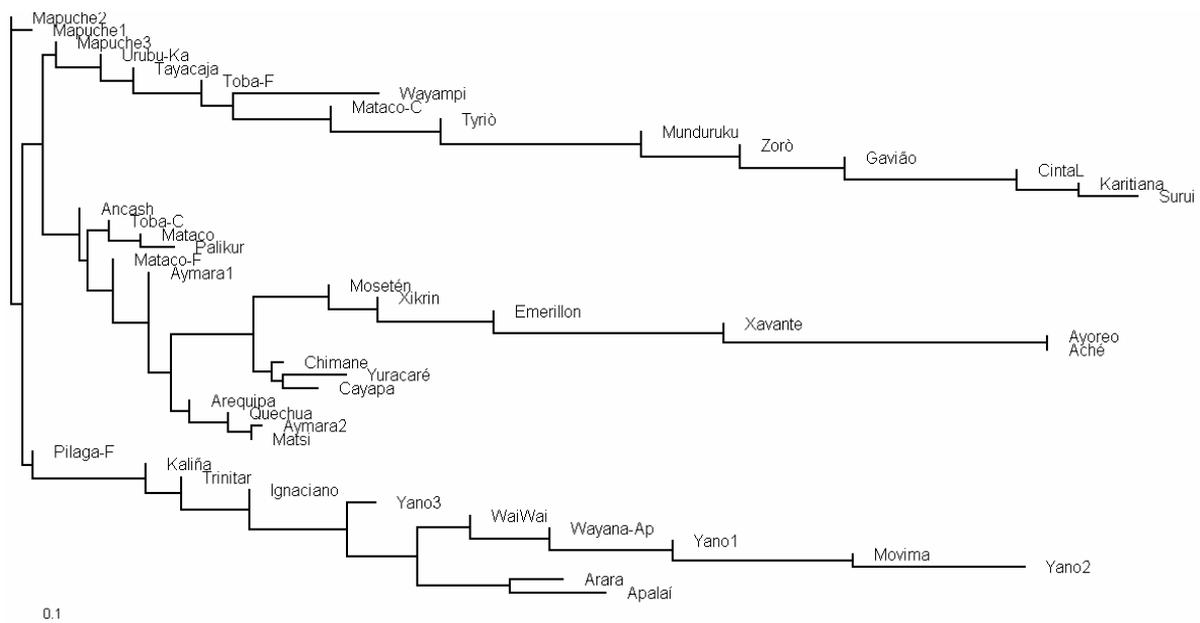


Tableau 27. Distribution des haplogroupes mitochondriaux parmi 46 populations amérindiennes considérées dans l'analyse comparative.

Localisation	Population	N	A	B	C	D	Autre	Références	
Argentine	Mapuche	58	5,3	31	20,6	29,3	13,8	Bailliet <i>et al.</i> (1994)	
	Mapuche	97	8,4	33,7	22,1	28,4	7,4	Lewis <i>et al.</i> (2004)	
	Mapuche	39	15,4	38,5	20,5	25,6	0	Ginther <i>et al.</i> (1993)	
	Mataco (Chaco)	28	10,7	35,7	0	53,6	0	Demarchi <i>et al.</i> (2001)	
	Mataco	72	5,6	62,4	2,8	26,4	2,8	Lewis <i>et al.</i> (2004)	
	Mataco (Formosa)	44	9,1	54,5	20,5	15,9	0	Demarchi <i>et al.</i> (2001)	
	Pilaga (Formosa)	41	4,9	36,6	26,8	29,3	2,4	Demarchi <i>et al.</i> (2001)	
	Toba (Chaco)	30	13,3	46,7	6,7	26,7	6,6	Demarchi <i>et al.</i> (2001)	
	Toba (Formosa)	26	26,9	34,6	3,8	34,5	0,2	Demarchi <i>et al.</i> (2001)	
Bolivie	Ayoreo	91	0	0	83,5	16,5	0	Dornelles <i>et al.</i> (2004)	
	Chimane	41	39	53,7	4,9	0	2,4	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Ignaciano	22	18,2	36,4	40,9	0	4,5	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Mosetén	20	40	55	0	0	5	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Movima	22	9,1	9,1	63,6	18,2	0	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Quechua	32	15,6	75	9,4	0	0	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Trinitario	35	14,3	40	37,1	2,9	5,7	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Yuracaré	28	39,3	32,1	21,4	3,6	3,6	Bert <i>et al.</i> (2001)	
Brésil	Arara	22	50	13	37	0	0	Marrero (com. pers)	
	Cinta Larga	17	5,9	0	23,5	64,7	5,9	Dornelles <i>et al.</i> (2004)	
	Gavião	27	14,8	14,8	0	70,4	0	Ward <i>et al.</i> (1996)	
	Karitiana	19	0	11	0	89	0	Marrero (com. pers)	
	Munduruku	38	12	17	8	63	0	Marrero (com. pers)	
	Surui	20	5	5	0	90	0	Dornelles <i>et al.</i> (2004)	
	Tyrio	30	10	21	24	45	0	Marrero (com. pers)	
	Urubu-Kaapor	40	18	34	16	32	0	Marrero (com. pers)	
	Wai Wai	26	15	15	42	27	1	Bonato et Salzano (1997)	
	Wayana-Apalai	18	22	6	39	33	0	Marrero (com. pers)	
	Xavante	25	16	84	0	0	0	Ward <i>et al.</i> (1996)	
	Xikrin	42	36	64	0	0	0	Marrero (com. pers)	
	Yanomama	24	0	16,7	54,2	29,1	0	Torroni <i>et al.</i> (1993)	
	Yanomama	73	0	6,8	82,2	11,0	0	Easton <i>et al.</i> (1996)	
	Yanomama	30	13,3	26,7	53,3	3,3	3,3	Dornelles <i>et al.</i> (2004)	
	Zorò	30	20	6,7	13,3	60	0	Ward <i>et al.</i> (1996)	
		Apalaí	103	38,9	1,9	29,1	30,1	0	Présente étude
	Chili	Ayamara	172	6,4	67,4	12,2	14	0	Merriwether <i>et al.</i> (1995)
	Equateur	Cayapa	120	29,1	40	9,2	0	21,7	Rickards <i>et al.</i> (1999)
Guyane	Palikur	48	0	56,2	0	43,8	0	Présente étude	
	Emerillon	30	30	70	0	0	0	Présente étude	
	Kaliña	29	6,9	41,4	37,9	6,9	6,9	Présente étude	
	Wayampi	54	48,1	20,4	0	31,5	0	Présente étude	
Paraguay	Aché	63	9,5	90,5	0	0	0	Schmitt <i>et al.</i> (2004)	
Pérou	Ancash	33	9,1	51,5	18,2	21,2		Lewis <i>et al.</i> (2004)	
	Arequipa	22	9	68	14	9	0	Lewis <i>et al.</i> (2004)	
	Ayamara	33	0	93,9	3,1	3	0	Bert <i>et al.</i> (2001)	
	Tayacaja	61	21	33	13	30	3	Lewis <i>et al.</i> (2004)	
	Matsiguenga	40	10,3	87,2	0	2,5	0	Présente étude	
<i>Total</i>		2126							

Enfin, l'analyse comparative réalisée sur cet ensemble de populations démontre à nouveau l'hétérogène distribution des haplogroupes mitochondriaux parmi les populations de Guyane française. Alors que l'ensemble des populations prises en compte s'organisent selon un critère géographique perceptible, l'unité géographique Guyane-Amapá représentée par les populations analysées dans ce travail se retrouve éclaté. A noter notamment l'affinité génétique entre les Emerillon, les Xitri, les Xavante et les Aché. Etant donné la distance géographique qui sépare ces populations, il devient intéressant de souligner comment les facteurs qui les caractérisent (goulot d'étranglement, absence de contact avec les tribus voisines [Ward *et al.*, 1996; Dornelles *et al.*, 2004] et probable isolement [Goicoechea *et al.*, 2001; Battilana *et al.*, 2002; Kohlrausch *et al.*, 2005]) ont curieusement provoqué les mêmes conséquences (présence des seules lignées A et B).

Figure 52. Arbre de *neighbor joining* montrant les relations entre les six populations analysées dans ce travail et 40 populations amérindiennes examinées pour l'ADN mitochondrial.



IV.5 Conclusions

Les éléments précédemment décrits nous permettent-ils de retracer l'histoire biologique des populations amérindiennes de Guyane française et d'Amapá? Il semble en effet que les traits génétiques observés corroborent les faits historiques, mais récents pour la plupart. Au XVII^{ème} siècle, alors que les contacts s'établissent entre les deux Mondes, un déclin démographique s'amorce sur le littoral guyanais avant d'atteindre environ un siècle plus tard les groupes situés à l'intérieur, accompagnant la progression des expéditions européennes (Tableau 4). Les Kaliña s'exilent pour un temps au Surinam avant de revenir quelque peu décimés. D'après les études menées sur les groupes sanguins et les structures moléculaires maternelles et paternelles, il semble donc que les Kaliña aient toléré une politique de métissage. Pendant ce temps, les groupes anciennement installés dans le bassin de l'Oyapock disparaissent ou sont absorbés, notamment par les Wayampi venus du Brésil (Grenand et Grenand, 1979; Tableaux 4 et 6). Les éléments apportés par Salzano *et al.* (1988) relatent des faits similaires en ce qui concerne les Apalaí, qui fusionnent à leur tour avec leurs voisins Wayana à la fin du XIX^{ème} siècle. Ces stratégies de fusion permettraient donc d'expliquer le maintien de 3 voire des 4 lignées fondatrices mitochondriales chez ces populations.

Quant aux Emerillon, ils endurent difficilement le déclin démographique et manquent de disparaître au milieu du XX^{ème} siècle (Grenand et Grenand, 1979), ce qui précipita le déclin de leur diversité génétique. Mais pendant que la plupart des groupes amérindiens de Guyane adoptent une politique de mixité avec une plus ou moins grande portée, les Palikur réagissent autrement.

Les éléments recueillis par l'ethnologie, les généalogies et désormais la biologie font état d'une endogamie de population traduite par une stricte exogamie clanique. Si aucun contact ne s'établit avec l'extérieur, à terme, certains allèles se voient maintenus au dépend des autres et la diversité s'en trouve diminuée. Il semble toutefois que les Palikur aient absorbé des petits groupes voisins alors qu'ils entamaient, eux aussi, une inexorable chute démographique (Grenand et Grenand, 1987). D'après l'archéologie, ces groupes seraient culturellement identiques aux Palikur (confrérie pan tribale Aristé; Rostain, 1994). Il est donc envisageable qu'ils pussent avoir été génétiquement similaires ou proches.

CONCLUSIONS GENERALES

La génétique des populations permet d'appréhender les questions de peuplement à partir de l'étude de la variabilité génétique d'un ensemble de populations. En Amérique, ces travaux ont notamment recréé les liens qui unissent les populations situées de part et d'autre du Déroit de Béring par de nombreux scénarii. Dans la partie Sud du continent, ces études bénéficient des importantes données archéologiques et craniométriques à partir desquels les schémas migratoires précédemment proposés ont pu être reconsidérés.

Cependant, alors que l'analyse du peuplement de l'Amérique se complète à grands pas, les Guyanes et particulièrement la Guyane française n'avaient pas bénéficié de l'attention accordée aux régions adjacentes. De précédentes missions (1962 à 1984) avaient permis de prélever des échantillons à partir desquels une approche anthropobiologique avait été entamée sur la base de l'étude des marqueurs génétiques du sang. Mais l'utilisation des pratiques récentes de la biologie moléculaire demeure jusqu'à ce jour inédite en ce qui concerne l'étude des populations amérindiennes du quart Nord-Est amazonien.

Dans le présent travail de thèse, nous nous sommes donc proposés d'exploiter les prélèvements sanguins issus des missions passées. L'étude comprenait près de 300 sujets appartenant à quatre populations amérindiennes de Guyane française (Palikur, Emerillon, Kaliña et Wayampi), d'une population du Pérou (Matsiguenga) et d'un groupe du Nord du Brésil (Apalaí) disponible grâce à la collaboration de notre équipe avec celle du Pr. F. Salzano (UFRGS, Porto Alegre). Par l'utilisation de la biologie moléculaire, nous avons essentiellement recherché les polymorphismes génétiques portés sur L'ADN autosomique, sur l'ADN mitochondrial et sur le chromosome Y. Malheureusement, l'analyse des polymorphismes autosomiques n'a pas répondu aux attentes espérées; le matériel étant très ancien. Toutefois, en ce qui concerne les témoins respectifs de l'histoire biologique maternelle et paternelle des populations (ADNmt et chromosome Y), ce travail a précisé plusieurs points notables quant à l'image génétique observée, nous permettant de répondre aux questions posées en introduction:

1) L'étude de la variabilité génétique des populations de Guyane française a montré une forte hétérogénéité dans la distribution des polymorphismes amérindiens mitochondriaux. Par ailleurs, alors que la plupart des populations du continent possèdent les quatre composantes amérindiennes principales (haplogroupes A, B, C et D), nous avons observé pour deux populations de Guyane la présence de seulement deux de ces haplogroupes. En effet, les Emerillon de l'intérieur et les Palikur du littoral ne sont représentés que par les lignées A et B, et B et D respectivement. Ces particularités génétiques s'accompagnent d'une faible diversité

génétique de ces mêmes populations. En ce qui concerne l'analyse des marqueurs du chromosome Y, ce travail a révélé une contribution principalement locale avec plus de 80% de présence de la lignée amérindienne Q3*. Cependant, la même analyse a montré la présence de métissage chez trois populations (Palikur, Kaliña et Matsiguenga), ce que n'avait pas totalement détecté l'étude de l'ADN mitochondrial (uniquement les Kaliña).

2) D'après les éléments linguistiques, les Palikur seraient issus d'une ancienne migration de groupes de langues Arawak, dont l'origine se situerait de l'autre côté de l'Amazonie, dans la région Centre/Nord du Pérou. Afin de mettre en évidence d'éventuels liens génétiques entre les deux ensembles, nous avons comparé les Palikur aux Matsiguenga, un autre groupe Arawak. Cependant, malgré un taux satisfaisant de réussite d'amplification de l'ADN, *l'analyse n'a pu valider l'hypothèse linguistique rapprochant les Palikur des Arawak du Pérou sur le plan biologique. Ce postulat est donc à considérer avec précautions sur la seule base de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y.*

3) Les particularités génétiques observées pour les populations examinées ont immédiatement attiré notre attention. Afin d'interpréter au plus juste la mise en place de la variabilité génétique observée en Guyane française, les résultats ont alors été confrontés à ceux déjà obtenus par l'étude des polymorphismes du sang ainsi qu'aux données historiques, généalogiques, linguistiques et culturelles. De manière intéressante, il semble que les particularités génétiques des Emerillon et des Palikur apparaissent à la fois au niveau sanguin et moléculaire. De même, la composition génétique légèrement métissée des Kaliña apparaît aux mêmes niveaux. La confrontation de ces résultats aux données ethnologiques nous permet alors de confirmer les hypothèses émises.

4) En effet, les recensements démographiques relatent un goulot d'étranglement extrêmement serré chez les Emerillon, à travers lequel de nombreux variants génétiques (et probablement les génomes mitochondriaux C et D) ne seraient pas passés. Par ailleurs, l'observation généalogique des Palikur montre un choix du conjoint préférentiel caractérisé par une exogamie de clan exclusive, limitant par conséquent les flux géniques entre l'extérieur et cette population. De la même manière, l'absence d'apport d'allèles pourrait avoir eu raison de certains allèles chez ce groupe du littoral. Enfin, la confrontation de la sphère biologie et des généalogies amène un deuxième élément intéressant avec la présence de chromosomes Y non amérindiens chez des individus Palikur considérés comme métissés par leurs proches. De

même, les Kaliña se distinguent également par l'existence d'individus métissés. Ce métissage d'origine africaine est déjà démontré au plan biologique par les marqueurs sanguins classiques. Par ailleurs, l'étude de l'origine de la composante maternelle non amérindienne détectée chez les Kaliña a révélé des éléments intéressants quant à l'histoire du groupe supposé à l'origine de ce métissage. En effet, l'haplogroupe (L2d2) retrouvé chez certains individus métissés est géographiquement restreint à l'Afrique de l'Ouest et d'une extrême rareté chez les sujets africains testés. Sa répartition géographique montre que les "Noirs Marrons" sont certainement le vecteur de L2d2, car installés au contact des Kaliña (embouchure du Maroni) et descendant des esclaves rebellés, eux-mêmes originaires d'une région d'Afrique superposable à celle définie par plusieurs traceurs génétiques (ADNmt, rétrovirus HTLV-I et immunoglobulines). Remarquons que ce travail constitue la première description de la lignée mitochondriale L2d2 sur le continent américain. Enfin, les relations génétiques établies avec les marqueurs moléculaires montrent peu d'affinités entre les groupes étudiés. Alors que les groupes de l'intérieur Wayampi et Apalaí tendent à se rapprocher, les Emerillon, les Palikur et même les Kaliña qui relèvent pourtant du même rameau linguistique que les Apalaí montrent une indépendance génétique, vraisemblablement provoquée par les phénomènes précédemment décrits.

D'après les éléments de ce travail, nous démontrons que la dérive génétique n'est pas toujours consécutive à la mise en place biologique des populations amérindiennes. En ce qui concerne les groupes indiens de Guyane française, les événements historiques récents apparaissent comme les plus influents. Par ailleurs, nous apportons de nouveaux éléments biologiques à la recherche de l'origine précise de la contribution des groupes non amérindiens à l'évolution génétique de populations autochtones (amérindiennes) de la Guyane française. Enfin, il convient de remarquer le potentiel d'exploitation des échantillons sériques et hématiques. La réussite du protocole d'extraction d'ADN utilisé pour l'analyse des échantillons du Pr. Salzano nous autorise donc à envisager un futur test sur les prélèvements de Guyane. Pour terminer, dans la même perspective et à la lumière des résultats préliminaires obtenus pour le comportement de composantes génétiques au fil des générations, l'approche des populations par simulation informatique mériterait d'être poursuivie.

BIBLIOGRAPHIE

A

- Ackermann RR et Cheverud JM. 2004. Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:17946-17951.
- Alves-Silva J, da Silva Santos M, Guimaraes PE, Ferreira AC, Bandelt HJ, Pena SD, Prado VF. 2000. The ancestry of Brazilian mtDNA lineages. *Am J Hum Genet* 67:444-461.
- Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, de Bruij MHL, Coulson AR, Drouin J, Eperon IC, et al. 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature* 290:457-465.
- Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM, Howell N. 1999. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nat Genet* 23:147.
- Aquadro CF, Noon WA, Begun DJ. 1992. RFLP analysis using heterologous probs. In: Hoetzel AR, *Molecular Genetic Analysis of populations*, Rickwood and Hames Eds, pp115-117.
- Arcot SS, DeAngelis MM, Sherry ST, Adamson AW, Lamerdin JE, Deininger PL, Carrano AV, Batzer MA. 1997. Identification and characterization of two polymorphic Ya5 Alu repeats. *Mutat Res* 382:5-11.
- Arnaud E. 1980. O protestantismo entre os Índios Palikur do Rio Urucaú (Oiapoque, Brasil) – Notícia preliminar. *Revista de Antropologia (São Paulo)* 23: 99-102.
- Awadalla P, Eyre-Walker A, Smith JM. 1999. Linkage disequilibrium and recombination in hominid mitochondrial DNA. *Science* 286:2524-2525.

B

- Bailliet G, Rothhammer F, Carnese FR, Bravi CM and Bianchi NO. 1994. Founder mitochondrial haplotypes in Amerindian populations. *Am J Hum Genet* 54 :27-33.
- Bahn PG. 1993. 50,000-years-old Americans of Pedra Furada. *Nature* 362:114-115.
- Bandelt HJ, Lahermo P, Richards M, Macaulay V. 2001. Detecting errors in mtDNA data by phylogenetic analysis. *Int J Legal Med* 115:64-69.
- Bandelt HJ, Quintana-Murci L, Salas A, Macaulay V. 2002. The fingerprint of phantom mutations in mitochondrial DNA data. *Am J Hum Genet* 71:1150-1160.
- Bandelt HJ, Herrnstadt C, Yao YG, Kong QP, Kivisild T, Rengo C, Scozzari R, Richards M, Villems R, Macaulay V, Howell N, Torroni A, Zhang YP. 2003. Identification of Native American founder mtDNAs through the analysis of complete mtDNA sequences: some caveats. *Ann Hum Genet* 67:512-524.
- Batista dos Santos SE, Rodrigues JD, Ribeiro-dos-Santos AK, Zago MA. 1999. Differential contribution of indigenous men and women to the formation of an urban population in

- the Amazon region as revealed by mtDNA and Y-DNA. *Am J Phys Anthropol* 109:175-180.
- Battilana J, Bonatto SL, Freitas LB, Hutz MH, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Batzer MA, Hill K, Hurtado AM, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, Salzano FM. 2002. Alu insertions versus blood group plus protein genetic variability in four Amerindian populations. *Ann Hum Biol* 29:334-347.
- Batzer MA, Deininger PL, Hellmann-Blumberg U, Jurka J, Labuda D, Rubin CM, Schmid CW, Zietkiewicz E, Zuckerkandl E. 1996a. Standardized nomenclature for Alu repeats. *J Mol Evol* 42:3-6.
- Batzer MA, Arcot SS, Phinney JW, Alegria-Hartman M, Kass DH, Milligan SM, Kimpton C, Gill P, Hochmeister M, Ioannou PA, Herrera RJ, Boudreau DA, Scheer WD, Keats BJ, Deininger PL, Stoneking M. 1996b. Genetic variation of recent Alu insertions in human populations. *J Mol Evol* 42:22-29.
- Batzer MA, Deininger PL. 1991. A human-specific subfamily of Alu sequences. *Genomics* 9:481-487.
- Batzer MA, Deininger PL. 2002. Alu Repeats and Human Genomic Diversity. *Nature* 3:370-380.
- Begovich AB, McClure GR, Suraj VC, Helmuth RC, Fildes N, Bugawan TL, Erlich HA, Klitz W. 1992. Polymorphism, recombination, and linkage disequilibrium within the HLA class II region. *J Immunol* 148:249-258.
- Bergen AW, Wang C-Y, Tsai J, Jefferson K, Dey C, Smith KD, Park S-C, Tsai S-J, Goldman D. 1999. An Asian-Native American Paternal Lineage Identified by RPS4Y Resequencing and by Microsatellite Haplotyping. *Ann Hum Genet* 63:63-80.
- Bert F, Corella A, Gene M, Perez-Perez A, Turbon D. 2001. Major mitochondrial DNA haplotype heterogeneity in highland and lowland Amerindian populations from Bolivia. *Hum Biol* 73:1-16.
- Bert F, Corella A, Gene M, Perez-Perez A, Turbon D. 2004. Mitochondrial DNA diversity in the Llanos de Moxos: Moxo, Movima and Yuracare Amerindian populations from Bolivia lowlands. *Ann Hum Biol* 31:9-28.
- Bianchi NO, Bailliet G, Bravi CM, Carnese RF, Rothhammer F, Martínez-Marignac VL, Pena SDJ. 1997. Origin of Amerindian Y-chromosomes as inferred by the analysis of six polymorphic markers. *Am J Phys Anthropol* 102:79-89.
- Black FL, Santos SEB, Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Franco MHL, Hutz MH, Rieger TT, Kubo RR, Mestriner MA, Pandey JP. 1988. Genetic variation within the linguistic Tupi group: new data on three Amazonian tribes. *Ann Hum Biol* 15:337-351.

- Bogenhagen D, Clayton DA. 1974. The number of mitochondrial deoxyribonucleic acid genomes in mouse L and human HeLa cells. Quantitative isolation of mitochondrial deoxyribonucleic acid. *J Biol Chem* 249:7991-7995.
- Bois E, de Schutter R, Lopez C, de Sierra X. 1993. Les gens de Guyane. Eléments de compréhension pour une manière d'accueillir l'étranger. CIMADE.
- Bonato SL, Redd AJ, Salzano FM, Stoneking M. 1996. Lack of ancient Polynesian-Amerindian contact. *Am J Hum Genet* 59:253-258.
- Bonato SL et Salzano FM. 1997. A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc Nat Acad Sci USA* 94:1866-1871.
- Bonnet F. 1990. Analyse des données génétiques relatives à différentes ethnies de la Guyane française – Bilan et interprétation - . Mémoire de DEA: Anthropologie, option Anthropologie biologique ; Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Bookstein R, Lai CC, To H, Lee WH. 1990. PCR-based detection of a polymorphic BamHI site in intron 1 of the human retinoblastoma (RB) gene. *Nucleic Acids Res* 18:1666.
- Bortolini MC, Baptista C, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Salzano FM. 1998. Diversity in protein, nuclear DNA, and mtDNA in South Amerinds--agreement or discrepancy? *Ann Hum Genet* 62:133-145.
- Bortolini MC, Salzano FM, Bau CH, Layrisse Z, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Hill K, Hurtado AM, Castro-De-Guerra D, Bedoya G, Ruiz-Linares A. 2002. Y-chromosome biallelic polymorphisms and Native American population structure. *Ann Hum Genet* 66:255-259.
- Bortolini MC, Salzano FM, Thomas MG, Stuart S, Nasanen SP, Bau CH, Hutz MH, Layrisse Z, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Hill K, Hurtado AM, Castro-de-Guerra D, Torres MM, Groot H, Michalski R, Nymadawa P, Bedoya G, Bradman N, Labuda D, Ruiz-Linares A. 2003. Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am J Hum Genet* 73:524-39.
- Bosch E, Calafell F, Perez-Lezaun A, Comas D, Mateu E, Bertranpetit J. 1997 Population history of north Africa: evidence from classical genetic markers. *Hum Biol* 69:295-311.
- Boyd-Bowman P. 1976. Patterns of Spanish emigration to the Indies until 1600. *Hisp Am Hist Rev* 66:580-604
- Bravi CM, Sans M, Bailliet G, Martinez-Marignac VL, Portas M, Barreto I, Bonilla C, Bianchi NO. 1997. Characterization of mitochondrial DNA and Y-chromosome haplotypes in a Uruguayan population of African ancestry. *Hum Biol* 69:641-652.
- Bravi CM, Bailliet G, Martinez-Marignac VL, Bianchi NO. 2000. Origin of YAP+ lineages of the human Y-chromosome. *Am J Phys Anthropol* 112:149-158.

- Bravi CM. 2005. ¿Madre hay una sola? Filogeografía del ADN mitocondrial y el poblamiento humano de América. *Rev Arg Antropol Biol* 7:69.
- Brehm A, Pereira L, Bandelt HJ, Prata MJ, Amorim A. 2002. Mitochondrial portrait of the Cabo Verde archipelago: the Senegambian outpost of Atlantic slave trade. *Ann Hum Genet* 66:49-60
- Britten RJ, Baron WF, Stout DB, Davidson EH. 1988. Sources and evolution of human Alu repeated sequences. *Proc Natl Acad Sci USA* 85:4770-4774.
- Britten RJ. 1996. Evolution of Alu retroposon. In: Jackson M Strachan T and Dover G, *Human Genome Evolution* (eds), BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp 211-228.
- Brown MD, Hosseini SH, Torroni A, Bandelt HJ, Allen JC, Schurr TG, Scozzari R, Cruciani F, Wallace DC. 1998. mtDNA haplogroup X: An ancient link between Europe/Western Asia and North America? *Am J Hum Genet* 63:1852-1861.
- Brown WM, George M, Wilson AC. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci USA* 76:1967-1971.
- Brown WM, Praer EM, Wang A, Wilson AC. 1982. Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *J Mol Evol* 18:225-239.
- Bruzek J. 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *Am J Phys Anthropol* 117:157-68.

C

- Callegari-Jacques SM et Salzano F. 1989. Genetic variation within two linguistic Amerindian groups : relationship and population size. *Am J Phys Anthropol* 79:313-320.
- Callegari-Jacques SM, Salzano FM, Weimer TA, Hutz MH, Black FL, Santos SEB, Franco MHL, Guerreiro JF, Mestriner MA, Pandey JP. 1994. Further blood genetic studies on Amazonian diversity –data from four Indian groups. *Ann Hum Biol* 21: 465-481.
- Callegari-Jacques SM, Grattapaglia D, Salzano FM, Salamoni SP, Crossetti SG, Ferreira ME, Hutz MH. 2003. Historical genetics: spatiotemporal analysis of the formation of the Brazilian population. *Am J Human Biol* 15:824-834.
- Campbell, L. 1997. *American Indian Languages. The Historical Linguistics of Native America.* Bright W Editor, Oxford University Press
- Cann RL et Wilson AC, 1983. Length mutations in human mitochondrial DNA. *Genetics* 104:699-711.
- Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. 1987. Mitochondrial DNA and Human Evolution. *Nature* 325:31-36.
- Cann RL. 1994. MtDNA and Native Americans: a southern perspective. *Am J Hum Genet* 55:7-11.

- Cano RJ, Tiefenbrunner F, Ubaldi M, Del Cueto C, Luciani S, Cox T, Orkand P, Kunzel KH, Rollo F. 2000. Sequence analysis of bacterial DNA in the colon and stomach of the Tyrolean Iceman. *Am J Phys Anthropol* 112:297-309.
- Carroll ML, Roy-Engel AM, Nguyen SV, Salem AH, Vogel E, Vincent B, Myers J, Ahmad Z, Nguyen L, Sammarco M, Watkins WS, Henke J, Makalowski W, Jorde LB, Deininger PL, Batzer MA. 2001. Large-scale analysis of the Alu Ya5 and Yb8 subfamilies and their contribution to human genomic diversity. *J Mol Biol* 311:17-40.
- Carvajal-Carmona LG, Soto ID, Pineda N, Ortiz-Barrientos D, Duque C, Ospina-Duque J, McCarthy M, Montoya P, Alvarez VM, Bedoya G, Ruiz-Linares A. 2000. Strong Amerind/white sex bias and a possible Sephardic contribution among the founders of a population in northwest Colombia. *Am J Hum Genet* 67:1287-1295.
- Cavalli-Sforza LL, Bodmer WF. 1971. *The genetics of human populations*. WH Freeman, San Francisco.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. *The history and geography of human genes*. Abridged Paperback Edition; Princeton University Press; 413 p.
- Černý V, Hájek M, Cmejla R, Bružek J, Brdicka R. 2004. mtDNA sequences of Chadic-speaking populations from northern Cameroon suggest their affinities with eastern Africa. *Ann Hum Biol* 31:554-569
- Chagnon NA, Neel JV, Weitkamp L, Gershowitz H, Ayres M. 1970. The influence of cultural factors on the demography and pattern of gene flow from the Makiritare to the Yanomama Indians. *Am J Phys Anthropol* 32:339-350.
- Chatters J, Neves WA, Blum M. 1999. The Kennewick Man : a first multivariate analysis. *Cur Res Pleist* 16:87-90.
- Coia V, Destro-Bisol G, Verginelli F, Battaglia, Boschi I, Cruciani F, Spedini G, Comas D, Calafell F. 2005. MtDNA variation in North Cameroon: Lack of asian lineages and implications for back migration from Asia to sub-Saharan Africa. *Am J Phys Anthropol* 128:678-681.
- Cordaux R, Hedges DJ, Batzer MA. 2004. Retrotransposition of Alu elements: how many sources? *Trends Genet.* 20:464-467.
- Coudray C, Guitard E, El-Chennawi F, Larrouy G, Dugoujon JM. 2006a. Allele frequencies of 15 short tandem repeats (STRs) in three Egyptian populations of different ethnic groups. *Forensic Sci Int*. Publié en ligne.
- Coudray C, Guitard E, Keyser-Tracqui C, Melhaoui M, Cherkaoui M, Larrouy G, Dugoujon JM. 2006b. Population genetic data of 15 tetrameric short tandem repeats (STRs) in Berbers from Morocco. *Forensic Sci Int*. Publié en ligne.
- Crick FHC. 1970. Central dogma of molecular biology. *Nature* 227:561-563

Crubézy E. 1991. Caractères discrets et évolution. Exemple d'une population nubienne: Missimina (Soudan). Thèse: Archéologie; Université Bordeaux I.

Crubézy E, Braga J, Larrouy G. 2002. *Abrégé Anthropologie*. Ed (Masson), 305pp.

Crubézy E, Legal L, Fabas G, Dabernat H, Ludes B. 2006. Pathogeny of archaic mycobacteria at the emergence of urban life in Egypt (3400 BC). *Infect Genet Evol* 6:13-21.

D

Dalton, R. 2003. The coast road. *Nature* 422:10-12.

Daveau M, Rivat L, Langaney A, Afifi N, Bois E, Ropartz C. 1975. Gm and Inv allotypes in French Guiana Indians. *Hum Hered* 25:88-92.

Day IN, O'Dell SD, Cash ID, Humphries SE, Weavind GP. 1995. Electrophoresis for genotyping: temporal thermal gradient gel electrophoresis for profiling of oligonucleotide dissociation. *Nucleic Acids Res* 23:2404-2412.

Dean G. 1982. Porphyria variegata. *Acta Derm Venereol Suppl* 100:81-85.

Dejean CB, Keyser-Tracqui C, Crubézy E, Blandin P, Dugoujon JM, Ludes B, Avena S, Goicoechea AS, Carnese FR. 2005. DNA Antigo en restos esqueletales precolombinos de Pampa Grande, Prov. de Sata, Argentina. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 7:58.

Demarchi DA, Panzetta-Dutari GM, Colantonio SE, Marcellino AJ. 2001a. Absence of the 9-bp deletion of mitochondrial DNA in pre-Hispanic inhabitants of Argentina. *Hum Biol* 73:575-582.

Demarchi DA, Panzetta-Dutari GM, Motran CC, Lopez de Basualdo MA, Marcellino AJ. 2001b. Mitochondrial DNA haplogroups in Amerindian populations from the Gran Chaco. *Am J Phys Anthropol* 115:199-203.

Demirjian A, Goldstein H. 1976. New system for dental maturity based on seven and four teeth. *Ann Hum Biol* 3:411-421.

Dillehay TD and Collins MB. 1988. Early cultural evidence from Monte Verde in Chile. *Nature* 332: 150-152.

Dominguez-Bello MG. 2005. *H. pylori* Macroecology: Adaptations to human groups. Seminario da UFRGS. Séminaire, UFRGS.

Dornelles CL, Battilana J, Fagundes NJR, Freitas LB, Bonatto SL, Salzano FM. 2004. Mitochondrial DNA and Alu Insertions in a Genetically Peculiar Population: The Ayoreo Indians of Bolivia and Paraguay. *Am J Hum Biol* 16:479-488.

Dornelles CL, Bonatto SL, De Freitas LB, Salzano FM. 2005. Is haplogroup X present in extant South American Indians? *Am J Phys Anthropol* 127: 439-448

- Drancourt M, Aboudharam G, Signoli M, Dutour O, Raoult D. 1998. Detection of 400-year-old *Yersinia pestis* DNA in human dental pulp: an approach to the diagnosis of ancient septicemia. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:12637-12640.
- Drancourt M, Raoult D. 2002. Molecular insights into the history of plague. *Microbes Infect* 4:105-109.
- Dugoujon JM, Guitard E, Senegas MT, Grenand P, Bois E. 1994a. Gm and Km allotypes in Wayampi, Wayana and Emerillon Indians from French Guiana. *Ann Hum Biol* 21:335-345.
- Dugoujon JM, Maurieres P, Grenand P, Bois E. 1994b. Immunoglobulin allotypes (GM and KM) in three Amerindian populations of French Guiana. *Gene Geogr* 8:13-24.
- Dugoujon JM, Mourrieras B, Senegas MT, Guitard E, Sevin A, Bois E, Hazout S. Human. 1995. Genetic diversity (immunoglobulin GM allotypes), linguistic data, and migrations of Amerindian tribes. *Hum Biol* 67:231-249.
- Dugoujon JM, Hazout S, Loirat F, Mourrieras B, Crouau-Roy B, Sanchez-Mazas A. 2004. GM haplotype diversity of 82 populations over the world suggests a centrifugal model of human migrations. *Am J Phys Anthropol* 125:175-192.

E

- Easton RD, Merriwether DA, Crews DE, Ferrell RE. 1996. MtDNA variation in the Yanomami: evidence for additional New World founding lineages. *Am J Hum Genet* 59:213-225.
- Elson JL, Turnbull DM, Howell N. 2004. Comparative genomics and the evolution of human mitochondrial DNA: assessing the effects of selection. *Am J Hum Genet* 74:229-238.
- Emmons LH, Feer F. 1990. Neotropical rainforest mammals, a field guide. The University of Chicago Press, Chicago.
- Eshleman JA, Malhi RS, Smith DG. 2003. Mitochondrial DNA studies of Natives Americans: conceptions and misconceptions of the population prehistory of the Americas. *Evol Anthropol* 12:7-18.

F

- Faerman M, Bar-Gal GK. 1998. Determining the sex of infanticide victims from the late Roman era through ancient DNA analysis. *J Archaeol Sci* 25:861-865.
- Fagundes NJ, Bonatto SL, Callegari-Jacques SM, Salzano FM. 2002. Genetic, geographic, and linguistic variation among South American Indians: possible sex influence. *Am J Phys Anthropol* 117:68-78.
- Falconer DS. 1985. Introduction to quantitative genetics. Longman, Londres.

- Felsenstein J. 2002. PHYLIP Phylogeny Inference Package. Version 3.6 (alpha3). Seattle: Department of Genome Sciences, University of Washington.
- Fernando O, Mota P, Lima M, Silva C, Montiel R, Amorim A, Prata MJ. 2005. Peopling of the Azores Islands (Portugal): data from the Y chromosome. *Hum Biol* 77:189-199.
- Fisher DL, Holland MM, Mitchell L, Sledzik PS, Wilcox AW, Wadhams M, Weedn VW. 1993. Extraction, evaluation, and amplification of DNA from decalcified and undecalcified United States Civil War bone. *J Forensic Sci* 38: 60-68.
- Forster P, Harding R, Torroni A, Bandelt H-J. 1996. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *Am J Hum Genet* 59:935-945.
- Franklin RE et Gosling RG. 1953a. Molecular configuration in sodium thymonucleate. *Nature* 171:742.
- Franklin RE et Gosling RG. 1953b. Evidence for 2-chain helix in crystalline structure of sodium desoxyribonucleate. *Nature* 172:156.
- Fraser A. 1967. Gametic disequilibrium in multigenic systems under normalizing selection. *Genetics* 55:507-512.
- Fu YX. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915-925.
- Fuselli S, Tarazona-Santos E, Dupanloup I, Soto A, Luiselli D, Pettener D. 2003. Mitochondrial DNA diversity in South America and the genetic history of Andean highlanders. *Mol Biol Evol* 20:1682-1691.

G

- Garber TL, Butler LM, Trachtenberg EA, Erlich HA, Rickards O, De Stefano G, Watkins DI. 1995. HLA-B alleles of the Cayapa of Ecuador: new B39 and B15 alleles. *Immunogenetics* 42:19-27.
- García-Bour J, Perez-Perez A, Alvarez S, Fernandez E, Lopez-Parra AM, Arroyo-Pardo E, Turbon D. 2004. Early population differentiation in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia: ancient mtDNA sequences and Y-chromosome STR characterization. *Am J Phys Anthropol* 123:361-370.
- Geerdink RA, Nijenhuis LE, Van Loghem E, Li Fo Sjoë E. 1974. Blood groups and immunoglobulin groups in Trio and Wajana Indians from Surinam. *Am J Hum Genet* 26:45-53.
- Gershowitz H, Layrisse M, Layrisse Z, Neel JV, Chagnon N, Ayres M. 1972. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. II. Eleven blood-group systems and the ABH-Le secretor traits. *Ann Hum Genet* 35:261-269.

- Ghose C, Perez-Perez GI, Dominguez-Bello MG, Pride DT, Bravi CM, Blaser MJ. 2002. East Asian genotypes of *Helicobacter pylori* strains in Amerindians provide evidence for its ancient human carriage. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:15107-15111.
- Gibbons A. 1996. Anthropology: The Peopling of the Americas. *Science* 274: 31-33.
- Gibbons A. 1997. Y chromosome shows that Adam was African. *Science* 278:804-805.
- Giles RE, Blanc H, Cann HM, Wallace DC. 1980. Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci USA* 77:6715-6719.
- Gill P, Jeffreys AJ, Werrett DJ. 1985. Forensic application of DNA "fingerprint". *Nature* 318:577-579.
- Gillin J. 1963. Tribes of the Guianas. In: *The tropical forest tribes. Handbook of South American Indians, Tome III:799-860.* New-York Cooper Square Publishers.
- Gillooly JF, Allen AP, West GB, Brown JH. 2005. The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:140-145.
- Ginther C, Corach D, Penacino GA, Rey JA, Carnese FR, Hutz MH, Anderson A, Just J, Salzano FM, King MC. 1993. Genetic variation among the Mapuche Indians from the Patagonian region of Argentina: mitochondrial DNA sequence variation and allele frequencies of several nuclear genes. *EXS* 67:211-219
- Goicoechea AS, Carnese FR, Dejean C, Avena SA, Weimer TA, Estalote AC, Simões ML, Palatnik M, Salamoni SP, Salzano FM, Callegari-Jacques SM. 2001a. New genetic data on Amerindians from the Paraguayan Chaco. *Am J Human Biol* 13 660-667.
- Goicoechea AS, Carnese FR, Dejean C, Avena SA, Weimer TA, Franco MH, Callegari-Jacques SM, Estalote AC, Simões ML, Palatnik M, Salzano FM. 2001b. Genetic relationships between Amerindian populations of Argentina. *Am J Phys Anthropol* 115:133-143.
- González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001a. Craniometric variation and the settlement of the Americas: testing hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyses. *Am J Phys Anthropol* 116:154-165.
- González-José R, Dahinten S, Hernández M. 2001b. The settlement of Patagonia: a matrix correlation study. *Hum Biol* 73: 233-248.
- González-José R, Garcia-Moro C, Dahinten S, Hernández M. 2002. Origin of Fuegian-Patagonians: an approach to population history and structure using R-matrix and matrix permutation methods. *Am J Human Biol* 14:308-320.
- González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli, HM, Sardi M, Rosales A, Van Der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 425:62-65.

- González-José R. 2003. El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento americano. Tesis: Biología Animal, Antropología Biológica. Universitat de Barcelona.
- González-José R, Martínez Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005a. La acción de la selección natural en la variación craneofacial de humanos modernos. *Rev Arg Antropol Biol* 7:71.
- González-José R, Ramírez-Rozzi F, Sardi M, Martínez Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005b. Functional-cranial approach to the influence of Economic Strategy on skull morphology. *Am J Phys Anthropol* 128:757-771.
- González-Pérez E, Via M, Esteban E, López-Alomar A, Mazières S, Harich N, Kandil M, Dugoujon JM, Moral P. 2003. Alu insertions in the Iberian Peninsula and North West Africa – Genetic boundaries or Melting Pot? *Coll. Antropol* 27:491-500.
- Graven L, Passarino G, Semino O, Boursot P, Santachiara-Benerecetti S, Langaney A, Excoffier L. 1995. Evolutionary correlation between control region sequence and restriction polymorphisms in the mitochondrial genome of a large Senegalese Mandenka sample. *Mol Biol Evol* 12:334–345
- Greenberg JH, Turner CG II, Zegura SL. 1986. The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental, and genetic evidence. *Curr Anthropol* 27:477–497.
- Grenand F, Grenand P. 1979. Les Amérindiens de Guyane française aujourd'hui : éléments de compréhension. *Bull Soc Américanistes* 66: 361-382.
- Grenand P, Grenand F. 1985. La question amérindienne en Guyane française : Eléments d'histoire amérindienne. *Ethnies* 11-2:11-17 ; 23-26.
- Grenand F, Grenand P, 1987. La côte d'Amapá, de la bouche de l'Amazone à la baie d'Oyapock, à travers la tradition orale Palikur. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Antropologia, Belém, Pará, 3- 1, 1-78.*
- Guhl F, Jaramillo C, Vallejo GA, Yockteng R, Cardenas-Arroyo F, Fornaciari G, Arriaza B, Aufderheide AC. 1999. Isolation of *Trypanosoma cruzi* DNA in 4,000-year-old mummified human tissue from northern Chile. *Am J Phys Anthropol* 108:401-407.
- Guirand F. 1992. *Mythologie Générale*. Larrousse, Paris, 448pp.

H

- Hall TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl Acids Symp Ser* 41:95-98
- Hamada H, Petrino MG, Kakunaga T. 1982. A novel repeated element with Z-DNA-forming potential is widely found in evolutionarily diverse eukaryotic genomes. *Proc Natl Acad Sci USA* 79:6465-6469.

- Hammer MF. 1994. A recent insertion of an Alu element on the Y-chromosome is a useful marker for human populations studies. *Mol Biol Evol* 11:749-761.
- Hammer MF. 1995. A recent common ancestry for human Y chromosomes. *Nature* 378:376-378.
- Hammer MF, Horai S. 1995 Y chromosomal DNA variation and the peopling of Japan. *Am J Hum Genet* 56: 951-962.
- Harich N. 2002. Caractéristiques anthropogénétiques de la population Berbère du Moyen-Atlas: analyse comparative du polymorphisme des dermatoglyphes, des marqueurs classiques et d'ADN à l'échelle méditerranéenne et mondiale. Thèse de doctorat-ès-Sciences; Université de Chouab Doukkali, Faculté des Sciences El Jadida.
- Hasegawa M, Di Rienzo A, Kocher TD, Wilson AC. 1993. Toward a more accurate time scale for the human mitochondrial DNA tree. *J Mol Evol* 37:347-354.
- Hedges SB. 1992. The number of replications needed for accurate estimation of the bootstrap P value in phylogenetic studies. *Mol Biol Evol* 9:366-369.
- Herrnstadt C, Elson JL, Fahy E, Preston G, Turnbull DM, Anderson C, Ghosh SS, Olefsky JM, Beal MF, Davis RE, Howell N. 2002. Reduced-Median-Network Analysis of Complete Mitochondrial DNA Coding-Region Sequences for the Major African, Asian, and European Haplogroups. *Am J Hum Genet* 70: 1152-1171.
- Heyer E, Zietkiewicz E, Rochowski A, Yotova V, Puymirat J, Labuda D. 2001. Phylogenetic and familial estimates of mitochondrial substitution rates: study of control region mutations in deep-rooting pedigrees. *Am J Hum Genet* 69:1113-1126.
- Hill K, Hurtado AM. 1996. Ache life history. New York: Aldine de Gruyter.
- Holden C. 1999. Kennewick Man gets his day in the lab. *Science* 283:1239–1240.
- Holden C. 2000a. More tests for K Man. *Science* 287:963.
- Holden C. 2000b. Bones decision rattles researchers. *Science* 289:2257.
- Holland MM, Fisher DL, Mitchell LG, Rodriguez WC, Canik JJ, Merrill CR, Weedn VW. 1993. Mitochondrial DNA sequence analysis of human skeletal remains: identification of remains from the Vietnam War. *J Forensic Sci* 38: 542-553.
- Horai S, Kondo R, Nakagawa-Hattori Y, Hayashi S, Sonoda S, Tajima K. 1993. Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mtDNA. *Mol Biol Evol* 10:23-47.
- Horai S, Hayasaka K, Kondo R, Tsugane K, Takahata N. 1995. Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:532-536.
- Houck CM, Rinehart FP, Schmid CW. 1979. A ubiquitous family of repeated DNA sequences in the human genome. *J Mol Biol* 132:289-306.

Howard JM. 2002. "Mitochondrial Eve", "Y Chromosome Adam", testosterone, and human evolution. *Riv Biol* 95:319-325.

Hurault J. 1965. La population des Indiens de Guyane française. *Population* 20:603-632; 801-828.

Hurles ME, Veitia R, Arroyo E, Armenteros M, Bertranpetit J, Perez-Lezaun A, Bosch E, Shlumukova M, Cambon-Thomsen A, McElreavey K, Lopez De Munain A, Rohl A, Wilson IJ, Singh L, Pandya A, Santos FR, Tyler-Smith C, Jobling MA. 1999. Recent male-mediated gene flow over a linguistic barrier in Iberia, suggested by analysis of a Y-chromosomal DNA polymorphism. *Am J Hum Genet* 65:1437-1448.

I-J

Ingman M, Kaessmann H, Paabo S, Gyllensten U. 2000. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 408:708-713.

International Human Genome Sequencing Consortium. 2001. A physical map of the human genome. *Nature* 409:934-941.

Izquierdo C. 2005. When "health" is not enough: societal, individual and biomedical assessments of well-being among the Matsigenka of the Peruvian Amazon. *Soc Sci Med* 61:767-783.

Jackson BA, Wilson JL, Kirbah S, Sidney SS, Rosenberger J, Bassie L, Alie JAD, McLean DC, Garvey WT, Ely B. 2005. Mitochondrial DNA genetic diversity among four ethnic groups in Sierra Leone. *Am J Phys Anthropol* 128:156-163.

Jeffreys AJ, Wilson V Thein SL. 1985. Individual-specific "fingerprints" of human DNA. *Nature* 316:76-79.

Jelinek WR, Toomey TP, Leinwand L, Duncan CH, Biro PA, Choudary PV, Weissman SM, Rubin CM, Houck CM, Deininger PL, Schmid CW. 1980. Ubiquitous, Interspersed Repeated Sequences in Mammalian Genomes. *Proc Natl Acad Sci USA* 77:1398-1402.

Jelinek WR, Haynes SR. 1983. The mammalian Alu family of dispersed repeats. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 47:1123-30.

Jobling M, Tyler-Smith C. 2003. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nat Rev Genet* 4:598-612.

Jones M. 2003. Ancient DNA in pre-Columbian archaeology: a review. *J Archaeol Sci* 30:629-635.

Jorgensen G. 1981. Human genetics and infectious diseases. *Munch Med Wochenschr* 123:1447-1452.

K

- Karafet TM, Zegura SL, Vuturo-Brady J, Posukh O, Osipova L, Wiebe V, Romero F, Long J, Harihara S, Jin F, Dashnyan B, Gerelsaikhan T, Omoto K and Hammer MF. 1997. Y-chromosome markers and trans-Bering strait dispersals. *Am J of Phys Anthropol* 102:301-314.
- Karafet TM, Zegura SL, Posukh O, Osipova L, Bergen A, Long J, Goldman D, Klitz W, Harihara S, de Knijff P, Wiebe V, Griffiths RC, Templeton AR and Hammer MF. 1999. Ancestral asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes. *Am J Hum Genet* 64:817-831
- Kazanji M, Gessain A. 2003. Human T-cell lymphotropic virus types I and II (HTLV-I/II) in French Guiana: clinical and molecular epidemiology. *Cad Saúde Pública, Rio de Janeiro* 19:1227-1240.
- Keyeux G, Rodas C, Gelvez N, Carter D. 2002. Possible migration routes into South America deduced from mitochondrial DNA studies in Colombian Amerindian populations. *Hum Biol* 74:211-233.
- Keyser-Tracqui C, Crubezy E, Ludes B. 2003. Nuclear and mitochondrial DNA analysis of a 2,000-year-old necropolis in the Egyin Gol Valley of Mongolia. *Am J Hum Genet* 73:247-260.
- Kivisild T, Tolk HV, Parik J, Wang Y, Papiha SS, Bandelt HJ, Villems R. 2002. The emerging limbs and twigs of the East Asian mtDNA tree. *Mol Biol Evol* 19:1737-1751.
- Klug A. 1968. Rosalind Franklin and the discovery of the structure of DNA. *Nature* 219: 808-844.
- Kohlrausch FB, Callegari-Jacques SM, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, Hill K, Hurtado AM, Salzano FM, Hutz MH. 2005. Geography influences microsatellite polymorphism diversity in Amerindians. *Am J Phys Anthropol* 126:463-470.

L

- Lahiri DK, Nurnberger JI Jr. 1991. A rapid non-enzymatic method for the preparation of HMW DNA from blood for RFLP studies. *Nucleic Acids Res* 19:5444
- Lalueza C, Perez-Perez A, Prats E, Cornudella L, Turbon D. 1997. Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Hum Mol Genet* 6:41-46.
- Lalueza-Fox C. 1996. Mitochondrial DNA Haplogroups in Four Tribes from Tierra del Fuego-Patagonia: Inferences about the Peopling of the Americas. *Hum Biol* 68:853-871.
- Lalueza-Fox C, Gilbert MT, Martinez-Fuentes AJ, Calafell F, Bertranpetit J. 2003. Mitochondrial DNA from pre-Columbian Ciboneys from Cuba and the prehistoric colonization of the Caribbean. *Am J Phys Anthropol* 121:97-108.

- Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33:402-416.
- Langaney A. 1998. *Les Hommes*. Armand Colin Ed. pp 159-184.
- Larrouy G, Marty Y, Ruffié J. 1964a. Etude hémotypologique des populations indiennes de Guyane française. Les groupes érythrocytaires. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 71:107-117.
- Larrouy G, Marty Y, Ruffié J. 1964b. Etude hémotypologique des populations indiennes de Guyane française. Les groupes sériques du système Gm. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 71:119-123.
- Layrisse M, Layrisse Z, Garcia E, Wilbert J, 1962. Blood groups Antigens of the Pemon Indians of Venezuela. *Am J Phys Anthropol* 20:411-420.
- Lee ST, Nicholls RD, Jong MT, Fukai K, Spritz RA. 1995. Organization and sequence of the human P gene and identification of a new family of transport proteins. *Genomics* 26:354-363.
- Lell JT, Sukernik RI, Stariskovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill P, Wallace DC. 2002. The dual origin and siberian affinities of Native American Y chromosomes. *Am J Hum Gen* 70:192-206.
- Lewis CM Jr, Tito RY, Lizarraga B, Stone AC. 2004. Land, language, and loci: mtDNA in Native Americans and the genetic history of Peru. *Am J Phys Anthropol* 127:351-360.
- Lewontin RC, Kojima K. 1960. The evolutionary dynamics of complex polymorphisms. *Evolution* 14:450-472.
- Loewy AG, Siekevitz P. 1974. *Biologie cellulaire*. Masson et Cie, Eds. Paris.

M

- MacEachern S. 2000. Genes, Tribes, and African History. *Curr Anthropol* 99: 357-384.
- Malhi RS, Smith DG. 2002. Brief communication: Haplogroup X confirmed in prehistoric North America. *Am J Phys Anthropol* 119:84-86.
- Marrero AR, Das Neves Leite FP, De Almeida Carvalho B, Peres LM, Kommers TC, Da Cruz IM, Salzano FM, Ruiz-Linares A, Da Silva Junior WA, Bortolini MC. 2005. Heterogeneity of the genome ancestry of individuals classified as White in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Am J Hum Biol* 17:496-506.
- Marroig G et Cheverud JM. 2004. Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys? *Am Nat* 163:417-428.

- Mateu E, Comas D, Calafell F, Pe´rez-Lezaun A, Abade A, Bertranpetit J. 1997. A tale of two islands: population history and mitochondrial DNA sequence variation of Bioko and Sa˜o Tome´, Gulf of Guinea. *Ann Hum Genet* 61:507–518
- Matson GA, Sutton HE, Swanson J and Robinson A. 1968. Distribution of blood groups among Indians in South America. VI. In Paraguay. *Am J Phys Anthropol* 29:81-98.
- Mazières S, Sevin A, Bonnet F, Crubézy E, Salzano FM, Larrouy G. Genetic Studies in French Guiana Populations: Synthesis. *Am J Phys Anthropol*. Soumis pour publication.
- Mazières S, Guitard E, Sevin A, Joly N, Dugoujon J-M, Salzano F, Larrouy G, Crubézy E. 2006. Structure génétique et histoire biologique de trois populations amérindiennes de Guyane française. *Anthropo* 11:51-59.
- Meltzer DJ. 1997. Anthropology: Monte Verde and the Pleistocene Peopling of the Americas. *Science* 276: 754-755.
- Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *Am J Phys Anthropol* 98:411-430.
- Merriwether DA, Hall WW, Vahlne A and Ferrel RE. 1996. mtDNA variation indicates Mongolia may have been the source for the founding population for the new world. *Am J Hum Genet* 59:204-212.
- Mesa NR, Mondragòn MC, Soto ID, Parra MV, Duque C, Ortiz-Barrientos D, García LF, Velez ID, Bravo ML, Munera JG, Bedoya G, Bortolini MC, Ruiz-Linares A. 2000. Autosomal, mtDNA and Y-chromosome diversity in Amerinds: Pre- and Post-Columbian Patterns of gene flow in South America. *Am J Hum Genet* 67: 1277-1286.
- Meyer S, Weiss G, von Haeseler A. 1999. Pattern of nucleotide substitution and rate heterogeneity in the hypervariable regions I and II of human mtDNA. *Genetics* 152:1103–1110.
- Mighell AJ, Markham AF, Robinson PA. 1997. Alu sequences. *FEBS Lett.* 417:1-5.
- Mishmar D, Ruiz-Pesini E, Golik P, Macaulay V, Clark AG, Hosseini S, Brandon M, Easley K, Chen E, Brown MD, Sukernik RI, Olckers A, Wallace DC. 2003. Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:171-176.
- Mitchell RJ, Hammer MF. 1996. Human evolution and the Y chromosome. *Curr Opin Genet Dev* 6:737-742.
- Monsalve MV, Cardenas F, Guhl F, Delaney AD, Devine DV. 1996. Phylogenetic analysis of mtDNA lineages in South American mummies. *Ann Hum Genet* 60: 293-303.
- Moorrees CF, Fanning EA, Hunt EE. 1963a. Formation and resorption of three deciduous yeeth in children. *Am J Phys Anthropol* 21:205-213.

- Moorrees CF, Fanning EA, Hunt EE. 1963b. Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *J Dental Research* 42:1490-1502.
- Moraga ML, Rocco P, Miquel JF, Nervi F, Llop E, Chakraborty R, Rothhammer F, Carvallo P. 2000. Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the southern cone of the continent. *Am J Phys Anthropol* 113:19-29.
- Moraga M, Santoro CM, Standen VG, Carvallo P, Rothhammer F. 2005. Microevolution in prehistoric Andean populations: chronologic mtDNA variation in the desert valleys of northern Chile. *Am J Phys Anthropol* 127:170-181.
- Morell V. 1998. Kennewick Man's trials continue. *Science* 280:190-192.
- Mourant AE, Kopec AC, Domaniewska-Sobczak K. 1958. The ABO blood groups; Comprehensive tables and maps of world distribution. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- MtDNA Population Database. 2002. *For Sci Com* 4(2).
- Muggiati A. 1971. O Último Quilombo. *Rev Manchete* 9: 648-657.
- Mullis K, Faloona F, Scharf S, Saiki R, Horn G, Erlich H. 1986. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 51:263-273.
- Munoz S, Vollrath V, Vallejos MP, Miquel JF, Covarrubias C, Raddatz A, Chianale J. 1998. Genetic polymorphisms of CYP2D6, CYP1A1 and CYP2E1 in the South-Amerindian population of Chile. *Pharmacogenetics* 8:343-351.

N

- Neel JV, Ward RH. 1972. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. VI. Analysis by F-statistics (including a comparison with the Makiritare and Xavante). *Genetics* 72:639-666.
- Neel JV, Gershowitz H, Spielman RS, Migliazza EC, Salzano FM, Oliver WJ. 1977. Genetic studies of the Macushi and Wapishana Indians. II. Data on 12 genetic polymorphisms of the red cell and serum proteins: gene flow between the tribes. *Hum Genet* 37:207-220.
- Neel JV. 1978. The population structure of an Amerindian tribe, the Yanomama. *Annu Rev Genet* 12:365-413.
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA* 70: 3321-3323.
- Nei M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann Hum Genet* 41: 225-233.
- Nei M. 1986. Definition and estimation of fixation indices. *Evolution* 40: 643-645.

- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia University Press.
- Nei M, Tajima F, Tateno Y. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. *J Mol Evol* 19:153–170.
- Nei M, Roychoudhury A K. 1993. Evolutionary relationships of human populations on a global scale. *Mol Biol Evol* 10: 927-943.
- Nei M, Takezaki N. 1996. The root of the phylogenetic tree of human populations. *Mol Biol Evol* 13, 170-177.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1989. Extra continental biological relationships of early South American human remains: a multivariate analysis. *Ciencia e Cultura, J Braz Assoc Adv Sc* 41:566-575.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1990. The origin of the first Americans: an analysis based on the cranial morphology of early South American human remains. *Am J Phys Anthropol* 81:274.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1991. Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *J Hum Evol* 21:261-273.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1998. The Zhoukoudian Upper Cave skull 101 as seen from the Americas. *J Hum Evol* 34:219-222.
- Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R, Powell K. 2003. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World. *J Hum Evol* 45:759-782.
- Neves WA, Hubbe M. 2005a. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: implications for the settlement of the New World. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:18309-18314.
- Neves WA, Hubbe M. 2005b. Os pioneiros das Americas. *Nossa História*. 22:16-19.
- Nimuendajú C. 1926. Die Palikur Indianer ünder ihre Nachbarn. *Göteborgs Kongl. Vet. Vitt. Hand.* 31 (2).
- Novick GE, Novick CC, Yunis J, Yunis E, Martinez K, Duncan GG, Troup GM, Deininger PL, Stoneking M, Batzer MA, et al. 1995. Polymorphic human specific Alu insertions as markers for human identification. *Electrophoresis* 16:1596-601.
- Novick GE, Novick CC, Yunis J, Yunis E, Antunez de Mayolo P, Scheer WD, Deininger PL, Stoneking M, York DS, Batzer MA, Herrera RJ. 1998. Polymorphic Alu insertions and the Asian origin of Native American populations. *Hum Biol* 70:23-29.

Olivio PD, Van de Walle MJ, Laipis PJ, Hauswirth WW. 1983. Nucleotide sequence evidence for rapid genotypic shifts in the bovine mitochondrial DNA D-loop. *Nature* 306:400-402.

O'Rourke DH, Suarez BK. 1985. Patterns and correlates of genetic variation in South Amerindians. *Ann Hum Biol* 13:13-31.

Ota T. 1993. *DISPAN: Genetic distance and phylogenetic analysis*. University Park: Institute of Molecular Evolutionary Genetics, The Pennsylvania State University.

P-Q

Pääbo S. 1989. Ancient DNA: extraction, characterization, molecular cloning, and enzymatic amplification. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:1939-43.

Page RDM. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 357-358.

Parra EJ, Marcini A, Akey J, Martinson J, Batzer MA, Cooper R, Forrester T, Allison DB, Deka R, Ferrell RE, Shriver MD. 1998. Estimating african american admixture proportions by use of population-specific alleles. *Am J Hum Genet* 63:1839-1851

Pena SD, Santos FR, Bianchi NO, Bravi CM, Carnese FR, Rothhammer F, Gerelsaikhan T, Munkhtuja B, Oyunsuren T. 1995. A major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nat Genet* 11:15-16.

Perna NT, Batzer MA, Deininger PL, Stoneking M. 1992. Alu insertion polymorphism: a new type of marker for human population studies. *Hum Biol* 64:641-648.

Piercy R, Sullivan KM, Benson N, Gill P. 1993. The application of mitochondrial DNA typing to the study of white Caucasian genetic identification. *Int J Legal Med* 106:85-90.

Powell JF et Neves WA. 1999. Craniofacial morphology of the first Americans: Pattern and process in the peopling of the New World. *Yearb Phys Anthropol* 42:153-158.

Price R, Price S. 2004. *Les Marrons. Culture en Guyane*. Eds. Vents d'ailleurs, 2^{ème} édition.

Pucciarelli HM, Neves WA, Gonzalez-Jose R, Sardi ML, Rozzi FR, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. *Homo* 57:133-150.

R

Raoult D, Aboudharam G, Crubézy E, Larrouy G, Ludes B, Drancourt M. 2000. Molecular identification by "suicide PCR" of *Yersinia pestis* as the agent of medieval black death. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:12800-12803.

- Ray DA, Walker JA, Hall A, Llewellyn B, Ballantyne J, Christian AT, Turteltaub K, Batzer MA. 2005. Inference of human geographic origins using Alu insertion polymorphisms. *Forensic Sci Int* 153:117-124.
- Raymond M et Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Heredity* 86:248-249
- Razafindrazaka H. 2006. Diversité du système GM des Aluku de la Guyane française. Mémoire de Master 2. Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Reidla M, Kivisild T, Metspalu E, Kaldma K, Tambets K, Tolk HV, Parik J, Loogvali EL, Derenko M, Malyarchuk B, et al. 2003. Origin and diffusion of mtDNA haplogroup X. *Am J Hum Genet* 73:1178-1190.
- Ribeiro-dos-Santos AKC, Santos SEB, Machado AL, Guapindaia V, Zago MA. 1996. Heterogeneity of mitochondrial DNA haplotypes in Pre-Colombian natives of the Amazon region. *Am J Phys Anthropol* 101:29-37.
- Ribeiro-dos-Santos AKC, Guerreiro JF, Santos SE, Zago MA. 2001. The split of the Arara population: comparison of genetic drift and founder effect. *Hum Hered* 51:79-84.
- Ribeiro-dos-Santos AKC, Pereira JM, Lobato MR, Carvalho BM, Guerreiro JF, Batista Dos Santos SE. 2002. Dissimilarities in the process of formation of Curiau, a semi-isolated Afro-Brazilian population of the Amazon region. *Am J Hum Biol* 14:440-447.
- Richter C, Park JW, Ames BN. 1988. Normal oxidative damage to mitochondrial and nuclear DNA is extensive. *Proc Natl Acad Sci USA* 85:6465-6467.
- Rickards O, Martinez Labarga C, Lum JK, De Stefano GF and Cann RL. 1999. mtDNA history of the Cayapa Amerinds of Ecuador : Detection of additional founding lineages for the Native American populations. *Am J Hum Genet* 65:519-530.
- Rocco PP, Morales CG, Moraga MV, Miquel JFP, nervi FO, Llop ER, Carvallo PS, Rothhammer FE. 2002. Composición genética de la población chilena. *Rev Méd Chile* 130:125-131.
- Rodriguez-Delfin LA, Rubin-de-Celis VE, Zago MA. 2001. Genetic diversity in an Andean population from Peru and regional migration patterns of Amerindians in South America: data from Y chromosome and mitochondrial DNA. *Hum Hered* 51:97-106.
- Roger AR, Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic distances. *Mol Biol Evol* 9:552-569.
- Rollo F, Ermini L, Luciani S, Marota I, Olivieri C, Luiselli D. 2006. Fine characterization of the Iceman's mtDNA haplogroup. *Am J Phys Anthropol*. Publié en ligne.
- Roosevelt AC, Lima da Costa M, Lopes Machado C, MichabM, Mercier N, Valladas H, Feathers J, Barnett W, Imazio da Silveira M, Henderson A, Sliva J, Chernoff B, Reese DS, Holmann JA, Toth N, Schick K. 1996. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the Peopling of the Americas. *Science* 272: 373-384.

- Rosa A, Brehm A, Kivisild T, Metspalu E, Villems R. 2004. MtDNA profile of West Africa Guineans: towards a better understanding of the Senegambia region. *Ann Hum Genet* 68:340-352
- Rostain S. 1994. L'occupation amérindienne ancienne du littoral de Guyane. 953 p, 2 tomes. Thèse: archéologie; Université de Paris 1, Paris.
- Rothhammer F et Silva C. 1990. Craniometrical variation among South American prehistoric populations: climatic, altitudinal, chronological, and geographic contributions. *Am J Phys Anthropol* 82: 9-17.
- Rothhammer F et Bianchi NO. 1995. Origin and distribution of B mtDNA lineage in South America. *Am J Hum Genet* 56: 1247-1248.
- Rothhammer F, Silva C, Callegari-Jacques SM, Llop E, Salzano FM. 1997. Gradients of HLA diversity in South American Indians. *Ann Hum Biol* 24 : 197-208.
- Rothschild BM, Martin LD, Lev G, Bercovier H, Bar-Gal GK, Greenblatt C, Donoghue H, Spigelman M, Brittain D. 2001. Mycobacterium tuberculosis complex DNA from an extinct bison dated 17,000 years before the present. *Clin Infect Dis* 33:305-311.
- Ruffié J, Ducos J, Larrouy G, Marty Y, Ohayon. 1967. Sur la fréquence élevée des anticorps anti-A et anti-B de haut titre dans les tribus amérindiennes. Rôle possible comme facteur sélectif. *C. R. Acad. Sc. Paris* 264:1792-1795.
- Ruffié J, Colombiès P. 1985. Génétique générale et humaine. Masson. Paris.
- Ruiz-Linares A, Ortíz-Barrientos D, Figueroa M, Mesa N, Múnera JG, Bedoya G, Vélez ID, García LF, Pérez-Lezaun A, Bertranpetit J, Feldman MW, Goldstein DB. 1999. Microsatellites provide evidence for Y-chromosome diversity among the founders of the New-World. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:6312-6317.
- Rupert JL, Monsalve MV, Kidd KK, Tan C, Hochachka PW, Devine DV. 2003. Selective pressure has not acted against hypercoagulability alleles in high-altitude Amerindians. *Ann Hum Genet* 67:426-432

S

- Saitou W, Nei M. 1987. The neighbour-joining method. A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol* 4: 406-425.
- Salas A, Richards M, De la Fe T, Lareu MV, Sobrino B, Sanchez-Diz P, Macaulay V, Carracedo A. 2002. The making of the African mtDNA landscape. *Am J Hum Genet* 71:1082-1111.
- Salas A, Richards M, Lareu MV, Scozzari R, Coppa A, Torroni A, Macaulay V, Carracedo A. 2004. The African diaspora: mitochondrial DNA and the Atlantic slave trade. *Am J Hum Genet* 74:454-465.

- Salas A, Carracedo A, Richards M, Macaulay V. 2005a. Charting the ancestry of African Americans. *Am J Hum Genet* 77:676-680.
- Salas A, Richards M, Lareu MV, Sobrino B, Silva S, Matamoros M, Macaulay V, Carracedo A. 2005. Shipwrecks and founder effects: divergent demographic histories reflected in Caribbean mtDNA. *Am J Phys Anthropol* 128:855-860.
- Salem AH, Ray DA, Xing J, Callinan PA, Myers JS, Hedges DJ, Garber RK, Witherspoon DJ, Jorde LB, Batzer MA. 2003. Alu elements and hominid phylogenetics. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:12787-12791.
- Salo WL, Aufderheide AC, Buikstra J, Holcomb TA. 1994. Identification of *Mycobacterium tuberculosis* DNA in a pre-Columbian Peruvian mummy. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:2091-2094.
- Salzano FM. 1957. The blood groups of South American Indians. *Am J Phys Anthropol* 15:555-579.
- Salzano FM. 1961. Studies on the Caingang Indians. III. Blood group. *Am J Phys Anthropol* 19:391-404.
- Salzano FM. 1964. Blood groups of Indians from Santa Catarina, Brazil. *Am J Phys Anthropol* 22:91-106.
- Salzano FM. 1971. The ongoing evolution of latin American populations. Ed. FM Salzano, Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Ill. USA, 717 p.
- Salzano FM, Black FL, Callegari-Jacques SM, Santos SEB, Weimer TA, Mestriner MA, Pandey JP, Hutz MH, Rieger TT. 1988. Genetic variation within a linguistic group: Apalai-Wayana and other Carib tribes. *Am J Phys Anthropol* 75:347-356.
- Salzano FM. 1991. Interdisciplinary approaches to the human biology of South Amerindians. *Hum Biol* 63:875-882.
- Salzano FM. 1992. O velho e o novo: antropologia física e historia indígena. In: Carneiro da Cunha. *Historia dos Indios no Brasil*. São Paulo: Companhia das Letras. p27-36.
- Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Weimer TA et al. 1997a. Electrophoretic protein polymorphisms in Kaingang and Guarani Indians of Southern Brazil. *Am J Human Biol* 9:505-512.
- Salzano FM, Franco MHL, Weimer TA et al. 1997b. The Brazilian Xavante Indians revisited: new protein genetic studies. *Am J Phys Anthropol* 104:23-34.
- Salzano FM. 2002. Molecular variability in Amerindians: widespread but uneven information. *An Acad Bras Cienc* 74:223-263.
- Sans M, Weimer TA, Franco MH, Salzano FM, Bentancor N, Alvarez I, Bianchi NO, Chakraborty R. 2002. Unequal contributions of male and female gene pools from

- parental populations in the African descendants of the city of Melo, Uruguay. *Am J Phys Anthropol* 118:33-44.
- Santos FR, Rodriguez-Delfin L, Pena SD, Moore J, Weiss KM. 1996. North and South Amerindians may have the same major founder Y chromosome haplotype. *Am J Hum Genet* 58:1369-1370.
- Santos FR, Pandya A, Tyler-Smith C, Pena SD, Schanfield M, Leonard WR, Osipova L, Crawford MH, Mitchell RJ. 1999. The central Siberian origin for native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 64:619-628.
- Santos FR. 2004. The Pre-columbian peopling of America: by the Y chromosome. VIII Congreso de la Asociación Biológica "Dra. Adelaida de Díaz Ungría". Venezuela.
- Santos SEB, Ribeiro-Dos Santos AKC, Gueerreiro JF, Santos EJM, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Mestriner MA, Franco MHL, Hutz MH, Salzano FM. 1998. New proteic genetic studies in six Amazonian Indian populations. *Ann Hum Biol* 25:505-522.
- Schaid DJ. 2004. Linkage disequilibrium testing when linkage phase is unknown. *Genetics* 166:505-512.
- Schmitt A. 2002. Estimation de l'âge au décès des sujets adultes à partir du squelette : des raisons d'espérer. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 14:51-73.
- Schmitt R, Bonatto SL, Freitas LB, Muschner VC, Hill K, Hurtado AM, Salzano FM. 2004. Extremely limited mitochondrial DNA variability among the Aché Natives of Paraguay. *Ann Hum Biology* 31:87-94.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L. 2000. Arlequin version 2.000: a software for population genetics data analysis. Geneva: Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva.
- Schurr TG, Ballinger SW, Gan YY et al. 1990. Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. *Am J Hum Genet* 46:613-623.
- Schurr TG, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Wallace DC. 1999. Mitochondrial DNA variation in Koryaks and Itel'men: population replacement in the Okhotsk Sea-Bering Sea region during the Neolithic. *Am J Phys Anthropol* 108:1-39.
- Schurr TG. 2002. A molecular anthropological perspective on the peopling of the Americas. *Athena Review* 3:62-107.
- Schurr TG, Sherry ST. 2004. Mitochondrial DNA and Y chromosome diversity and the peopling of the Americas: evolutionary and demographic evidence. *Am J Hum Biol* 16:420-439.
- Seielstad M. 2000. Asymmetries in the maternal and paternal genetic histories of Colombian populations. *Am J Hum Genet* 67:1062-1066.

- Seielstad M, Yuldasheva N, Singh N, Underhill P, Oefner P, Shen P, Wells RS. 2003. A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas. *Am J Hum Genet* 73:700-705.
- Silva WA Jr, Bonatto SL, Holanda AJ, Ribeiro-Dos-Santos AK, Paixao BM, Goldman GH, Abe-Sandes K, Rodriguez-Delfin L, Barbosa M, Paco-Larson ML, Petzl-Erler ML, Valente V, Santos SE, Zago MA. 2002. Mitochondrial genome diversity of Native Americans supports a single early entry of founder populations into America. *Am J Hum Genet* 71:187-192.
- Skaletsky H, Kuroda-Kawaguchi T, Minx PJ, Cordum HS, Hillier L, Brown LG, Repping S, Pyntikova T, Ali J, Bieri T, et al. 2003. The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes. *Nature* 423:825-837.
- Smith DG, Malhi RS, Eshleman J, Lorenz JG, Kaestle FA. 1999. Distribution of mtDNA haplogroup X among Native North Americans. *Am J Phys Anthropol* 110 271-284.
- Sokal RR, Oden NL, Thomson BA. 1999. A problem with synthetic maps. *Hum Biol* 71:1-13.
- Southern EM. 1975. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. *J Mol Biol* 98:503-517.
- Starace F. 1998. Guide des serpents et amphibènes de Guyane. Ibis rouge éditions, Guadeloupe, Guyane.
- Steward JH, Métraux A. 1963. Tribes of the peruvian and ecuatorial montaña. In: Steward JH editor. *Handbook of South American Indians*. III. The tropical forest tribes. p 535-551.
- Stone A, Stoneking M. 1993. Ancient DNA from a pre-Colombian Amerindian population. *Am J Phys Anthropol* 92:463-471.
- Stone A, Stoneking M. 1998. MtDNA analysis of a Prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 62:1153-1170.
- Stone AC, Stoneking M. 1999. Analysis of ancient DNA from a prehistoric Amerindian cemetery. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 354:153-159.
- Stoneking M. 1994. Mitochondrial DNA and Human Evolution. *J Bioenergetics Biomembranes* 26:251-259.
- Stoner GL, Jobes DV, Fernandez Cobo M, Agostini HT, Chima SC, Ryschkewitsch CF. 2000. JC virus as a marker of human migration to the Americas. *Microbes Infect* 2:1905-1911.

T

- Tarazona-Santos E, Carvalho-Silva DR, Pettener D, Luiselli D, De Stefano GF, Martinez Labarga C, Rickards O, Tyler-Smith C, Pena SDJ and Santos FR. 2001. Genetic differentiation in South Amerindians is related to environmental and cultural diversity: Evidence from the Y chromosome. *Am J Hum Genet* 68:1485-1496.

- Tchen P, Bois E, Feingold N, Grenand F, Degos L. 1978. Histocompatibility antigens in two American Indian tribes of French Guiana. *Tissue Antigens* 11:315-319.
- Telmon N, Allery J-P, Blanc A, Gainza D, Rougé D. 2004, Comparaison de méthodes de détermination histologique et scopique de l'âge à partir de l'extrémité sternale de la 4ème côte. *Antropo* 7: 203-209.
- Thèves C. 2006. Recherche de mutations ponctuelles de l'ADNmt dans l'os pour une détermination de l'âge. Thèse: Anthropologie, EHESS.
- Thomas MG, Parfitt T, Weiss DA, Skorecki K, Wilson JF, le Roux M, Bradman N, Goldstein DB. 2000. Y Chromosomes Traveling South: The Cohen Modal Haplotype and the Origins of the Lemba – the Black Jews of Southern Africa. *Am J Hum Genet* 66: 674-686.
- Titus-Trachtenberg EA, Rickards O, De Stefano GF, Erlich HA. 1994. Analysis of HLA class II haplotypes in the Cayapa Indians of Ecuador: a novel DRB1 allele reveals evidence for convergent evolution and balancing selection at position 86. *Am J Hum Genet* 55:160-167.
- Tomas G, Seco L, Seixas S, Faustino P, Lavinha J, Rocha J. 2002. The peopling of Sao Tome (Gulf of Guinea): origins of slave settlers and admixture with the Portuguese. *Hum Biol* 74:397-411.
- Torres MM, Bravi CM, Bortolini MC, Duque C, Callegari-Jacques S, Ortiz D, Bedoya G, Groot de Restrepo H, Ruiz-Linares A. 2006. A revertant of the major founder Native American haplogroup C common in populations from northern South America. *Am J Hum Biol* 18:59-65.
- Torrioni A, Schurr TG, Yang C-C, Szathmary EJE, Williams RC, Schanfields MS, Troup GA, Knowler WC, Lawrence DN, Weiss KM and Wallace DC. 1992. Native American Mitochondrial DNA Analysis Indicates That the Amerind and the Na-Dene Populations Were Founded by Two Independent Migrations. *Genetics* 130:153-162.
- Torrioni A, Schurr TG, Cabell MF, Brown MB, Neel JV, Larsen M, Smith DG, Vullo CM and Wallace DC. 1993. Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *Am J Hum Genet* 53:563-590.
- Torrioni A, Neel JV, Barrantes R, Schurr TG, Wallace DC. 1994. Mitochondrial DNA “clock” for the Amerinds and its implications for timing their entry into North America. *Proc Nat Acad Sci USA* 91:1158–1162.
- Tortevoye O, Tuppin P, Peneau C, Carles G, Gessain A. 2000. Decrease of human T-cell lymphotropic virus type I prevalence and low incidence among pregnant women from a high endemic ethnic group in French Guiana. *Int J Cancer* 87:534-538.
- Tournamille C, Colin Y, Cartron JP, Le Van Kim C. 1995. Disruption of a GATA motif in the Duffy gene promoter abolishes erythroid gene expression in Duffy-negative individuals. *Nat Genet* 10:224-228.

Trachtenberg EA, Erlich HA, Rickards O, DeStefano GF, Klitz W. 1995. HLA class II linkage disequilibrium and haplotype evolution in the Cayapa Indians of Ecuador. *Am J Hum Genet* 57:415-424.

Trovoada MJ, Pereira L, Gusmão L, Abade A, Amorim A, Prata MJ. 2003. Pattern of mtDNA variation in three populations from São Tomé e Príncipe. *Ann Hum Genet* 68:40-54.

U

Ubaldi M, Luciani S, Marota I, Fornaciari G, Cano RJ, Rollo F. 1998. Sequence analysis of bacterial DNA in the colon of an Andean mummy. *Am J Phys Anthropol* 107:285-295.

Ullu E, Tschudi C. 1984. Alu sequences are processed 7SL RNA genes. *Nature* 312:171-172.

Underhill PA, Jin L, Zeman R, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL. 1996. A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history. *Proc Natl Acad Sci USA* 93:196-200.

Underhill P, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, Yang WH, Kauffman E, Bonn -Tamir B, Bertrampetit J, Francalacci P, Ibrahim M, Jenkins T, Kidd JR, Mehdi SQ, Seielstad MT, Wells RS, Piazza A, Davis RW, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL, Oefner PJ. 2000. Y Chromosome Sequence Variation and the History of Human Population. *Nat Genet* 26:358-361.

Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Shen P, Mirazon LM, Foley RA, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL. 2001. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann Hum Genet* 65:43-62

Urban G. 1992. A historia da cultura brasileira segundo as linguas nativas. In: Carneiro da Cunha. *Historia dos Indios no Brasil*. S o Paulo: Companhia das Letras. p87-103.

V-W

Van Dooren S, Gotuzzo E, Salemi M, Watts D, Audenaert E, Duwe S, Ellerbrok H, Grassmann R, Hagelberg E, Desmyter J, Vandamme A-M. 1998. Evidence for a post-Columbian introduction of human T-cell lymphotropic virus in Latin America. *J Gen Virol* 79:2695-2708.

Vigilant L, Stoneking M, Harpending H, Hawkes K, Wilson AC. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253:1503-1507.

Vona G, Falchi A, Moral P, Cal  CM, Varesi L. 2005. Mitochondrial sequence variation in the Guahibo amerindian population from Venezuela. *Am J Phys Anthropol* 127:361-369.

Wallace DC, Garrison K, Knowler WC. 1985. Dramatic founder effects in Amerindian mitochondrial DNAs. *Am J Phys Anthropol* 68:149-155.

- Wang XL, Liu SX, McCredie RM, Wilcken DE. 1996. Polymorphisms at the 5'-end of the apolipoprotein AI gene and severity of coronary artery disease. *J Clin Invest* 98:372-377.
- Ward RH, Neel JV. 1970. Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. IV. A comparison of a genetic network with ethnohistory and migration matrices; a new index of genetic isolation. *Am J Hum Genet* 22:538-561.
- Ward RH, Gershowitz H, Layrisse M, Neel JV. 1975. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XI. Gene frequencies for 10 blood groups and the ABH-Le secretor traits in the Yanomama and their neighbors; the uniqueness of the tribe. *Am J Hum Genet* 27:1-30.
- Ward RH, Neel JV. 1976 The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XIV. Clines and their interpretation. *Genetics* 82:103-121.
- Ward RH, Frazier BL, Dew-Jager K, Paabo S. 1991. Extensive mitochondrial diversity within a single Amerindian tribe. *Proc Natl Acad Sci USA* 88:8720-8724.
- Ward RH, Salzano FM, Bonatto SL, Hutz ML, Coimbra CEA Jr, Santos RV. 1996. Mitochondrial Indian Tribes DNA Polymorphism in Three Brazilian Indian Tribes. *Am J Hum Biol* 8:317-323.
- Watkins WS, Rogers AR, Ostler CT, Wooding S, Bamshad MJ, Brassington AM, Carroll ML, Nguyen SV, Walker JA, Prasad BV, Reddy PG, Das PK, Batzer MA, Jorde LB. 2003. Genetic variation among world populations: inferences from 100 Alu insertion polymorphisms. *Genome Res* 13:1607-1618.
- Watson E, Forster P, Richards M, Bandelt H-J. 1997. Mitochondrial footprints of human expansions in Africa. *Am J Hum Genet* 61:691-704
- Watson JD et Crick FHC. 1953. A structure for desoxyribose nucleic acid. *Nature* 171:737-738.
- Watson JD. 1970. *Molecular biology of the gene*. W.A. Benjamin, Inc. Second Edition, New York.
- Wright S. 1969. *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago.

Y-X-Z

- Y Chromosome Consortium. 2002. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. *Genome Res* 12:339-348.
- York DS, Blum VM, Low JA, Rowold DJ, Puzyrev V, Saliukov V, Odinkova O, Herrera RJ. 1999. Phylogenetic signals from point mutations and polymorphic Alu insertions. *Genetica* 107:163-170.

- Zegura SL, Karafet TM, Zhivotovsky LA, Hammer MF. 2004. High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. *Mol Biol Evol* 21:164-75.
- Zembrzuski VM, Callegari-Jacques SM, Hutz MH. 2004. Ausencia de estratificación poblacional en descendientes de europeos del sur de Brasil. In: VIII Congreso de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica, Caracas (Venezuela).
- Zuckerkandl E, Pauling L. 1965. Molecules as documents of evolutionary history. *J Theoret Biol* 8:357-366.

ANNEXES

ANNEXE1: PUBLICATION SOUMISE A L'AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY

Genetic Studies in French Guiana Populations: Synthesis

Stéphane Mazières,¹ André Sevin,¹ Françoise Bonnet,² Eric Crubézy,¹
Francisco M. Salzano,³ Georges Larrouy¹

¹*Centre d'Anthropologie, Université Paul Sabatier, CNRS, UMR 8555, 31000 Toulouse, France*

²*Institut Claudius Regaud, 20-24 rue du Pont Saint-Pierre, 31052 Toulouse, France*

³*Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15053, 91501-970 Porto Alegre, RS, Brazil*

Abbreviated title: FRENCH GUIANA INDIANS GENETICS

KEY WORDS Blood genetic markers; French Guiana Natives

Number of text pages: 14

75 references, 3 tables, 5 figures

Grant sponsor : Direction Régionale des Affaires Culturelles en Guyane; Grant sponsor: Ministère de la Culture; Grant sponsor: Centre National de la Recherche Scientifique.

Correspondence to:

Prof. Eric Crubézy, Centre d'Anthropologie, Faculté de Médecine, 37, allées Jules Guesde, 31000 Toulouse, France. Telephone number: (00 33) 05 6114 5980; Fax number: (00 33) 05 6114 5979; E-mail: crubezy.eric@free.fr

ABSTRACT Twelve blood group and protein systems from a total of 819 individuals from six tribal groups (Apalaí-Wayana, Emerillon, Kaliña, Palikur Wayampi and Wayana) living in French Guiana and Brazil were compared with each other and integrated with previous results from 17 other South Amerindian populations studied for the same genetic markers. Using correspondence analysis, map methodologies and maximum linkage cluster analysis developed with the UPGMA method, we attempted to establish the genetic position of these tribes among South American Indians. Peripheral positions for the Emerillon and the Palikur were observed. Ethnohistorical data in French Guiana suggest that a strong founder effect for the former and endogamy for the latter could have generated the genetic differentiation of these two ethnic groups. However, when considered in a wider context, all French Guiana Natives cluster together, in an intermediate position as compared to 17 other Amerindian groups studied for the comparison.

Since the first genetic studies on the Yanomama, the Makiritare and their neighboring populations from Venezuela and northern Brazil (Layrisse et al., 1962; Arends et al., 1967, 1970; Chagnon et al., 1970; Gershowitz et al., 1970, 1972; Ward et al., 1970, 1975; Ward and Neel, 1976; Weitkamp and Neel, 1970; Neel et al., 1977, 1980; Smouse and Ward, 1978; Neel, 1978), the Amazonian Native populations have gathered much interest from the genetic point of view and reports are nowadays numerous for the classical markers (Matson et al., 1968; Kirk et al., 1974; Geerdink et al., 1974a,b; Black et al., 1988; Callegari-Jacques and Salzano, 1989; Cavalli-Sforza et al., 1994; Callegari-Jacques et al., 1994; Salzano et al., 1988, 1997a,b; Olsson et al., 1998; Santos et al., 1998; Battilana et al., 2002; Barjas-Castro et al., 2003). Recently, molecular genetics is also yielding inferences for the present and past societies of this peculiar area of South America (Ribeiro-dos-Santos et al., 1996; Bortolini et al., 1998; Fagundes et al., 2002; Dornelles et al., 2004, 2005; Kohlrausch et al., 2005).

Primary data concerning the French Guiana Indians have been collected as early as the 1960's (Larrouy et al., 1964a,b; Bois and Feingold, 1972; Daveau et al., 1975; Tchen et al., 1978a,b, 1981; Dugoujon et al., 1994 a,b, 1995); nevertheless, they have been unequally examined as compared to other South American Indian populations. Indeed, no relevant DNA studies are available for these populations. In addition, works that have been reported about the genetic relationships of South American populations have mostly dealt with French Guiana hinterland tribes (O'Rourke and Suarez, 1985; Black et al., 1988; Salzano et al., 1988; Callegari-Jacques and Salzano, 1989; Callegari-Jacques et al., 1994; Luiselli et al., 2000), so that no analysis including all five French Guiana Indians has ever been performed.

We recently started a long-range investigation of French Guiana populations with molecular markers, and to set the background we reviewed the data for blood group and protein systems among five French Guiana and one Brazilian Amerindian groups. The present study is the first to include the two populations living on the French Guiana coast. These six populations were then compared with 17 others examined for the same genetic markers, and the following questions were addressed: 1) What are the genetic relationships between all French Guiana Natives and the neighboring Apalaí-Wayana? and 2) What is the genetic position of French Guiana populations, including coastal groups, in South America?

MATERIALS AND METHODS

History and demography

French Guiana is characterized by clear geographic and demographic distinctions. The coast, where 90% of the population lives, consists of narrow sandy offshore stretches flanked by mudflats. The rest of the country is covered by rainforest and is sparsely populated. Ethnological and demographic data of French Guiana Amerindians obtained before 1947 are generally inaccurate. The earliest documents date from the end of the 16th century, and most of them originate from Jesuit missions. Recent data derive essentially from the works of Hurault (1965), Bois (1967), and Grenand and Grenand (1978, 1979, 1985).

Their demographic history has been established and reveals the presence of about 9500 individuals in the coastal part of French Guiana in the 17th century, a number that began to decrease to reach less than 500 in the second half of the 18th century. Data related to the interior show the same pattern. Three thousand Wayana and 400 Emerillon were estimated to live in 1770, and 6000 Wayampi in 1824 before diminishing to a total of 900 persons in the middle of the 20th century. Nowadays, all populations are on the increase, with 3300 Amerindians estimated to live in French Guiana in the 1980's (Grenand and Grenand, 1979).

Interior populations

Wayampi These Tupi-Guarani Indians came from the lower Amazonian region and Xingu area in Brazil at the end of the 18th century (Grenand and Grenand, 1985). A total of 501 persons are currently living in two communities along the upper Oyapock river. Of these, 283 inhabit three villages near Trois-Sauts, and 218 two villages in the Camopi area. The Wayampi living in Trois-Sauts are in contact with related communities from Brazil. The Wayampi system of family relationships is based on preferential marriages between cross cousins or between classificatory non-cousins. A previous genetic report showed a high degree of endogamy and very limited crossbreeding with non-Indian groups (Dugoujon et al., 1994a).

Emerillon These Tupi-speaking Indians have been settled in French Guiana since the 16th century. Grenand and Grenand (1979) noted that the Emerillon escaped extinction in the 1950's when they were reduced to 52 individuals only. As a consequence, they constitute the smallest group of French Guiana Indians with barely more than 120 persons estimated in the Camopi area and along the Oyapock and Maroni rivers (Dugoujon et al., 1994a).

Wayana This Indian group, almost completely isolated until the middle of the 19th century, was less affected by epidemics. Consequently, it constitutes the most numerous native group among the Indian tribes of the hinterland (Grenand and Grenand, 1979); some

550 persons are scattered over ten villages along the upper Maroni and Litani rivers. The Wayana language is classified in the Carib linguistic family. Their system of family relationships is based on preferential marriages between classificatory non-cousins that results in a theoretically high degree of consanguinity (Grenand and Grenand, 1985). This system however is counterbalanced by the custom requiring that sons-in-law come from outside the village.

Apalaí-Wayana The Apalaí-Wayana inhabit the Paru river area, in Brazil, next to the frontier with French Guiana. They result from a fusion that occurred at the end of the 19th century between two Carib tribes, the Apalaí and the Wayana. Their population is estimated as 260 persons. The social structure of the Carib tribes is usually matrilineal, but the Apalaí-Wayana differ from this pattern by showing a patrilineal structure (Salzano et al., 1988).

Coastal populations

Three groups inhabit the littoral of French Guiana and Brazil (State of Amapá). One of them, the Arawak-Lokono, are fairly acculturated and the other two are described below.

Kaliña Also known as Galibi, these Carib-speaking Indians are the largest group of French Guiana, with approximately 2000 persons living in the northwestern part of the country, near the estuary of the Maroni and Mana rivers. About 5000 Kaliña previously occupied the northern part of French Guiana, but epidemics reduced this population to 200 in 1790. The Kaliña communities are organized around patriarchal units in which the sons-in-law owe obedience to the family head. Previous studies showed that the Kaliña have an important degree of non-Indian admixture compared to the other tribes (Larrouy et al., 1964a).

Palikur The Palikur were the first inhabitants of the coastal region. This Arawak-speaking group may have come from the upper Xingu, in the Southwest part of the State of Pará (Brazil). Vicente Pinzon first identified them in 1550 at the western side of the Amazon mouth, and in the 19th century Henri Coudreau registered their presence at the Urucaú river, in the Oyapock region of Brazil (Arnaud, 1980). Nowadays, 400 Palikur occupy the Oyapock estuary in French Guiana, while 600 Palikur live in the Urucaú river region, in Brazil. The social structure of this ethnic group is made up of clans, and unions are only allowed between them.

Samples

Our study includes samples from 683 French Guiana individuals distributed as follows : 42 Emerillon from the Camopi and Tampock rivers, 81 Wayampi from Camopi and Trois-Sauts, 304 Palikur from the Oyapock estuary, 156 Kaliña and 100 Wayana (Fig. 1). All samples

were collected during the 1964 to 1985 missions, led by one of us (G.L.), under the auspices of the Centre National de la Recherche Scientifique (Centre d'Hématologie, Toulouse, France). All blood samples were collected with vacutainers containing EDTA or ACD anticoagulants and conserved in isothermal boxes at 4°C.

Methods

Each of the 683 specimens was examined for 12 blood systems, six immunologic (MN, Ss, Rhesus, P, Diego, Duffy), four serum (GM, KM, haptoglobin, Group Specific Component), and two enzyme (PGM1, ACP) markers. These 12 systems were chosen due to their high degree of polymorphism. All analyses were performed at Toulouse's Hemotypology Laboratory. The Gm and Km allotypes were determined by the classical hemagglutination inhibition method, with human antisera (Field and Dugoujon, 1989). The transferrin, Rhesus "d", PGM2 and G2M*23 markers were excluded from the statistical analysis due to their monomorphism in South American Indians (Tchen et al., 1978a,b, 1981; Salzano et al., 1988). The ABO and Kell systems, which are also monomorphic in South American Indians, were included to evaluate admixture.

Data for the ABO system in all five populations derive from Larrouy et al. (1964a) results; the Gm haplotypes in the Emerillon, Wayampi and Wayana come from Dugoujon et al. (1994a,b, 1995) and those for the rhesus system in the Wayampi from Tchen et al. (1981). In addition, 136 Apalaí-Wayana (Fig. 1) previously described by Salzano et al., (1988) were included in the analysis.

South American Natives included for comparison

A total of 17 other South Amerindian tribes (Fig. 1) were considered using results from the literature (Black et al., 1988; Callegari-Jacques et al., 1994; Salzano et al., 1997a,b; Santos et al., 1998; Luiselli et al., 2000; Goicoechea et al., 2001a; Battilana et al., 2002). These tribes are briefly described below. The numbers in parentheses represent sample sizes.

In this study, the Tupi linguistic family is the most represented. The *Cinta Larga* (105) are actually a community composed of four Tupi-Mondé subgroups: Mã, Kaki, Kabã and Ubiei (Callegari-Jacques et al., 1994). Also known as Matetamãe, these hunter-gatherers are estimated to number 655 persons scattered in six villages, at the border of the states of Rondonia and Mato Grosso, in Brazil. The *Karitiana* (87) speak a language of the Tupi-Ariken family, and are estimated to number 129 persons (Callegari-Jacques et al., 1994). For the *Surui* (53), only those located in the Aripuanã Indian Park, at the border between the states of Rondônia and Mato Grosso, were analyzed (Callegari-Jacques et al., 1994). These Tupi-speaking Indians are also referred to as Surui-Paiter.

The following tribes also speak a Tupi language but belong to the large Tupi-Guarani sub-family. The *Tenharim* (23) were previously mentioned as "Parintintin" (Métraux and Nimuendaju, 1963). About 360 Tenharim are estimated to live in the southern part of the state of Amazonas, in Brazil (Santos et al., 1998). Like all the Amazonian tribes, they practice agriculture but also rubber gathering. The *Urubu-Kaapor* (193) are estimated to number 710 persons distributed over 17 villages in the northwest of the state of Maranhão, Brazil. Alternative names exist to designate them: "Ka'apor", "Kaaporté" or "Kambo" (Black et al., 1988). The *Asurini* (150) are divided in two communities: Akwã-Asurini, numbering about 150 persons in the lower Araguaia river, in the Brazilian state of Pará; and Asurini of Xingu, with about 54 persons, at the margins of the Xingu river; both speak a Tupi language (Black et al., 1988). The *Parakanã* (117) live just at the south of the Asurini of Xingu. The *Aché* (99) are a Paraguayan tribe of the Tupi linguistic family (Battilana et al., 2002). They are also known under the names of "Guayakí", "Guoyagui", or "Axe" and are found in the forests of eastern Paraguay (Métraux and Baldus, 1963). The *Guarani* (27) inhabit the region between the Paraguay and Paraná rivers and constitute the southernmost enclave of the very large and widely distributed Tupi linguistic family. About 3,000 Guarani Indians currently live in southern Brazil. Of these, two-thirds speak mbya and one-third the ñandeva language. The Guarani sample included in our study was obtained among mbya-speaking individuals (Salzano et al., 1997b; Battilana et al., 2002).

The Kararaô, the Caingang, and the Xavante represent the Gê linguistic group in this study. The *Kararaô* (32) are a Cayapo subgroup. They inhabit the margins of the Xingu river, and suffered in the past the disastrous consequences of epidemics: at the time of the work of Callegari-Jacques et al., (1994), only 36 individuals were numbered. The *Caingang* (227) are, along with the Guarani, one of the largest tribes of southern Brazil with around 15,000 individuals distributed over 25 localities (Métraux and Baldus, 1963; Salzano et al., 1997b). The 227 individuals studied inhabit two communities located in the county of Laranjeiras do Sul and Manoel Ribas, Brazilian state of Paraná. The *Xavante* (85), numbering around 10,000 persons, are distributed along several villages in six reservations, in the state of Mato Grosso, Brazil (Salzano et al., 1997a).

Finally, four Argentinean and one Andean populations were also included in the analysis. The *Quechua* (141) are the only representatives of Andean populations in this analysis. Those examined are from the Tayacaja Province (Luiselli et al., 2000). The *Choroti* (23), *Mataco* (90) and *Toba* speak a language classified within the Mataco-Guaicuru stock and occupy the northern Chaco region (Goicoechea et al., 2001b). The *Mapuche* (239) speak a language of

the Araucanian group classified within the Southern Andean division. They arrived to Argentina from Chile in the 17th century and their population is now estimated at 50,000 (Goicoechea et al., 2001a).

Statistical analysis

Allele frequencies were analyzed for the Hardy-Weinberg equilibrium test, and heterozygosity for each of the 12 blood group and protein systems was then calculated with the formula: $H=1-\sum_i(p_i^2)$. The genetic relationships among populations were successively considered by correspondence (Greenacre, 1984), color-graded maps (Piazza et al., 1981) and maximum linkage cluster analysis (dendrograms). All correspondence analyses (CA) were performed using the SPAD software (Ward, 1963) and calculated using Rogers' distance (CISIA, 1987). The CA allow a visual interpretation of the genetic differences between populations and indicates the relative weight of each allele to the observed dispersion. When added to geographic coordinates, a color-graded map (Piazza et al., 1981) is obtained for each PC axis, using the UNIRAS A/S SOBERG (Denmark) program. In each map, the values of the color-graded scale indicate the coordinates of the populations in this axis. The purpose is to reduce the dimensionality of the data matrix of gene frequencies x populations using an interpolation or smoothing algorithm so that scores distribution can be mapped onto the study area. Afterwards, the genetic variation thus obtained can be confronted with ethnohistorical hypotheses (Cavalli-Sforza et al., 1994). Criticisms have been made in relation to the appropriateness of this approach (Sokal et al., 1999), but they were properly answered by Rendine et al. (1999). Dendrograms were then established using the UPGMA method and Cavalli-Sforza's distance (Cavalli-Sforza and Edwards 1967), with the PHYLIP (Felsenstein, 2002) and TREEVIEW (Page, 1996) programs. The reliability of the trees was tested by bootstrap replications, following Hedges (1992).

RESULTS

Table 1 presents the allele frequencies for the 10 genetic systems plus ABO. The Hardy-Weinberg equilibrium tests performed in the codominant systems listed in this table and in Table 2 generally yielded non-significant results, with three exceptions. Since the total number of tests done was 86, this figure is not much different from that expected by chance alone. Random deviations are expected with the sample sizes considered here. Generally only *ABO*0* is observed in Amerindian groups (Matson et al., 1968; Tchen et al., 1981; Salzano et al., 1988; Olsson et al., 1998; Santos et al., 1998), but *ABO*A* or *ABO*B* alleles were found in

low frequencies among the Palikur, Wayampi and Kaliña. Allele *Kell**K, of the Kell system, was only found in low frequency among the Kaliña (data not shown).

As for the 10 other systems listed in Table 1, the most marked intertribal differences occur in the MN system (*MN**M: Emerillon, 0.47; Apalaí-Wayana, 0.91) and haptoglobin (*HP**I: Wayampi, 0.50; Palikur, 0.84), while in ACP this difference is of 11% (Kaliña, 0.78; Emerillon, 0.89). No tribe presents especially remarkable differences in gene frequencies compared to the others. In terms of heterozygosity, as expected since four alleles were identified in it against two in all others, the Rhesus system showed the highest average (0.59), while PGM1 presented the lowest (0.20).

Two levels of analysis for the Gm system are displayed in Table 2, due to the number of sera included in the analysis. *Gm**1,17;21* and *Gm**1,2,17;21* are the commonest haplotypes and represent more than 90% of the sample in French Guiana. Exceptions are the Emerillon and Kaliña, in which they represent 78% of the haplotypes present. *Km**1,2 is higher than *Km**3 only among the Palikur and Wayampi. The Kaliña and Wayana, both speakers of a Carib language, have nearly the same frequency for *Km**1,2 (0.34 and 0.35). When the average heterozygosity among tribes is calculated, the highest value (0.54) occurs in the Kaliña and the lowest (0.36) in the Emerillon.

Since the Apalaí-Wayana were not examined for the Diego system, this blood group was not included in the comparison analysis. The data related to the remaining 11 systems were pooled and subjected to correspondence analysis. Axes 1 and 2 of Figure 2 summarize 64% of the information. Most of the score distribution of Figure 2 is stretched by the *PGM1**2, *MN**N, and *RH**Ro alleles and by the *Gm**1,17;5*, *Gm**3;5* and *Km**1,2 haplotypes. Axis 1 separates the Palikur and Apalaí-Wayana from the Emerillon whereas the Kaliña, Wayampi and Wayana stand in a central position. Axis 2 separates the Palikur from the Apalaí-Wayana. However, when the data related to these populations are considered together with the 17 other assembled for comparison (Figure 3) the relationships of the six groups among themselves change somewhat and what should be stressed is their similarity, not the differences. The synthetic maps displayed in Figures 4 and 5 present in a graphical way the results concerning axes 1 and 2 of the previous analysis. Both show two cores, one composed by the central Amazonian tribes and the second by the Chaco populations, with the French Guiana groups presenting intermediate values.

Additional analyses were performed using the dendrogram approach. However, the bootstraps obtained were generally low, as would be expected if the French Guianans could

not be clearly differentiated from the other populations. Therefore, these results are not shown.

DISCUSSION

The six populations considered show certain general Amazonian characteristics, like the higher frequency of *RH*R1* as compared to *RH*R2* (Tchen et al., 1981; Black et al., 1988; Salzano et al., 1988; Blanchard, 1991; Callegari-Jacques et al., 1994) and the high frequencies of *DI*A*, which is a rare allele in other South America Indians and is absent in European populations (Tchen et al., 1981; Cavalli-Sforza et al., 1994). However, *Kell*K+*, *ABO*A* and *ABO*B* alleles as well as *Gm*3,5** and *Gm*1,17,5** haplotypes have been encountered in our samples. They have certainly been introduced by non-Indian mating, especially in the Kaliña whose proximity with Creole and Noir-Marron people settled nearby since the end of the 18th century (Moomou, 2004; Price and Price, 2004) may favor gene exchanges (Larrouy et al., 1964a; Daveau et al., 1975).

When the six populations are considered in isolation from the rest (Fig. 2) the Wayana, Wayampi, Kaliña and Apalaí-Wayana are grouped together, while the Palikur and Emerillon show some differentiation. The first point to be noted is that the first named four populations belong to two different linguistic stocks. The Kaliña, Wayana and Apalaí-Wayana speak a Carib language whereas the Wayampi are Tupi-Guarani speakers. Their genetic similarity may imply gene flow among them, emphasizing the role of geographic proximity in gene exchanges, as stressed by S. Wright's neighborhood model. Notably, the Wayana are known to be a mobile group that frequently visit the Wayampi territory (Grenand and Grenand, 1985).

As for the peripheral positions of the Palikur and Emerillon, admixture can be ruled out for the Palikur, because they do not present as many non-Indian components as the Kaliña do. Thus, another explanation should be suggested. Originating from the high Xingu area, the Palikur were the first to settle in the region, around 100 AD (Grenand and Grenand, 1987). They entered the area by a peripheral migratory way via the southeast through the Brazilian Amapá, before settling in the mouth of the Oyapock. Unique French Guiana ethnic group of the Arawak linguistic family, the Palikur are distinguishable by their social structure organized in clans. Such social structures usually lead to endogamy preventing the population from contacts with outsiders, conditioning higher frequencies of the *Km*1,2*, *Gm*1,2,17;21**, and *Hp*1* alleles (Table 1 and Fig.2). In addition, previous archeological studies linked the Palikur to the Ariste ceramic culture, whose geographic location is restricted to northern

Amapá. This ceramic type is assigned to a pan-tribal autonomous population, refractory to any intrusion, of which the Palikur may be the descendants (Rostain, 1994).

The other group that departs from the pattern shown by the French Guiana Natives is the Emerillon. Their genetic identity is distinguished by the absence of the *PGMI*2* allele, low values of *Km*1,2*, *Gm*1,2,17;21** and *Ss*s* variants, as well as the prevalence of *Gm*3,5**, *Gm*1,17,5** and *Gm*1,17;10,11,13,15,16* haplotypes (Tables 1 and 2). Ethnological data indicated that the Emerillon underwent the most dramatic demographic event of the whole French Guiana, when they escaped extinction in the 1950's with only some fifty people remaining (Grenand and Grenand, 1979). Therefore, stochastic forces could have been stronger due to their smaller effective size, substantially altering their gene pool.

In a wider context, however, the French Guiana and one Brazilian groups considered here show more similarities than differences. The question is, are the markers tested informative enough, are the populations too similar, or both? Previous attempts with the same kind of markers and more genetic systems did not distinguish clear clusters of populations in the geographic area studied here (O'Rourke and Suarez, 1985; Salzano et al., 1997a). Our opinion is that this homogeneity should be tested with additional, molecular markers, and steps in this direction are already being taken by our research group.

CONCLUSION

The French Guiana Natives and their Apalaí-Wayana neighbors show some genetic distinctions among themselves, especially the interior Emerillon and the coastal Palikur. These differences could have been arisen by special circumstances related to their culture or demographic history. However, when compared to a wider set of 17 other South American groups, they occupy an intermediate position, placing them well within the general pattern of Amerindian genetics.

LITERATURE CITED

- Arends T, Brewer G, Chagnon N, Gallango ML, Gershowitz H, Layrisse M, Neel J, Shreffler D, Tashian R, Weitkamp L. 1967. Intratribal genetic differentiation among the Yanomama Indians of southern Venezuela. *Proc Natl Acad Sci USA* 57:1252-1259.
- Arends T, Weitkamp LR, Gallango ML, Neel JV, Schultz J. 1970. Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. II. Seven serum protein systems. *Am J Hum Genet* 22:526-532.
- Arnaud E. 1980. O protestantismo entre os índios Palikur do Rio Urucaúá (Oiapoque, Brazil) – Notícia preliminar. *Rev Antropol (São Paulo)* 23: 99-102.
- Barjas-Castro ML, Soares MC, Menezes RC, Carvalho MH, Costa FF, Saad ST. 2003. ABO blood group in Amerindians from Brazilian Amazon. *Ann Hum Biol* 30:220-224.
- Battilana J, Bonatto SL, Freitas LB, Hutz MH, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Batzer MA, Hill K, Hurtado AM, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, Salzano FM. 2002. *Alu* insertions versus blood group plus protein genetic variability in four Amerindian populations. *Ann Hum Biol* 29:334-347.
- Black FL, Santos SEB, Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Franco MHL, Hutz MH, Rieger TT, Kubo RR, Mestriner MA, Pandey JP. 1988. Genetic variation within the linguistic Tupi group: new data on three Amazonian tribes. *Ann Hum Biol* 15:337-351.
- Blanchard N. 1991. Positionnement suivant les gènes rhesus des populations amérindiennes. Toulouse : Mémoire de DEA d'Anthropologie, option Anthropologie biologique, Université Paul Sabatier.
- Bois E. 1967. Les Amérindiens de la Haute-Guyane française. *Anthropologie, pathologie, biologie*. Paris : Editions du C.N.R.S., Desclée Ed.
- Bois E, Feingold J. 1972. Genetics of blood uric acid levels: study of three Amerindian tribes of Upper Guyana. *Ann Genet* 15:257-264.
- Bortolini MC, Baptista C, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Salzano FM. 1998. Diversity in protein, nuclear DNA, and mtDNA in South Amerinds—agreement or discrepancy ? *Ann Hum Genet* 62:133-145.
- Callegari-Jacques SM, Salzano F.M. 1989. Genetic variation within two linguistic Amerindian groups – relationship to geography and population size. *Am J Phys Anthropol* 79:313-320.

- Callegari-Jacques SM, Salzano FM, Weimer TA, Hutz MH, Black FL, Santos SEB, Franco MHL, Guerreiro JF, Mestriner MA, Pandey JP. 1994. Further blood genetic studies on Amazonian diversity – data from four Indian groups. *Ann Hum Biol* 21:465-481.
- Cavalli-Sforza LL, and Edwards AWF. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* 32:550-570.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. The history and geography of human genes. Princeton: Princeton University Press.
- Chagnon NA, Neel JV, Weitkamp L, Gershowitz H, Ayres M. 1970. The influence of cultural factors on the demography and pattern of gene flow from the Makiritare to the Yanomama Indians. *Am J Phys Anthropol* 32:339-349.
- CISIA (Centre International des Statistiques et d'Informations Appliquées). 1987. Logiciel SPAD.N® version 2.0 (Système Portable pour l'Analyse des Données) par Lebart L, Moriveau A, Lambert T, Pleuvret P. Saint-Mandé, France.
- Daveau M, Rivat L, Langaney A, Afifi N, Bois E, Ropartz C. 1975. Gm and Inv allotypes in French Guiana Indians. *Hum Hered* 25:88-92.
- Dornelles CL, Battilana J, Fagundes NJR, Freitas LB, Bonatto SL, Salzano FM. 2004. Mitochondrial DNA and *Alu* insertions in a genetically peculiar population: the Ayoreo Indians of Bolivia and Paraguay. *Am J Hum Biol* 16:479-488.
- Dornelles CL, Bonatto SL, Freitas LB, Salzano FM. 2005. Is haplogroup X present in extant South American Indians? *Am J Phys Anthropol* 127: 439-448
- Dugoujon JM, Guitard E, Senegas MT, Grenand P, Bois E. 1994a. Gm and Km allotypes in Wayampi, Wayana and Emerillon Indians from French Guiana. *Ann Hum Biol* 21:335-345.
- Dugoujon JM, Maurieres P, Grenand P, Bois E. 1994b. Immunoglobulin allotypes (GM and KM) in three Amerindian populations of French Guiana. *Gene Geogr* 8:13-24.
- Dugoujon JM, Mourrieras B, Senegas MT, Guitard E, Sevin A, Bois E, Hazout S. 1995. Genetic diversity (immunoglobulin GM allotypes), linguistic data, and migrations of Amerindian tribes. *Hum Biol* 67:231-249.
- Fagundes NJ, Bonatto SL, Callegari-Jacques SM, Salzano FM. 2002. Genetic, geographic, and linguistic variation among South American Indians: possible sex influence. *Am J Phys Anthropol* 117:68-78.
- Felsenstein J. 2002. PHYLIP Phylogeny Inference Package. Version 3.6 (alpha3). Seattle: Department of Genome Sciences, University of Washington.

- Field LL, Dugoujon JJ. 1989. Immunologic allotyping (Gm-Km) of GAW 5 families. *Genet Epidemiol* 6:31-34.
- Geerdink RA, Nijenhuis LE, van Loghem E, Li Fo Soe E. 1974a. Blood groups and immunoglobulin groups in Trio and Wajana Indians from Surinam. *Am J Hum Genet* 26:45-53.
- Geerdink RA, Bartstra HA, Schillhorn van Veen JM. 1974b. Serum proteins and red cell enzymes in Trio and Wajana Indians from Surinam. *Am J Hum Genet* 26:581-587.
- Gershowitz H, Layrisse M, Layrisse Z, Neel JV, Brewer C, Chagnon N, Ayres M. 1970. Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. I. Eleven blood group systems and the ABH-Le secretor traits: a note on Rh gene frequency determinations. *Am J Hum Genet* 22:515-525.
- Gershowitz H, Layrisse M, Layrisse Z, Neel JV, Chagnon N, Ayres M. 1972. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. II. Eleven blood-group systems and the ABH-Le secretor traits. *Ann Hum Genet* 35:261-269.
- Goicoechea AS, Carnese FR, Dejean C, Avena SA, Weimer TA, Franco MH, Callegari-Jacques SM, Estalote AC, Simoes ML, Palatnik M, Salzano FM. 2001a. Genetic relationships between Amerindian populations of Argentina. *Am J Phys Anthropol* 115:133-43.
- Goicoechea AS, Carnese FR, Dejean C, Avena SA, Weimer TA, Estalote AC, Simoes ML, Palatnik M, Salomoni SP, Salzano FM, Callegari-Jacques SM. 2001b. New genetic data on Amerindians from the Paraguayan Chaco. *Am J Hum Biol.*13:660-667.
- Greenacre MJ. 1984. *Theory and application of correspondence analysis*. London: Academic Press.
- Grenand F, Grenand P. 1978. *Les populations amérindiennes de Guyane française*. Cayenne: ORSTOM.
- Grenand F, Grenand P. 1979. Les Amérindiens de Guyane française aujourd'hui: éléments de compréhension. *Bull Soc Americanistes* 66:361-382.
- Grenand P, Grenand F. 1985. La question amérindienne en Guyane française : éléments d'histoire amérindienne. *Ethnies* 1:11-17; 23-26.
- Grenand F, Grenand P, 1987. La côte d'Amapá, de la bouche de l'Amazone à la baie d'Oyapock, à travers la tradition orale palikur. *Bol Mus Par Emílio Goeldi, sér Antropol* 3:1-78.

- Hedges SB. 1992. The number of replications needed for accurate estimation of the bootstrap P value in phylogenetic studies. *Mol Biol Evol.* 9(2):366-9.
- Hurault J. 1965. La population des Indiens de Guyane française. *Population* 20:603-632; 801-828.
- Kirk RL, McDermid EM, Blake NM, Gajdusek DC, Leyshon WC, MacLennan R. 1974. Blood group, serum protein and red cell enzyme groups of Amerindian populations in Colombia. *Am J Phys Anthropol* 41:301-316.
- Kohlrausch FB, Callegari-Jacques SM, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, Hill K, Hurtado AM, Salzano FM, Hutz MH. 2005. Geography influences microsatellite polymorphism diversity in Amerindians. *Am J Phys Anthropol* 126:463-470.
- Larrouy G, Marty Y, Ruffié J. 1964a. Etude hémotypologique des populations indiennes de Guyane française. Les groupes érythrocytaires. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 7(11):107-117.
- Larrouy G, Marty Y, Ruffié J. 1964b. Etude hémotypologique des populations indiennes de Guyane française. Les groupes sériques du système Gm. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 7(11):119-123.
- Layrisse M, Layrisse Z, Garcia E, Wilbert J. 1962. Blood group antigens of the Pemon Indians of Venezuela. *Am J Phys Anthropol* 20:411-420.
- Luiselli D, Simoni L, Tarazona-Santos E, Pastor S, Pettener D. 2000. Genetic structure of Quechua-speakers of the Central Andes and geographic patterns of gene frequencies in South Amerindian populations. *Am J Phys Anthropol* 113 :5-17.
- Matson GA, Sutton HE, Swanson J, Robinson A. 1968. Distribution of blood groups among Indians in South America. VI. In Paraguay. *Am J Phys Anthropol* 29:81-98.
- Métraux A, Baldus H. 1963. The Indians of eastern Brazil. In: Steward JH, editor. *Handbook of South American Indians. I. The marginal tribes.* Washington, DC: Smithsonian Institution. p 381-574.
- Métraux A, Nimuendajú C. 1963. The coastal and Amazonian Tupi. In: Steward JH, editor. *Handbook of South American Indians. III. The tropical forest tribes.* Washington, DC: Smithsonian Institution. p 57-348.
- Moomou J. 2004. Le monde des marrons du Maroni en Guyane (1772-1860). La naissance d'un peuple: les Boni. Guyane-Guadeloupe-Martinique: Ibis Rouge.
- Neel JV. 1978. The population structure of an Amerindian tribe, the Yanomama. *Annu Rev Genet* 12:365-413.

- Neel JV, Gershowitz H, Spielman RS, Migliazza EC, Salzano FM, Oliver WJ. 1977. Genetic studies of the Macushi and Wapishana Indians. II. Data on 12 genetic polymorphisms of the red cell and serum proteins: gene flow between the tribes. *Hum Genet* 37:207-220.
- Neel JV, Gershowitz H, Mohrenweiser HW, Amos B, Kostyu DD, Salzano FM, Mestriner MA, Lawrence D, Simoes AL, Smouse PE, Oliver WJ, Spielman RS, Neel JV Jr. 1980. Genetic studies on the Ticuna, an enigmatic tribe of Central Amazonas. *Ann Hum Genet* 44:37-54.
- O'Rourke DH, Suarez BK. 1985. Patterns and correlates of genetic variation in South Amerindians. *Ann Hum Biol* 13:13-31.
- Olsson ML, Santos SEB, Guerreiro JF, Zago MA, Chester MA. 1998. Heterogeneity of the O alleles at the blood group ABO locus in Amerindians. *Vox Sang* 74: 46-50.
- Page, R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 357-358.
- Piazza A, Menozzi P, Cavalli-Sforza L. 1981. The making and testing of geography gene frequency maps. *Biometrics* 37:635-659.
- Price R and Price S. 2004. *Les Marrons. La Roque d'Anthéron: Vents d'ailleurs.*
- Rendine S, Piazza A, Menozzi P, Cavalli-Sforza LL. 1999. A problem with synthetic maps: reply to Sokal et al. *Hum Biol* 71:15-25.
- Ribeiro dos Santos AKC, Santos SEB, Machado AL, Guapindaia V, Zago MA. 1996. Heterogeneity of mitochondrial DNA haplotypes in Pre-Colombian natives of the Amazonian region. *Am J Phys Anthropol* 101:29-37.
- Rostain S. 1994. *L'occupation amérindienne ancienne du littoral de Guyane.* Paris: Thèse, Université de Paris 1.
- Salzano FM, Black FL, Callegari-Jacques SM, Santos SEB, Weimer TA, Mestriner MA, Pandey JP, Hutz MH, Rieger TT. 1988. Genetic variation within a linguistic group: Apalaí-Wayana and other Carib tribes. *Am J Phys Anthropol* 75:347-356.
- Salzano FM, Franco MHL, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Mestriner MA, Hutz MH, Flowers NM, Santos RV, Coimbra CEA Jr. 1997a. The Brazilian Xavante Indians revisited: new protein genetic studies. *Am J Phys Anthropol* 104:23-34.
- Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Franco MHL, Hutz MH, Petzl-Erler ML. 1997b. Electrophoretic protein polymorphisms in Kaingang and Guarani Indians of southern Brazil. *Am J Hum Biol* 9:505-512.

- Santos SEB, Ribeiro-dos-Santos AKC, Guerreiro JF, Santos EJM, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Mestriner MA, Franco MHL, Hutz MH, Salzano FM. 1998. New protein genetic studies in six Amazonian Indian populations. *Ann Hum Biol* 25:505-522.
- Smouse PE, Ward RH. 1978. A comparison of the genetic infrastructure of the Ye'cuana and the Yanomama: a likelihood analysis of genotypic variation among populations. *Genetics* 88:611-631.
- Sokal RR, Oden NL, Thomson BA. 1999. A problem with synthetic maps. *Hum Biol* 71:1-13.
- Tchen P, Bois E, Seger J, Grenand P, Feingold N, Feingold JA. 1978a. Genetic study of two French Guiana Amerindian populations. I. Serum proteins and red cell enzymes. *Hum Genet* 45:305-315.
- Tchen P, Seger J, Bois E, Grenand P, Fribourg-Blanc A, Feingold N. 1978b. Genetic study of two French Guiana Amerindian populations. II. Rare electrophoretic variants. *Hum Genet* 45:317-326.
- Tchen P, Bois E, Lanset S, Feingold N. 1981. Blood group antigens in the Emerillon, Wayampi, and Wayana Amerindians of French Guiana. *Hum Hered* 31:47-53.
- Ward RH. 1963. Hierarchical grouping to optimise an objective function. *J Am Stat Assoc* 58:236-244.
- Ward RH, Neel JV. 1970. Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. IV. A comparison of a genetic network with ethnohistory and migration matrices; a new index of genetic isolation. *Am J Hum Genet* 22:538-561.
- Ward RH, Gershowitz H, Layrisse M, Neel JV. 1975. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XI. Gene frequencies for 10 blood groups and the ABH-Le secretor traits in the Yanomama and their neighbors; the uniqueness of the tribe. *Am J Hum Genet* 27:1-30.
- Ward RH, Neel JV. 1976. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XIV. Clines and their interpretation. *Genetics* 82:103-121.
- Weitkamp L, Neel JV. 1970. Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. III. Nine erythrocyte enzyme systems. *Am J Hum Genet* 22:533-537.

TABLE1. *Allele frequencies and heterozygosity for five French Guiana and one Brazilian Native populations studied for 11 blood systems*

Systems	Alleles	Populations					
		Palikur (304)	Emerillon (42)	Wayampi (81)	Wayana (100)	Kaliña (156)	Apalaí-Wayana (136)
ABO	<i>A</i>	0.000	0.000	0.009	0.000	0.031	0.000
	<i>B</i>	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>O</i>	0.993	1.000	0.991	1.000	0.969	1.000
	H	<i>0.013</i>	<i>0.000</i>	<i>0.018</i>	<i>0.000</i>	<i>0.060</i>	<i>0.000</i>
MN	<i>M</i>	0.541	0.469	0.619	0.670	0.878	0.914
	<i>N</i>	0.459	0.531	0.381	0.330	0.122	0.087
	H	<i>0.497</i>	<i>0.498</i>	<i>0.472</i>	<i>0.442</i>	<i>0.214</i>	<i>0.158</i>
Ss	<i>S</i>	0.207	0.523	0.477	0.500	0.308	0.290
	<i>s</i>	0.793	0.477	0.523	0.500	0.692	0.711
	H	<i>0.328</i>	<i>0.499</i>	<i>0.499</i>	<i>0.500</i>	<i>0.426</i>	<i>0.411</i>
Rhesus	<i>CDe (R1)</i>	0.632	0.575	0.617	0.436	0.585	0.460
	<i>cDE (R2)</i>	0.197	0.321	0.220	0.398	0.180	0.320
	<i>cDe (Ro)</i>	0.005	0.012	0.008	0.085	0.029	0.100
	<i>CDE (Rz)</i>	0.168	0.092	0.155	0.081	0.206	0.120
	H	<i>0.535</i>	<i>0.558</i>	<i>0.547</i>	<i>0.638</i>	<i>0.582</i>	<i>0.662</i>
P	<i>P*I</i>	0.283	0.288	0.300	0.320	0.345	0.406
	<i>p</i>	0.718	0.712	0.700	0.680	0.655	0.595
	H	<i>0.405</i>	<i>0.410</i>	<i>0.420</i>	<i>0.435</i>	<i>0.452</i>	<i>0.482</i>
Diego	<i>DI*A</i>	0.231	0.414	0.319	0.436	0.142	-
	<i>DI*B</i>	0.769	0.586	0.681	0.564	0.858	-
	H	<i>0.355</i>	<i>0.485</i>	<i>0.435</i>	<i>0.492</i>	<i>0.244</i>	-
Duffy	<i>FY*A</i>	0.733	0.723	0.687	0.828	0.602	0.710
	<i>FY*B</i>	0.267	0.277	0.313	0.172	0.398	0.290
	H	<i>0.392</i>	<i>0.400</i>	<i>0.430</i>	<i>0.285</i>	<i>0.479</i>	<i>0.412</i>
PGM1	<i>PGM1*1</i>	0.892	1.000	0.889	0.829	0.926	0.696
	<i>PGM1*2</i>	0.108	0.000	0.111	0.171	0.074	0.304
	H	<i>0.192</i>	<i>0.000</i>	<i>0.197</i>	<i>0.284</i>	<i>0.137</i>	<i>0.423</i>

Table 1. (Cont.)

Systems	Alleles	Populations					
		Palikur (304)	Emerillon (42)	Wayampi (81)	Wayana (100)	Kaliña (156)	Apalaí-Wayana (136)
ACP	<i>ACP*A</i>	0.131	0.110	0.140	0.216	0.218	0.188
	<i>ACP*B</i>	0.869	0.890	0.860	0.784	0.782	0.812
	H	<i>0.228</i>	<i>0.196</i>	<i>0.241</i>	<i>0.339</i>	<i>0.341</i>	<i>0.305</i>
GC	<i>GC*1</i>	0.797	0.750	0.865	0.876	0.900	0.860
	<i>GC*2</i>	0.203	0.250	0.135	0.124	0.100	0.140
	H	<i>0.324</i>	<i>0.375</i>	<i>0.234</i>	<i>0.217</i>	<i>0.180</i>	<i>0.241</i>
HP	<i>HP*1</i>	0.841	0.563	0.500	0.585	0.445	0.724
	<i>HP*2</i>	0.159	0.438	0.500	0.415	0.555	0.276
	H	<i>0.268</i>	<i>0.492</i>	<i>0.500</i>	<i>0.486</i>	<i>0.494</i>	<i>0.400</i>
	Average H	0.322	0.356	0.363	0.374	0.328	0.349

TABLE 2. *Gm and Km frequencies for five French Guiana and one Brazilian Native populations*

Alleles or haplotypes	Populations					
	Apalaí-Wayana (136)	Palikur (304)	Emerillon (42)	Wayampi (81)	Wayana (100)	Kaliña (156)
<i>GM*1.17; 21*</i>	0.716	0.615	0.661	0.802	0.742	0.470
<i>GM*1.2.17; 21*</i>	0.175	0.373	0.130	0.146	0.229	0.361
<i>GM*1.17; 5*</i>	0.110	0.008	0.189	0.052	0.030	0.116
<i>GM*3; 5*</i>	0.000	0.004	0.020	0.000	0.000	0.053
<i>H</i>	<i>0.457</i>	<i>0.483</i>	<i>0.546</i>	<i>0.335</i>	<i>0.398</i>	<i>0.649</i>
<i>GM*1.17; 21R. 28</i>	-	0.000	0.165	0.036	0.000	0.047
<i>GM*1.17; 10.11.13.15.16</i>	-	0.000	0.159	0.024	0.018	0.115
<i>GM*3.5; 10.11.13.14</i>	-	0.004	0.000	0.000	0.000	0.005
<i>GM*1.17; 5.10.11.13.14</i>	-	0.007	0.000	0.000	0.000	0.002
<i>GM*1.17; 21.28</i>	-	0.598	0.550	0.771	0.745	0.470
<i>GM*1.2.17; 21.28</i>	-	0.391	0.126	0.169	0.237	0.361
<i>H</i>		<i>0.490</i>	<i>0.629</i>	<i>0.375</i>	<i>0.389</i>	<i>0.633</i>
<i>KM*1,2</i>	0.401	0.686	0.126	0.611	0.349	0.340
<i>KM*3</i>	0.599	0.314	0.874	0.389	0.651	0.660
<i>H</i>	0.480	0.431	0.220	0.475	0.454	0.449
<i>Average H</i>	0.469	0.468	0.465	0.395	0.414	0.577

Fig. 1. Geographic location of the five French Guiana and one Brazilian Indian populations considered and the South American Native populations compared

Abbreviations: ACH Aché ; ASU Asurini ; CAI Caingang ; CHO Choroti ; CIN Cinta Larga ; GUA Guarani ; KAO Kararaô ; KAR Karitiana ; MAP Mapuche ; MAT Mataco ; PAR Parakanã ; QUE Quechua ; SUR Surui ; TEN Tenharim ; TOB Toba ; URU Urubu-Kaapor ; XAV Xavante

Fig. 2. Correspondence analysis for the six populations studied considering 11 systems (MN, Ss, Rh, P, Duffy, PGM1, ACP, GC, HP, Gm, and Km)

Fig. 3. Correspondence analysis for 23 South American populations considering seven systems (MN, Ss, Rh, PGM1, P, HP, and Duffy).

Fig. 4. Synthetic map according to axis 1 of Figure 3.

Fig. 5. Synthetic map according to axis 2 of Figure 3.



Figure 1

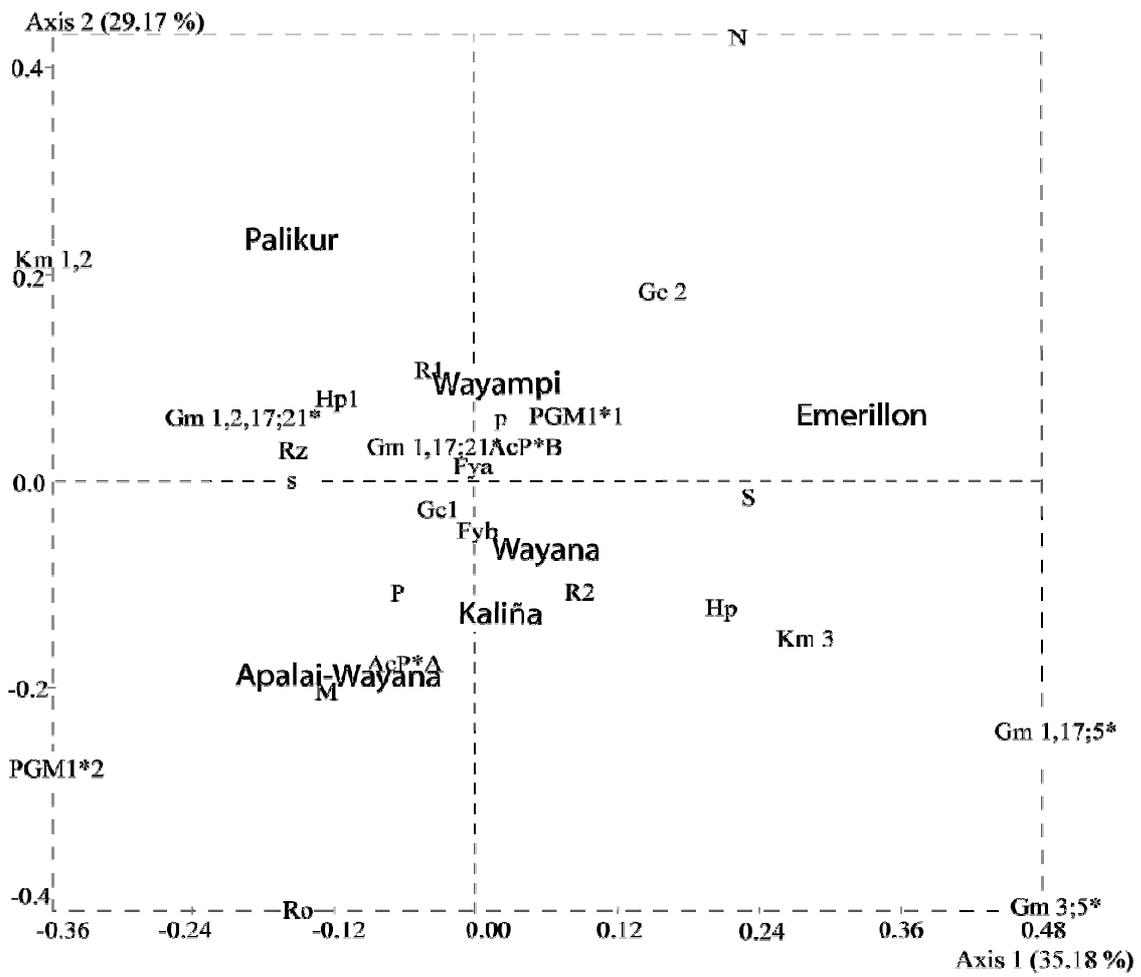


Figure 2

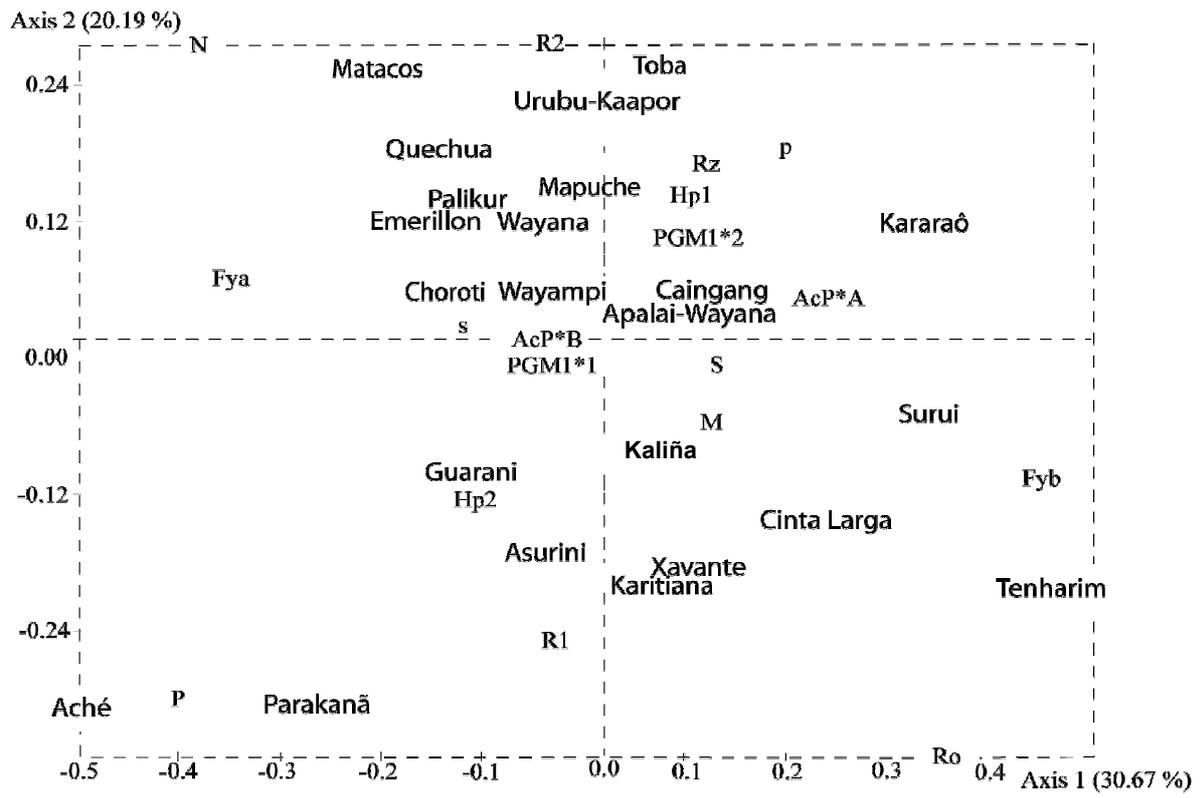


Figure 3

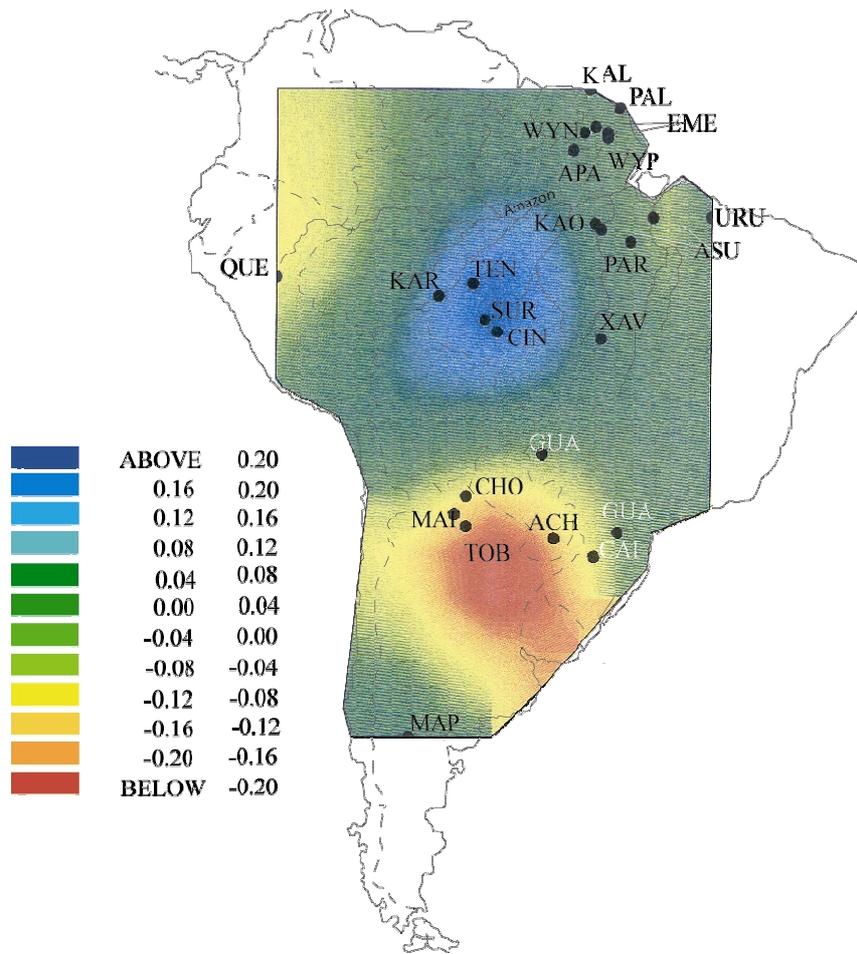


Figure 4

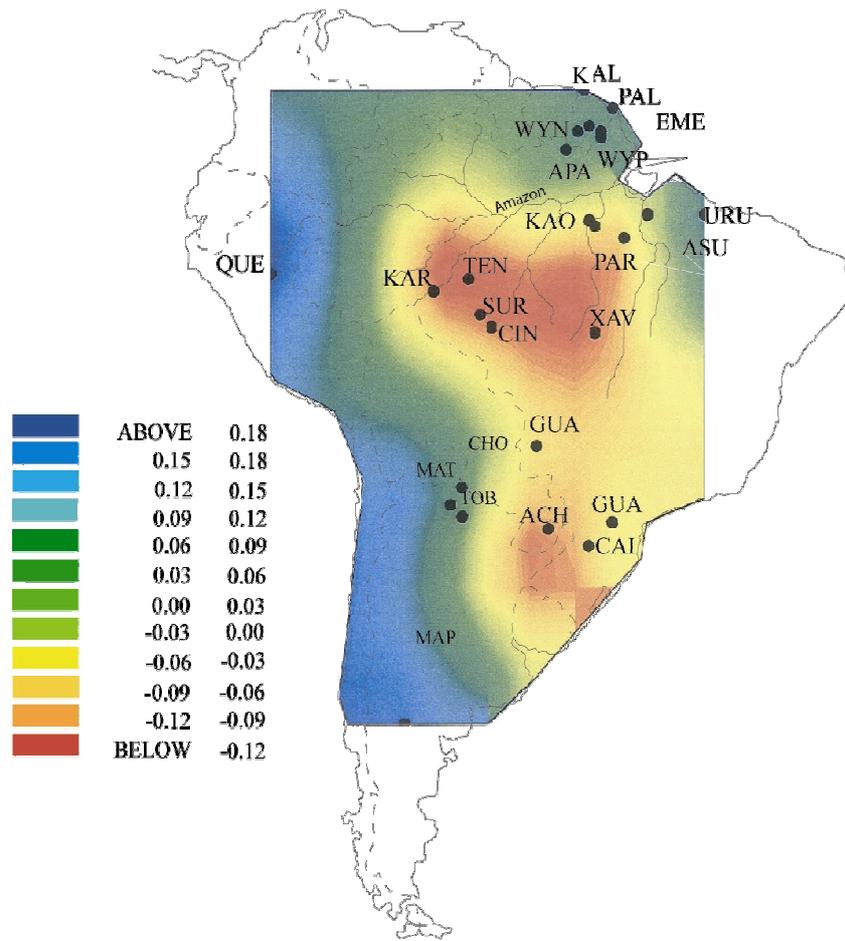


Figure 5

ANNEXE 2



Colloques du Groupement des Anthropologistes de Langue Française (GALF)

Structure génétique et histoire biologique de trois populations amérindiennes de Guyane française

Genetic structure and biological history of three Amerindian populations of French Guiana

Stéphane Mazières¹, Evelyne Guitard¹, André Sevin¹, Nicolle Joly³, Jean-Michel Dugoujon¹, Francisco Salzano^{2, 1}, Eric Crubézy¹

¹ Centre d'Anthropologie, UMR 8555 CNRS, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.

² Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil.

³ Hôpital de Cayenne; Guyane française

Auteur chargé de la correspondance: Pr. Crubézy Eric. Centre d'Anthropologie, Faculté de Médecine. 37, allées Jules Guesde. 31000 Toulouse, France. E-mail: crubezy.eric@free.fr

Mots clés : populations amérindiennes, Guyane française, ADNmt, dérive génétique

Key words: amerindian populations, French Guiana, mtDNA, genetic drift

Résumé

Après avoir extrait l'ADN des sérums de trois populations de Guyane française (Kaliña, Palikur, Emerillon), nous avons sélectionné 102 individus d'après les généalogies établies et nous nous sommes attachés à reconnaître les principaux haplogroupes mitochondriaux amérindiens. Des trois populations étudiées, seuls les Kaliña possèdent les quatre lignées mitochondriales amérindiennes. Chez les Palikur, il manque les haplogroupes A et C et chez les Emerillon, les lignées C et D. L'absence de ces lignées est tout à fait étonnante, elle pourrait être liée chez les Palikur à leur isolation génétique liée à une structure sociale très endogame tandis que chez les Emerillon le dramatique goulot d'étranglement qui a marqué leur histoire est certainement à prendre en compte. Ces résultats préliminaires nous font penser que le peuplement humain initial du plateau des Guyanes semble présenter face au bassin amazonien, des particularités liées au moins en partie, à sa position excentrée comme à certaines de ses structures sociales particulières.

Abstract

DNA from three Amerindian groups living in French Guiana (Palikur Emerillon and Kaliña) has been extracted from sera and a total of 102 individuals selectionned from the genealogical data were examined both by RFLP analysis and by D-Loop sequencing for the mitochondrial Amerindian polymorphisms. The four major founding mtDNA lineages were observed in the Kaliña only. The Palikur lack the A and C natives haplogroups and the C and D lineages were not observed in the Emerillon population. The absence of these lineages is to be noticed. In the Palikur, it could be correlated to their genetic isolation due to their endogam social structure, while in the Emerillon, C and D could have been lost after the drastic bottleneck event they underwent. Those preliminary results suggest that in front of the Amazon bassin, the peopling of the Guianas present peculiarities relative to its geographical location as well as some particular social structures.

Introduction

Depuis une quinzaine d'années, les problématiques relatives au peuplement de l'Amérique sont abordées par la biologie moléculaire, notamment par l'étude de l'ADN mitochondrial (ADNmt) (Bonatto et Salzano, 1997; Moraga et al., 2000; Silva Jr., 2002; Salzano, 2002). En effet, son mode de transmission uniparental, son taux de mutation supérieur à l'ADN nucléaire et l'absence de recombinaison génique font de l'ADNmt l'un des outils les plus appropriés à l'étude microévolutive des populations (Giles et al., 1980, Anderson et al., 1981). En Amérique, les études ont montré que la quasi-totalité des Amérindiens étaient regroupés en quatre lignées mitochondriales principales, ou haplogroupes, appelées A, B, C et D (Wallace et al., 1985; Torroni et al., 1992, Horai et al., 1993). Chacun de ces haplogroupes est caractérisé par un polymorphisme de longueur associé à un lot de mutations dans la région hypervariable 1 (HV1) de l'ADNmt. L'haplogroupe A est défini par la présence d'un site de restriction spécifique de l'enzyme *HaeIII* à la position nucléotidique (np) 663 et les substitutions C16223T, C16390T, G16319A et T16362C. L'haplogroupe B est défini par la délétion de 9 paires de bases dans la partie intergénique COII/tRNALys de la région V de l'ADNmt et les mutations T16189C et T16217C. La lignée C est déterminée par l'absence d'un site *HincII* au np 13259 et les mutations C16223T, T16298C, T16325C et C16327T. Enfin, les individus de l'haplogroupe D sont caractérisés par l'absence d'un site *AluI* au np 5176 et les substitutions C16223T, T16325C et T16362C.

L'histoire des populations de Guyane française est relativement peu connue en raison du milieu équatorial qui se prête mal aux prospections archéologiques ainsi qu'à la conservation du matériel. En effet, l'essentiel des données archéologiques relatives à l'occupation précolombienne en Guyane a principalement été retrouvé sur la frange littorale (Rostain, 1992; 1994). Toutefois, suite aux travaux de Larrouy et al. (1964a,b), Daveau et al. (1975), Tchen et al. (1978a,b; 1981) et Dugoujon et al. (1994) menés sur les marqueurs classiques du sang, les premières relations génétiques entre les populations amérindiennes de Guyane Française, y compris celles de l'intérieur inaccessibles par l'archéologie, étaient proposées.

Actuellement, aucune étude au niveau moléculaire n'a été réalisée sur les groupes amérindiens de Guyane. Dans ce travail, nous nous proposons donc d'analyser trois populations Amérindiennes de Guyane française pour les marqueurs de l'ADNmt qui décrivent l'ensemble de la variabilité amérindienne. La confrontation de nos résultats aux données issues de l'ethnologie et de la démographie devrait nous aider à interpréter la composition génétique observée et apporter un éclairage nouveau à la compréhension à l'histoire du peuplement de la Guyane.

La Guyane et ses populations amérindiennes

La Guyane française est caractérisée par un fort contraste géographique et démographique. Le littoral, où 90% de la population vit, est constitué de bancs sableux flanqués par les boues charriées par l'Amazone. Le reste du département, recouvert par la forêt sempervirente, est peuplé de manière éparse. Cinq groupes amérindiens vivent actuellement en Guyane française, deux sur le littoral et trois dans la partie intérieure du département (figure 1).

Les populations de l'intérieur

Les Wayãpi, Wayana et Emerillon sont les trois groupes indiens de l'intérieur de la Guyane. Leur culture et leur mode de vie sont adaptés à la forêt tropicale, avec notamment la pratique de l'agriculture sur brûlis, de la chasse, de la pêche et de la cueillette (Grenand et Grenand 1978, 1985b,c,d; Grenand, 1981).

Wayãpi

Ces Indiens de langue Tupi-Guarani proviendraient du bas Amazone et de la région du Xingu pour s'installer en Guyane à la fin du 18ème siècle (Grenand et Grenand, 1985d). Environ 500 personnes vivent réparties en deux communautés le long de la rivière Oyapock. Deux cent dix-huit vivent dans deux villages de la région de Camopi et deux cent quatre vingt trois habitent trois villages près de Trois-Sauts, en contact avec d'autres Wayãpi du Brésil. Le choix du conjoint se fait entre cousins croisés ou entre cousins croisés classificatoires. Le taux d'endogamie y est assez élevé et le métissage avec des groupes non Indiens est peu fréquent (Dugoujon *et al.*, 1994).

Wayana

Ce groupe Indien de langue Karib, complètement isolé jusqu'au milieu du 19ème siècle, a été moins affecté par les épidémies. Par conséquent, les Wayana sont les plus nombreux des Indiens de l'intérieur (Grenand et Grenand, 1985c). Environ 550 personnes vivent dispersées dans 10 villages le long du haut Maroni et de la rivière Litani. Le système matrimonial des Wayana repose sur le choix préférentiel de cousins croisés classificatoires, ce qui augmente le taux de consanguinité (Bonnet, 1990 ; Dugoujon *et al.*, 1994). Ce système est cependant contre-balancé par la recherche des gendres dans les villages voisins.

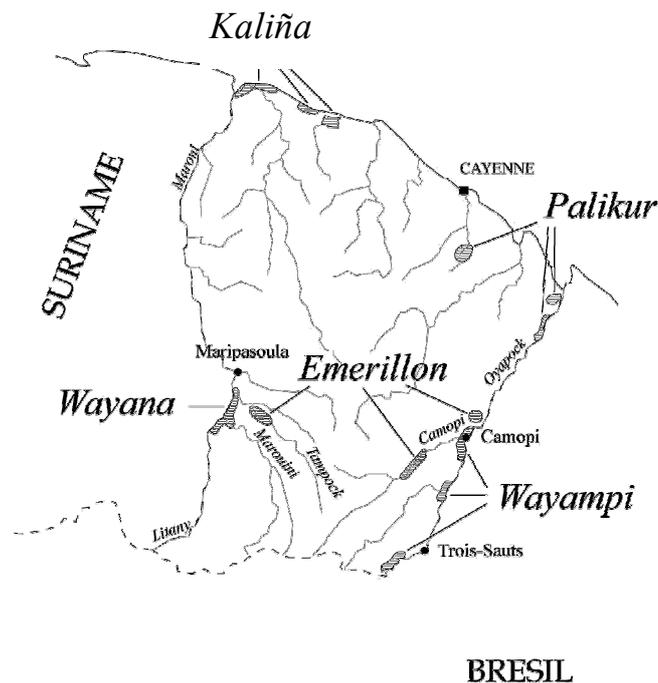


Figure 1. Localisation géographique des populations Amérindiennes de Guyane française.

Figure 1. Geographic location of the French Guiana Natives

Emerillon

Les Emerillon résidaient en Guyane dès le 16^{ème} siècle. Ce groupe de langue Tupi échappe de justesse à l'extinction dans les années 1950 quand leur effectif est réduit à 52 individus (Grenand and Grenand, 1979). Un peu plus de 124 Emerillon occupent aujourd'hui la région de Camopi et les rives du Tampock. (Bonnet, 1990; Dugoujon *et al.*, 1994).

Les populations du littoral

Deux groupes amérindiens occupent le littoral guyanais : les Palikur et les Kaliña. Le remodelage du littoral par les courants marins les contraint à un semi-nomadisme. Ces populations se sont nettement adaptées à leur environnement puisqu'ils maîtrisent depuis longtemps la navigation, particulièrement les Kaliña. Le métissage est rare mais plus fréquent que chez les populations de l'intérieur (Larrouy *et al.*, 1964a).

Palikur

Les Palikur sont la tribu la plus ancienne du littoral. Apparentés au groupe linguistique Arawak, ils seraient originaires du haut Xingu, dans le Sud-ouest de l'Etat de Pará (Brésil). Vincente Pinzon les a d'abord identifiés en 1550 à l'ouest de l'embouchure de l'Amazone. Au 19^{ème} siècle, Henri Coudreau note leur présence sur la rivière Arukawa (Etat de Pará, Brésil) (Arnaud, 1980). Actuellement, 400 sujets se trouvent au bord de l'estuaire de l'Oyapock (la Savane et Trois Palétuviers) et 600 individus vivent dans la vallée de l'Arukawa (Brésil).

Kaliña

Les Kaliña formaient la plus importante tribu Karib de la côte guyanaise, avec 2000 sujets en 1652. Avec l'arrivée des Européens, ils sont employés comme chasseurs d'esclaves. Mais la dysenterie et les maladies pulmonaires ne les épargnent pas. Décimés, il ne reste que 250 sujets en 1848. Les Kaliña survivants s'installent sur la rive gauche du Maroni en Guyane néerlandaise, l'actuel Surinam. Ce n'est qu'en 1780 qu'ils reviennent en Guyane française, où ils sont estimés à 1700 individus en 1985. Les Kaliña occupent actuellement le littoral nord-ouest de la Guyane, au bord de l'estuaire du Maroni et de la Mana (Bonnet, 1990). De tempérament combatif, ils ont longtemps été en conflit avec les tribus voisines, Arawak notamment.

Les communautés Kaliña sont organisées autour d'une ou plusieurs unités patriarcales. Le choix du conjoint se faisait entre cousins croisés. Aujourd'hui, seul le mariage entre cousins croisés classificatoires est toléré ; devenu rare, il laisse place au libre choix (Grenand et Grenand, 1978). Les précédentes investigations ont montré que les Kaliña ont le plus important taux de métissage non-Indien (Larrouy *et al.*, 1964a).

Démographie amérindienne

Les plus anciens documents relatifs aux Indiens de Guyane française remontent au 16^{ème} siècle et la plupart proviennent de missions jésuites, mais les données ethnologiques et démographiques antérieures à 1947 sont généralement imprécises. Les données récentes et fiables dérivent donc essentiellement des travaux de Hurault (1965), Bois (1967), et Grenand et Grenand (1978; 1979; 1985a,b,c,d). Au 17^{ème} siècle, près de 9500 Amérindiens occupaient le littoral guyanais, mais cette population sera réduite à moins de 500 individus dans la deuxième moitié du 18^{ème} siècle. De la même manière, à l'intérieur du département, 300 Wayana et 400 Emerillon ont été recensés en 1770 et 6000 Wayampi en 1824. Ces trois populations verront leur effectif diminuer plus tardivement ; au milieu du 20^{ème} siècle, il ne reste que 900 sujets dans la partie intérieure de la Guyane. Depuis, la démographie amérindienne est en croissance avec environ 3300 Indiens dénombrés à la fin des années 1970 (Grenand and Grenand, 1979).

Matériel et Méthodes

Collecte des échantillons

Entre 1964 et 1985, les Amérindiens de Guyane ont été le centre d'intérêt de missions de terrain menées par le Pr. Larrouy sous les auspices du CNRS (Centre d'Hématologie, UMR 8555, Toulouse) avec le soutien de l'Institut Pasteur. Au cours de celles-ci, des prélèvements sanguins ont été réalisés conjointement à des enquêtes généalogiques. Tous les échantillons ont été collectés dans des tubes sur anticoagulants EDTA ou ACD. Les Emerillon ont été prélevés en 1988 par le Dr. Etienne Bois.

Extraction et méthode d'amplification de l'ADN

L'ADN des populations Palikur, Kaliña et Emerillon a été extrait à l'aide du kit NucleoSpin® Blood QuickPure (Macherey-Nagel) à partir des prélèvements sériques collectés sur le terrain et actuellement conservés au Centre d'Hématologie de Toulouse (UMR 8555). Chacun des individus a été analysé par PCR-RFLP et séquençage automatique pour les polymorphismes de l'ADN mitochondrial qui décrivent la variabilité génétique amérindienne. Après amplification, le polymorphisme 9pb-deletion, caractéristique des individus B, a été directement lu sur un gel d'agarose à 3%. Les haplogroupes A, C et D ont, quant à eux, été déterminés après digestion enzymatique dans une solution contenant 2U de l'endonucléase appropriée.

Analyse statistique

Les données généalogiques ont permis de tracer les liens de parenté entre les sujets prélevés et de mettre en évidence 102 lignées maternelles indépendantes parmi les trois populations étudiées. Les fréquences des haplogroupes ont été obtenues par comptage à partir de ces lignées. Le taux d'hétérozygotie a été calculé d'après la formule $H=1-\sum_i(p_i^2)$.

Résultats

Le tableau 1 présente la répartition des haplogroupes amérindiens fondateurs au sein des trois groupes étudiés, ainsi que le taux d'hétérozygotie. On observe clairement une inégalité de la distribution des lignées mitochondriales, puisque les Kaliña possèdent les quatre haplogroupes alors que les lignées C et D, et A et C n'ont pas été retrouvées chez respectivement les Emerillon et les Palikur. Chez ces dernières, l'absence de la moitié de la diversité génétique a un effet direct sur le taux d'hétérozygotie, puisque les Palikur et les Emerillon ont les taux les plus faibles (0,487 et 0,336). Par ailleurs, nous avons observé des individus Kaliña qui nous a été impossible de classer parmi les haplogroupes A, B, C et D. Ces individus, désignés comme "autre", représentent près de 7% des lignées mitochondriales Kaliña.

Populations	Haplogroupe					Hétérozygotie H
	A	B	C	D	autre	
Kaliña	6,9%	41,4%	37,9%	6,9%	6,9%	0,671
Emerillon	21,4%	78,6%	0	0	0	0,336
Palikur	0	58,1%	0	41,9%	0	0,487

Tableau 2. Distribution des lignées mitochondriales fondatrices chez trois populations de Guyane française.

Table 1. Distribution of the mtDNA founding lineage in three French Guiana Natives

Discussion

L'étude de trois populations de Guyane française pour les polymorphismes de l'ADNmt qui décrivent l'ensemble de la diversité amérindienne a révélé des particularités génétiques pour chacune d'entre elles. Tout d'abord, la présence de lignées sortant de la variabilité amérindienne chez un seul des groupes étudiés, les Kaliña, amène à se poser la question au sujet de leur provenance. D'après les travaux menés sur près de vingt populations amazoniennes examinées pour les marqueurs classiques du sang, les Kaliña possèdent les fréquences les plus élevées de composantes biologiques exclusivement observées dans l'Ancien Monde (Larrouy *et al.*, 1964a; Black *et al.*, 1988; Callegari-

Jacques *et al.*, 1994; Santos *et al.*, 1998; Battilina *et al.*, 2002). Ces allèles ont donc probablement été introduits par métissage, d'autant plus que que les Kaliña vivent à proximité de groupes Créoles et Noirs Marrons (Larrouy *et al.*, 1964a). De la même manière, nous pouvons penser que les individus Kaliña non classés parmi les haplogroupes A, B, C et D ont une ascendance maternelle non-Amérindienne.

Les Palikur et les Emerillon ont ensuite été caractérisés par l'absence de deux lignées fondatrices. La disparition de deux lignées sur quatre dans une même population amérindienne est peu courante puisque seuls les groupes du sud de la Patagonie et de la Terre de Feu (Tehuelche, Selk'nam, Yamana, Kaweshar et Yaghan), représentés par les lignées C et D, font pour cela, figure de référence sur l'ensemble du continent (Lalueza *et al.*, 1997; Moraga *et al.*, 2000; García-Bour *et al.*, 2004). Partant du principe qu'elles possèdent en commun la même caractéristique (absence de A et B), Lalueza *et al.* (1997) et Moraga *et al.* (2000) supposent que ces populations sont étroitement liées et qu'elles proviendraient toutes de la même dynamique de peuplement au cours de laquelle les lignées fondatrices A et B auraient été absentes ou perdues. Le phénomène est toutefois différent chez les Palikur et les Emerillon puisque ce ne sont pas les mêmes haplogroupes qui les représentent. Les lignées A et B ont été observées chez les Emerillon alors que les Palikur ont été définis par la présence de B et D. Contrairement à leurs consœurs du sud, les Palikur et les Emerillon actuels n'ont donc probablement pas suivi la même dynamique de mise en place.

Les données collectées par Grenand et Grenand (1979) sur la démographie des groupes amérindiens de Guyane relatent une diminution brutale et dramatique des effectifs, principalement causée par les épidémies importées de l'Ancien Monde. Mais ces données révèlent surtout que les Emerillon ont subi la plus importante des réductions d'effectifs, puisqu'au milieu du 20^{ème} siècle il ne subsiste que 52 individus. Or, plus l'effectif survivant est petit et moins grande est la probabilité qu'il soit représentatif du groupe de départ en terme de composition génique. Nous pouvons donc imaginer que les haplogroupes C et D, actuellement absents chez les Emerillon, ont été perdus au cours de ce goulot d'étranglement.

Parallèlement à l'absence des lignées A et C, les Palikur présente une autre caractéristique. Grenand et Grenand (1987) ont en effet décrit une organisation sociale clanique des Palikur, régie par des règles matrimoniales précises de type exoclanique et endogame que les généalogies sur près de 6 générations établies sur le terrain ont faites apparaître. Dans ce type de structure, un individu Palikur ne peut se marier avec un membre de son propre clan puisque ce type d'union est considéré comme incestueux. Le choix du conjoint se fait donc à l'extérieur du clan, mais à la seconde condition que ce conjoint soit lui-même Palikur. Puisque les mariages Palikur unissent exclusivement des individus eux-mêmes Palikur, les échanges avec les génomes des groupes alentours sont donc inexistantes. Par conséquent, la composition génétique des Palikur actuelle, avec l'absence des lignées A et C, résulte très probablement de cette barrière et cet isolement génétiques imposés par les règles sociales Palikur.

Les Palikur, les Emerillon et les Kaliña ont déjà été examinés pour les marqueurs sanguins (Larrouy *et al.*, 1964a,b ; Daveau *et al.*, 1975 ; Potel, 1988), et les résultats ont été comparés à ceux des populations Wayampi et Wayana de Guyane (Tchen *et al.* ; 1978a,b; 1981 ; Dugoujon *et al.*, 1994) ainsi qu'aux Apalaï-Wayana (Salzano *et al.*, 1988) ; un groupe Amérindien vivant à proximité de la frontière avec la Guyane. La figure 2 représente les relations génétiques obtenues (Mazières *et al.*, 2005 ; soumis pour publication). Ce dendrogramme montre tout d'abord des similitudes génétiques entre les Kaliña, les Wayana, les Wayampi et les Apalaï-Wayana, regroupés dans un cluster central. Mais surtout, il révèle que pour les groupes sanguins, les Palikur et les Emerillon se distinguent fortement des autres populations, ce qui, de manière intéressante, confirme les observations précédemment faites pour l'étude de l'ADNmt quant à la singularité génétique de ces deux populations.

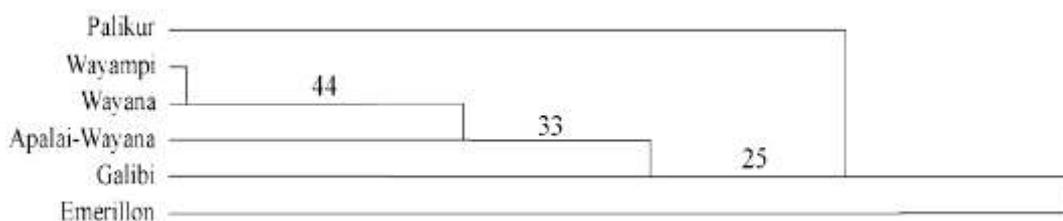


Figure 2. Dendrogramme basé sur douze systèmes sanguins montrant les relations génétiques entre les populations de Guyane et les Apalai-Wayana. Les nombres indiquent les valeurs du bootstrap en pourcentage, basé sur 2000 réplifications.

Figure 2. Dendrogram based on twelve blood groups showing the relationships among the French Guiana populations and the Apalai-Wayana. The numbers indicate bootstrap values in percentage, based on 2.000 replications.

Conclusion

Trois populations amérindiennes de Guyane Française ont été analysées pour les polymorphismes de l'ADNmt définissant la diversité génétique amérindienne. La distribution des haplogroupes fondateurs a révélé l'absence des lignées fondatrices A et C chez les Palikur, et C et D chez les Emerillon. Ces particularités appuient les résultats obtenus pour ces mêmes populations par l'étude des groupes sanguins. De plus, elles semblent parfaitement illustrer des événements ethnohistoriques propres à la Guyane française.

Bibliographie

- Anderson, S., Bankier, A.T., Barrell, B.G., de Bruij, M.H.L., Coulson, A.R., Drouin, J., Eperon, I.C., et al., 1981, Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290, 457-465.
- Arnaud, E., 1980, O protestantismo entre os índios Palikur do Rio Urucauà (Oiapoque, Brazil) – Notícia preliminar. *Revista de Antropologia (São Paulo)*, 23, 99-102.
- Battilana, J., Bonatto, S.L., Freitas, L.B., Hutz, M.H., Weimer, T.A., Callegari-Jacques, S.M., Batzer, M.A., Hill, K., Hurtado, A.M., Tsuneto, L.T., Petzl-Erler, M.L., Salzano, F.M., 2002. Alu insertions versus blood group plus protein genetic variability in four Amerindian populations, *Ann Hum Biol*, 29(3), 334-47.
- Black, F.L., Santos, S.E.B., Salzano, F.M., Callegari-Jacques, S.M., Weimer, T.A., Franco, M.H.L.P., Hutz, M.H., Rieger, T.T., Kubo, R.R., Mestriner, M.A., Pandey, J.P., 1988, Genetic variation within the linguistic Tupi group: new data on three Amazonian tribes. *Ann Hum Biol*, 15, 337-351.
- Bois, E., 1967. *Les Amérindiens de la Haute-Guyane française*. Anthropologie, pathologie, biologie (Paris : Editions du C.N.R.S., Desclée Ed.).
- Bonatto, S.L. and Salzano, F.M., 1997, A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 1866-1871.
- Bonnet, F., 1990, Analyse des données génétiques relatives à différentes ethnies de la Guyane française – Bilan et interprétation - . Mémoire de DEA d'Anthropologie, option Anthropologie biologique, Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Callegari-Jacques, S.M., Salzano, F.M., Weimer, T.A., Hutz, M.H., Black, F.L., Santos, S.E.B., Franco, M.H.L.P., Guerreiro, J.F., Mestriner, M.A., Pandey, J.P., 1994, Further blood genetic studies on Amazonian diversity – data from four Indian groups. *Ann Hum Biol* 21(5), 465-481.
- Daveau, M., Rivat, L., Langaney, A., Afifi, N., Bois, E., Ropartz, C., 1975, Gm and Inv allotypes in French Guiana Indians. *Hum Hered.*, 25(2), 88-92.
- Dugoujon, J.M., Guitard, E., Senegas, M.T., Grenand, P., Bois, E., 1994, Gm and Km allotypes in Wayampi, Wayana and Emerillon Indians from French Guiana. *Ann. Hum. Biol.*, 21(4), 335-45.

- Garcia-Bour, J., Perez-Perez, A., Alvarez, S., Fernandez, E., Lopez-Parra, A.M., Arroyo-Pardo, E., Turbon, D., 2004, Early population differentiation in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia: ancient mtDNA sequences and Y-chromosome STR characterization. *Am J Phys Anthropol*, 123(4), 361-70.
- Giles, R.E., Blanc, H., Cann, H.M., Wallace, D.C., 1980, Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 77(11), 6715-9.
- Grenand, F., Grenand, P., 1978, Les populations amérindiennes de Guyane Française. ORSTOM, Cayenne (GUF), 14 p.
- Grenand, F., Grenand, P., 1979, Les Amérindiens de Guyane française aujourd'hui : éléments de compréhension. *Bull. Soc. Americanistes*, LXVI, 361-382.
- Grenand, P., 1981, Agriculture sur brûlis et changements culturels : le cas des Indiens Wayapi et Palikur de Guyane. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 28 (1), 23-31.
- Grenand, P., Grenand, F., 1985a, La question amérindienne en Guyane française : Eléments d'histoire amérindienne. *Ethnies (FRA)*, 1(1-2), 11-14.
- Grenand, P., Grenand, F., 1985b, La question amérindienne en Guyane française : Les Arawak. *Ethnies (FRA)*, 1(1-2), 15-17.
- Grenand, P., Grenand, F., 1985c, La question amérindienne en Guyane française : Les Wayana. *Ethnies (FRA)*, 1(1-2), 23-24.
- Grenand, P., Grenand, F., 1985d, La question amérindienne en Guyane française : Les Wayapi. *Ethnies (FRA)*, 1(1-2), 25-26.
- Grenand, F., Grenand, P., 1987, La côte d'Amapá, de la bouche de l'Amazone à la baie d'Oyapock, à travers la tradition orale palikur. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Antropologia*, Belém, Pará, 3- 1, 1-78.
- Horai, S., Kondo, R., Nakagawa-Hattori, Y., Hayashi, S., Sonoda, S., Tajima, K., 1993, Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mtDNA. *Mol Biol Evol*, 10, 23-47.
- Hurault, J., 1965, La population des Indiens de Guyane française. *Population*, 20, 603-632, 801-828.
- Lalueza, C., Perez-Perez, A., Prats, E., Cornudella, L., Turbon, D., 1997, Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Hum Mol Genet*, 6(1), 41-6.
- Larrouy, G., Marty, Y., Ruffié, J., 1964a, Etude hémotypologique des populations indiennes de Guyane française. Les groupes érythrocytaires. *Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris* 71(1), 107-117.
- Larrouy, G., Marty, Y., Ruffié, J., 1964b, Etude hémotypologique des populations indiennes de Guyane française. Les groupes sériques du système Gm. *Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris* 71(1), 119-123.
- Mazières, S., Sevin, A., Bonnet, F., Crubézy, E., Dugoujon, J.-M., Salzano, F. M., Larrouy, G., 2005, Genetic studies in French Guiana populations : synthesis. *Am J Phys Anthropol* (soumis pour publication).
- Moraga, M.L., Rocco, P., Miquel, J.F., Nervi, F., Llop, E., Chakraborty, R., Rothhammer, F., Carvallo, P., 2000, Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the southern cone of the continent. *Am J Phys Anthropol*, 113(1), 19-29.
- Potel, J.F., 1988, Les Palikur: Structure sociale et hémotypologique. Positionnement génétique parmi les Amérindiens. Mémoire de DEA d'Anthropologie – Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- Rostain, S., 1992, L'occupation amérindienne ancienne du littoral de Guyane. Dans *Evolution des littoraux de Guyane et de la zone caraïbe méridionale pendant le quaternaire*, édité par M. T. Prost (ORSTOM, Paris), p. 481-506.
- Rostain, S., 1994, L'occupation amérindienne ancienne du littoral de Guyane. Thèse, Université de Paris 1, Paris (FRA), 953 p ; 2 tomes.
- Salzano, F.M., Black, F.L., Callegari-Jacques, S.M., Santos, S.E.B., Weimer, T.A., Mestriner, M.A., Pandey, J.P., Hutz, M.H., Rieger, T.T., 1988, Genetic variation within a linguistic group: Apalai-Wayana and other Carib tribes. *Am J Phys Anthropol*, 75, 347-356.
- Salzano, F.M., 2002, Molecular variability in Amerindians: widespread but uneven information. *An Acad Bras Cienc*, 74(2), 223-63.

- Santos, S.E.B., Ribeiro-Dos Santos, A.K.C., Gueerreiro, J.F., Santos, E.J.M., Weimer, T.A., Callegari-Jacques, S.M., Mestriner, M.A., Franco, M.H.L.P., Hutz, M.H., Salzano, F.M., 1998, New proteic genetic studies in six Amazonian Indian populations. *Ann Hum Biol*, 25 (6), 505-522.
- Silva, W.A. Jr., Bonatto, S.L., Holanda, A.J., Ribeiro-Dos-Santos, A.K., Paixao, B.M., Goldman, G.H., Abe-Sandes, K., Rodriguez-Delfin, L., Barbosa, M., Paco-Larson, M.L., Petzl-Erler, M.L., Valente, V., Santos, S.E., Zago, M.A., 2002, Mitochondrial genome diversity of Native Americans supports a single early entry of founder populations into America. *Am J Hum Genet*, 71(1), 187-92.
- Tchen, P., Bois, E., Seger, J., Grenand, P., Feingold, N., Feingold, J.A., 1978a, Genetic study of two French Guiana Amerindian populations. I. Serum proteins and red cell enzymes. *Hum Genet*, 45(3), 305-15.
- Tchen, P., Seger, J., Bois, E., Grenand, P., Fribourg-Blanc, A. and Feingold, N., 1978b, Genetic study of two French Guiana Amerindian populations.II. Rare electrophoretic variants. *Hum Genet*, 45, 317-326.
- Tchen, P., Bois, E., Lanset, S., Feingold, N., 1981, Blood group antigens in the Emerillon, Wayampi, and Wayana Amerindians of French Guiana. *Hum Hered*, 31(1), 47-53.
- Torrioni, A., Schurr, T.G., Yang, C.-C., Szathmary, E.J.E., Williams, R.C., Schanfields, M.S., Troup, G.A., Knowler, W.C., Lawrence, D.N., Weiss, K.M. and Wallace, D.C., 1992, Native American Mitochondrial DNA Analysis Indicates That the Amerind and the Na-Dene Populations Were Founded by Two Independant Migrations. *Genetics*, 130, 153-162.
- Wallace, D.C., Garrison, K., Knowler, W.C., 1985, Dramatic founder effects in Amerindian mitochondrial DNAs. *Am J Phys Anthropol*, 68(2), 149-55.

ANNEXE 3 : ORIGINE DES CLANS PALIKUR

Extrait de « *La côte d'Amapá, de la bouche de l'Amazone à la baie d'Oyapock, à travers la tradition orale Palikur* »,
In Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi,
Françoise et Pierre Grenand, 1987.

Il y a longtemps, très longtemps, à l'époque du Déluge, un homme fabriqua une jarre énorme. Sur ses flancs, il amarra des flûtes trois par trois puis se glissa à l'intérieur. Pendant tout le temps que dura le Déluge, l'homme resta caché dans sa jarre ballottée sur l'eau. Il savait que l'inondation durait toujours au son que produisaient les flûtes quand l'eau les traversait. Quand la terre sécha, la jarre s'immobilisa et les flûtes cessèrent de siffler. Alors l'homme descendit à terre. Soudain, il entendit chanter le chant *mayapna* et il voulut savoir d'où ça venait. Il marcha, marcha, mais ne vit rien. Simplement, il entendait le chant. Il arriva enfin dans un endroit où il n'y avait que des poteaux de case *wakap*. Mais il n'y avait personne. Plus loin, il entendit encore des gens rire et chanter, mais il ne vit rien d'autre que des ananas sauvages *kawah*. Il poursuivit son chemin et entendit encore des gens chanter. Or il n'y avait encore une fois rien d'autre que des poteaux de case couverts de fourmis. Or il avait bien entendu des gens rire, chanter et jouer de la flûte ! il avait beau réfléchir, il ne comprenait rien. Le lendemain, il revint sur ces pas. Il y avait plein de maisons partout, plein de gens dans les maisons. Il leur demanda :

- Mais de quelle nation êtes-vous donc ?
- Nous sommes des **Wakapūyene**.

Il comprit que les fourmis *wakapen* vivant sur l'arbre *wakap*, (celui qui sert à faire les poteaux de case) étaient devenues des hommes. Il continua son chemin et arriva à l'endroit où il avait vu des ananas sauvage. Maintenant il y avait plein de monde, du cachiri : c'était la fête. Il but du cachiri avec les gens et leur demanda :

- Mais de quelle nation êtes-vous donc ?
- Nous sommes des **Kawakukyene**.

L'homme se dit : « Ha oui, c'est vrai ; hier, ici, j'ai vu plein d'ananas ; c'étaient eux ! » L'homme poursuivit son chemin. Il arriva dans un endroit couvert de très jeunes pieds d'arbres *poem*. Le lendemain, ils étaient devenus des hommes et des femmes pareils à nous, avec chants, flûtes et rires. L'homme leur demanda :

- Mais de quelle nation êtes-vous donc ?
- Nous sommes des **Poemyune**.

L'homme poursuivit son chemin. Il entendit encore une fois des chants et des flûtes, sans rien voir d'autre qu'un carré de pieds de tabacs couverts de chenilles *itey* en train d'en dévorer les feuilles. Le lendemain, quand il revint, il y avait toujours les chenilles qui continuaient de manger les feuilles de tabac. Le troisième jour, quand il revint encore, il n'y

avait plus ni chenilles ni tabac, mais plain d'hommes, de femmes et d'enfants. L'homme leur demanda :

- Mais de quelle nation êtes-vous donc ?
- Nous sommes des **Iteyune**, c'est à dire des **Waywayene**
- Ah bon ! Vous descendez des chenilles, de celles qui arpentent ! pensa l'homme.

L'homme poursuivit son chemin. Encore une fois, il entendit des chants et des flûtes et sut que des gens dansaient. Il s'approcha mais ne vit que des petits lézards *wadã*. Quand il revint au même endroit plusieurs jours après, il y avait plein de maisons habitées. L'homme demanda :

- Mais de quelle nation êtes-vous donc ?
- Nous sommes des **Wadãyene**.
- Ah bon, alors vous descendez des lézards! pensa l'homme.

L'homme poursuivit son chemin. Il arriva en haut d'une montagne. Là, il vit des maisons et les hommes et les femmes qui les habitaient. Mais il ne put savoir comment ils avaient été créés. Alors il les appela **Wasiyene**, "les gens de la montagne". Ainsi, après le Déluge, toutes les nations furent créées pratiquement en même temps, comme le manioc ou le roseau à flèche ; tout quoi.

Origine des Kamuyune

Il y avait jadis un homme qui était très laid. Il avait plus de quarante ans et toujours pas de femmes. Il était encore célibataire alors que ses frères et sœurs étaient mariés depuis longtemps. Un jour qu'il rentrait chez lui, il se mit à réfléchir :

- Voilà, j'ai quarante ans...je ne suis pas marié...je vais partir, partir au fond de la forêt et m'y perdre...

Il se fit des flèches, qu'il mit dans trois carquois, et partit. Il marcha deux jours. Le troisième, il arriva devant un large chemin bien propre.

- Il y a souvent du monde qui passe par ici. Je vais surveiller qui passe.

Comme il était déjà tard, il accrocha son hamac et s'installa. Il ne savait pas si le village était sur sa droite ou sur sa gauche. Finalement, il s'endormit. A quatre heures du matin, il vit arriver deux femmes deux très belles femmes ; vraiment, de très très belles femmes. Elles avaient les yeux qui brillaient tellement qu'il ne pouvait pas les regarder en face. Les deux femmes lui demandèrent :

- Que fais-tu là ?
- Je me suis perdu en allant à la chasse.
- Sais-tu de quelle nation nous sommes ?
- Non.
- Nous sommes des Kamuyune, le peuple du soleil. Nous travaillons pour notre père.

- J'aimerais vous poser une question, dit l'homme.
- Oui ?
- Je voudrais me marier avec l'une d'entre vous.

L'une des deux femmes répondit :

- J'aurais bien voulu, mais je ne peux pas accepter, parce que dès cinq heures du matin, je brillerai tellement que tu ne pourras plus me regarder.

L'autre ajouta :

- Nous avons encore deux sœurs qui vont passer. Tu peux toujours leur poser la question.

Et elles partirent. A cinq heures du matin, deux autres femmes s'approchèrent. L'homme alla au bord du chemin. C'étaient aussi de très belles femmes. Elles lui demandèrent :

- Que fais-tu là ?
- Je me suis perdu à la chasse.
- Sais-tu de quelle nation nous sommes ?
- Non.
- Nous sommes des Kamuyune. Nous travaillons pour notre père.
- Puis-je vous poser une question ?
- Oui ?
- Aimerez-vous que j'épouse l'une de vous deux ?
- Ah, ça n'est pas possible, car dès cinq heures du matin, nous t'aveuglerions !
- Mais attends ! Notre dernière petite sœur va passer à six heures. Elle sera seule. Tu peux toujours lui poser la question.

Il resta seul. Vers six heures et demie, la dernière petite sœur vint à passer. Elle était seule. L'homme se mit au bord du chemin.

- Que fais-tu là ?
- Je me suis perdu à la chasse.
- Sais-tu de quelle nation je suis ?
- Non.
- Je suis une Kamuyune. Je travaille pour mon père.
- Je voudrais te poser une question.
- Oui ?
- Veux-tu que je t'épouse ?
- Oui. Si tu veux bien, je veux bien aussi. Mais tu sais que je travaille pour mon père. Si nous nous marions, nous retournerons dans la maison de mon père.

L'homme fut d'accord.

- Bon. Alors je vais avertir mon père, dit la jeune fille.

L'homme décrocha son hamac et la suivit. Au bout d'un moment, elle lui dit :

- Attends-moi ici. Je vais prévenir mon père.

La jeune fille arriva devant son père :

- Pourquoi reviens-tu ? Et qui est avec toi ?

- Excuse-moi, père. Je vais t'expliquer. Je suis revenue parce que j'ai rencontré un homme qui m'a saluée gentiment. Il m'a dit qu'il était perdu et qu'il désirait m'épouser. J'ai accepté, parce qu'il est très gentil. Mais si tu refuses, il repartira. Voilà pourquoi je suis revenue.

- Où est cet homme ?

- Là-bas.

- Va le chercher que nous parlions. »

La jeune femme alla chercher l'homme et ils revinrent ensemble. Elle le présenta à son père. Ils s'assirent et parlèrent. Le père demanda :

- D'où viens-tu ?

- Je viens de par là. Je me suis perdu en allant à la chasse, mais j'ai trouvé votre chemin. Alors je me suis installé et j'ai attendu. J'ai vu passer des femmes qui ont d'ailleurs refusé de m'épouser.

- C'était mes autres filles. Elles travaillent pour moi.

- J'en ai d'abord vu deux, puis deux autres, qui ont toutes refusé. Ensuite, j'ai vu une dernière, seule, qui a accepté.

- C'est aussi ma fille. La veux-tu vraiment ?

- Oui. Sinon, je ne serais pas venu jusqu'ici.

- Et toi, ma fille, veux-tu de cet homme ?

- Oui.

- Alors, il n'y a pas de problème. Mariez-vous. Mais ton mari devra travailler pour moi.

- Oui, dit l'homme.

- Bon, eh bien c'est accordé, dit Soleil, vous êtes mariés.

La fille dit à son mari :

- Tu travailleras avec moi.

L'homme resta un an auprès de son beau-père. Puis, un jour, il dit à sa femme :

- Je vais voir mes parents.

-D'accord.

Et ils partirent ensemble. Lorsqu'ils furent arrivés à la maison, la mère de l'homme dit à sa belle-fille :

- Nous allons râper du manioc.

Les râpes étaient alors en terre cuite ; leurs dents étaient des incisions croisées. Les femmes partirent ensemble arracher du manioc. Elles l'épluchèrent puis la belle-mère donna une râpe à sa belle-fille et elles se mirent toutes les deux à râper. Mais la jeune femme se fatigua tout de suite. La sœur de son mari se moqua d'elle :

- Regardez comme elle se fatigue vite ! Elle ne sait pas râper !

- Ne vous moquez pas d'elle, dit son mari, elle sait râper ; mais chez elle, les râpes sont différentes. Vous-même, quand vous allez râper, vous ne manger pas de poisson pendant les deux jours qui précèdent. Or elle, elle ne le savait pas, elle a mangé du poisson ; c'est pour cela que sa râpe ne coupe pas bien. »

Mais comme ses belles-sœurs continuaient à se moquer d'elle, elle devint toute honteuse. Son mari continua à la défendre :

- Excusez-là. Elle n'a pas l'habitude de nos râpes.
- Emmène-moi chez mon père. Laisse-moi rapporter ma râpe et tout mon matériel, et alors, ça ira, dit enfin la jeune femme à son mari.

Ils partirent. Arrivés là-bas, ils prirent toutes ses affaires et revinrent. Sa râpe était différente : elle était faite de petits morceaux de fer enchâssés dans une plaque de bois. Et avec ça, elle râpa bien, et même beaucoup mieux que ses belles-sœurs. Elle eut fini avant toutes les autres.

- Tenez, faites donc avec ma râpe, dit-elle à ses belles-sœurs.
- Non ! C'est beaucoup trop effilé, nous allons nous couper.
- Justement, ça râpe beaucoup mieux ! »

Et elle fit ses cassaves, et termina avant toutes les autres femmes. Finalement, les belles-sœurs apprirent à se servir de sa râpe et finirent même par laisser tomber leurs anciennes râpes en terre cuite. C'est comme ça qu'aujourd'hui encore nous utilisons les râpes des femmes Kamuyune. Cette femme eut beaucoup d'enfants qui commencèrent à peupler Urucauá. Un jour, elle mourut, mais il y avait déjà beaucoup de descendant de la fille du soleil.

Resumo

O povoamento indígena da Guiana francesa: Contribuição dos marcadores moleculares.

Para compreender a história do povoamento indígena da Guiana francesa, seis populações ameríndias (Palikur, Emerillon, Kaliña, Wayampi, Apalaí et Matsiguenga) foram examinadas para os marcadores do DNA mitocondrial e do cromossomo Y, e outra três foram testadas para sete loci autossômicos. Após a extração do DNA de soros ou hemácias coletados no campo, os fragmentos foram amplificados pelo método da PCR, analisados por digestão enzimática e por seqüenciamento automático, visando as variantes biológicas ameríndias principais. O nosso trabalho mostra que nos grupos nativos, a deriva genética não explica toda a variabilidade genética. Notavelmente, a interpretação conjunta de áreas como antropologia biológica, etnologia, linguística e história tem revelado a sua utilidade. Por último, o presente trabalho tem demonstrado o papel direto dos grupos não nativos na dinâmica de instauração das populações ameríndias da Guiana francesa.

Abstract

The Amerindian peopling of French Guiana: clues from genetic markers

To better understand the Amerindian peopling of French Guiana, six populations (Palikur, Emerillon, Kaliña, Wayampi, Apalaí and Matsiguenga) were analysed in relation to mtDNA and Y-chromosome genetic markers, and three of them tested for seven autosomal loci. Genetic material (DNA) has been extracted from serum or red-cell samples and DNA analysis were performed using the PCR-RFLP method coupled with sequencing of the HVS-I region of the mtDNA to detect the major Amerindian genetic components. The present work demonstrates that genetic drift does not act as the principal evolutive force. Furthermore, it strenghtens the importance of an interdisciplinary approach in any anthropological study. Finally, the role of recent historical events in the Amerindian settlement of French Guiana is to be considered, notably those involving non-Amerindian populations.