

## **Caractérisation anthropogénétique de la population des Monts de Traras (Nord Ouest algérien) sur la base de l'analyse du polymorphisme des dermatoglyphes digitaux. Analyse comparative à l'échelle Méditerranéenne**

*Anthropogenetical Characterization of Traras Montains population (North west of Algeria) based on the analysis of polymorphism of digital Dermatoglyphics. Analysis across Mediterranean*

Fatiha Benkou<sup>1</sup>, Ammaria Aouar Metri<sup>1,2</sup>, Okacha Chaïf<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire d'Anthropologie des Religions et comparaison, Faculté des Sciences Humaines et Sociales, Université Abou Bekr Belkaïd de Tlemcen, Algérie.

<sup>2</sup>Laboratoire de valorisation de l'Action de l'Homme pour la Protection de l'Environnement et Application en Santé Publique (Equipe Environnement et Santé), Faculté des sciences, Université Abou Bekr Belkaïd de Tlemcen, Algérie. aaouar@netcourrier.com.

**Auteur chargé de la correspondance:** Fatiha Benkou. Laboratoire d'anthropologie des religions et comparaison, Faculté des sciences humaines et sociales, Université Abou Bekr Blkaïd de Tlemcen, Algérie. benkofatiha@yahoo.fr

**Les mots clés:** Population, Monts de Traras, Dermatoglyphes, Méditerranée, Polymorphisme, Nord Ouest algérien, Beni Ouarsous, Diversité génétique.

**Key words:** Population, Monts de Traras, Dermatoglyphics, Méditerranée, Polymorphism, North West of Algeria, Beni Ouarsous, Genetic Drift.

### **Résumé**

Notre étude porte sur la caractérisation anthropo-génétique de la population de Beni Ouarsous dans les monts de Traras, par l'analyse comparative du polymorphisme des dermatoglyphes digitaux à l'échelle de la méditerranée. Cette analyse a été réalisée en 2011 sur un échantillon de 200 personnes (100 femmes et 100 hommes) d'origine Beni Ouarsous.

Nos résultats, montrent que les figures digitales les plus fréquentes pour les deux mains chez l'ensemble de la population sont les boucles ulnaires, suivies des tourbillons, des doubles boucles, des Arcs plats, des boucles radiales et enfin des arcs en tente. La fréquence élevée des boucles ulnaires rapproche notre population masculine avec certaines populations de nord de la méditerranée et celle des tourbillons la rapproche des populations de Nord d'Afrique et certaines populations de Moyens Orient. Les analyses en composantes principales des deux sexes révèlent de fortes affinités entre la population de Beni Ouarsous et les populations d'Afrique du Nord en générale et les populations arabes et berbères en particulier.

### **Abstract**

Our study focuses on the anthropological genetic characterization of the population of Beni Ouarsous Traras in the mountains, by the comparative analysis of polymorphism of digital dermatoglyphics across the Mediterranean. This analysis was conducted in 2011 on a sample of 200 people (100 women and 100 men) original of Beni Ouarsous.

Our results show that the most common for both hands in the whole population figures are digital ulnar loops, followed by swirls, double loop, flat arches, radial loops and arches finally tent. The high frequency of ulnar loops close our male population with some populations north of the Mediterranean and the vortices closer with the North African populations and some populations Means Easts. The principal component analysis of both sexes show strong affinities between the people of Beni Ouarsous and populations in North Africa in general and the Arab and Berber populations in particular.

### **Introduction**

L'Anthropologie biologique s'intéresse à l'exploration du polymorphisme génétique humain modelée par les données fournies par la génétique des populations (Loi d'Hardy-Weinberg). Par conséquent, cette exploration conduit à une variation des fréquences des gènes entre les différentes populations (Terzian et Biéumont, 1988).

Avec le développement de l'anthropologie, les dermatoglyphes digitaux ne tardèrent à intéresser les chercheurs dont le souci majeur était la recherche et la détermination de la variabilité des populations humaines (Charles *et al.*, 2003).

La caractérisation anthropo-génétique des populations humaines actuelle a été établie grâce à l'étude des dermatoglyphes (Kandil *et al.*, 1998; Harich *et al.*, 2002).

Dans ce contexte, et dans le but d'enrichir la base de données anthropo-génétiques et anthropo-biologique des populations Algériennes en général et de l'extrême Ouest algérien en particulier qui constitue le projet de recherche de notre équipe (Aouar *et al.*, 2009/2012). Notre travail a porté sur l'analyse comparative de polymorphisme des dermatoglyphes digitaux, au sein de la population berbère de Béni Ouarsous, dans les Monts de Traras (Nord Ouest algérien) et sa position dans l'espace Méditerranéen. Cette population est une communauté montagnaise, géographiquement délimitée. Les familles mènent plus ou moins une vie rurale basée sur une organisation tribale. Cette population est constituée de plusieurs populations en strates (des sous populations). Dont l'échange migratoire est fortement important. Ce flux migratoire rend la population de Traras un modèle à compartiments (Aouar Metri, 2013).

### **Matériels et Méthodes**

L'étude a été portée sur la région de Beni Ouarsous qui se situe au Nord Ouest de la face Méditerranéenne de l'Algérie (Figure 1). Elle s'étend sur une superficie de l'ordre de 170 hbts/Km<sup>2</sup> (Recensements, 2008. APC de Beni Ouarsous).

Cette région connue par le nom de «Traras» ou «Trare» qui signifie «Berbère» (Marmol, 1599) est peuplée par une communauté berbère (Benkou, 2011). Elle est formée par trois grandes tribus d'origine El-Koumia qui sont: Nedroma, Sghara et Beni Illoul, cette dernière constitue la région de notre étude (Canal, 1887).

#### ***Echantillonnage***

L'échantillonnage a été réalisé sur une population originaire de la région de Beni Ouarsous depuis trois générations.

Nous avons déterminé chez 200 individus, 100 femmes et 100 hommes leurs figures digitales de 10 doigts.



**Figure 1.** La situation géographique de la commune de Beni Ouarsous (Aouar *et al.*, 2012)  
**Figure 1.** The geographical situation of the municipality of Beni Ouarsous (Aouar *et al.*, 2012)

### ***Obtention des empreintes dermiques***

Pour l'obtention des empreintes digitales, la technique consiste à enduire les terminaisons des phalanges de chaque individu par l'encre et à les enrouler sur les cases qui leur sont destinées sur du papier blanc mat.

### ***Caractères analysés***

Pour chaque individu, nous avons déterminé les figures digitales situées à l'extrémité apicale des doigts de chaque main, celles-ci ont été classées en: Arcs plats (Ap), Arcs en tente (At), Boucles ulnaires (Bu), Boucles radiales (Br), Tourbillons (T) et Doubles Boucles (DB). Les résultats obtenus ont été classés par doigt, main et pour la somme des deux mains aussi bien chez les hommes que chez les femmes.

### ***Analyses statistiques***

Les différences bimanuelles et sexuelles ont été évaluées en utilisant le test de  $\chi^2$  calculé par le programme BIOSYS-1. Ce dernier est utilisé aussi pour réaliser les comparaisons inter populationnelles.

Afin de situer notre population par rapport aux populations analysées (Afrique du Nord, Moyen Orient et le Nord de la Méditerranée), les fréquences des différentes figures digitales ont été traitées par analyse en composante principale (ACP) selon le programme Minitab V15.

## **Résultats**

### ***Fréquences***

L'analyse des différentes types de figures digitales chez la population de Beni Ouarsous (Tableau 1), montre que les figures les plus fréquentes pour les deux mains chez l'ensemble de la population sont les boucles ulnaires (51,3%), suivies des tourbillons (31,2%), des doubles boucles (9,5%), des arcs plats (4,55%), des boucles radiales (1,75%) et enfin des arcs en tente (1,4%).

Chez le sexe masculin, la fréquence des différentes figures digitales est presque identique chez la main gauche que chez la main droite. Pour le sexe masculin, les boucles ulnaires et les doubles boucles sont plus fréquentes chez la main droite, et les tourbillons sont plus fréquents chez la main gauche. Chez le sexe féminin, les arcs et les boucles radiales sont fréquents sur le doigt GII. Les boucles ulnaires, sur tous les doigts avec une fréquence maximale au doigt DV et

minimale au doigt GI. Les tourbillons par contre, ont la fréquence maximale au doigt GI et minimale au doigt DIII et DV.

**Différences bimanuelles et sexuelles**

Concernant les différences bimanuelles (Tableau 2), il n'existe pas de différence chez les deux sexes par main. Ainsi que par doigts, on distingue chez le sexe masculin une asymétrie pour les tourbillons et les boucles ulnaires entre la paire de doigt IV. Chez le sexe féminin, une seule différence est observée pour les boucles ulnaires entre la paire de doigts III.

Pour les différences sexuelles, il y a un dimorphisme sexuel pour la main droite qui est du aux fréquences élevées des boucles ulnaires chez le sexe féminin. Par paires de doigts, nous constatons qu'il n'y a aucune différence significative.

Figures	Doigts											
	I		II		III		IV		V		I - V	
	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G
<b>Hommes</b>												
Arcs plats	2	3	15	14	8	6	0	0	0	0	5	4.6
Arcs en tente	0	0	4	4	1	2	2	0	0	0	1.4	1.2
Total Arcs	2	3	19	18	9	8	2	0	0	0	6.4	5.8
Boucles ulnaires	33	32	37	37	61	58	46	59	71	73	49.6	51.8
Boucles radiales	1	0	5	5	2	2	2	3	2	2	2.4	2.4
Doubles boucles	28	30	5	5	1	2	2	0	4	5	8	8.4
Tourbillons	36	35	34	35	27	30	48	38	23	20	33.6	31.6
Total tourbillons	64	65	39	40	28	32	50	38	27	25	41.6	40
<b>Femmes</b>												
Arcs plats	1	2	12	12	5	7	1	3	0	0	3.8	4.8
Arcs en tente	2	0	2	6	1	3	0	0	0	1	1	2
Total arcs	3	2	14	18	6	10	1	3	0	1	4.8	6.8
Boucles ulnaires	35	27	39	29	71	57	57	59	77	74	55.8	49.2
Boucles radiales	0	1	2	6	1	0	0	0	0	1	0.6	1.6
Doubles boucles	31	35	13	6	7	4	4	2	4	2	11.8	9.8
Tourbillons	31	35	32	41	15	29	38	36	19	22	27	32.6
Total tourbillons	62	70	45	47	22	33	42	38	23	24	38.8	42.4

**Tableau 1:** fréquences des dermatoglyphes par doigts chez la population de Beni Ouarsous  
D: Droite, G: Gauche

**Table 1:** Dermatoglyphics frequency of each fingers in the population of Beni Ouarsous  
R: Right, L: Left

Figures	DI-GI	DII-GII	DIII-GIII	DIV-GIV	DV-GV	D-G
<b>Hommes</b>						
Arcs	-1	1	1	2	0	0.6
B. radiales	1	0	0	-1	0	0
B. ulnaires	1	0	3	-13	-2	-2.2
Tourbillons	-1	-1	-4	12	2	1.6
X <sup>2</sup> (signif.)	1.223 <sup>(NS)</sup>	0.022 <sup>(NS)</sup>	0.401 <sup>(NS)</sup>	5.446 <sup>(NS)</sup>	6.053 <sup>(NS)</sup>	0.504 <sup>(NS)</sup>
Ddl	3	3	3	3	3	3
<b>Femmes</b>						
Arcs	1	-4	-4	-2	-1	2
B. radiales	-1	-4	1	0	-1	-1
B. ulnaires	8	10	14	-2	3	7.8
Tourbillons	-8	-2	-11	4	-1	-3.6
X <sup>2</sup> (signif.)	2.717 <sup>(NS)</sup>	4.014 <sup>(NS)</sup>	5.731 <sup>(NS)</sup>	2.469 <sup>(NS)</sup>	4.162 <sup>(NS)</sup>	6.8 <sup>(NS)</sup>
Ddl	3	3	3	3	3	3

**Tableau 2:** Différences bimanuelles (droite – gauche) de la fréquence des figures digitales par doigts et par main chez la population de Beni Ouarsous.

D: Droite, G: Gauche. NS:  $p \geq 0.05$ ; \*:  $0.01 \leq p < 0.05$ ; \*\*:  $0.001 \leq p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p \leq 0.001$ . Ddl: Degré de liberté.

**Table 2:** Bimanual differences (right - left) the frequency of digital figures by hand and fingers in the population of Beni Ouarsous.

R: Right, L: Left. NS:  $p \geq 0.05$ ; \*:  $0.01 \leq p < 0.05$ ; \*\*:  $0.001 \leq p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p \leq 0.001$ . Ddl: Degrees of freedom

### Comparaisons inter-populationnelles

Les comparaisons inter-populationnelles à l'échelle de la Méditerranée (tableau 3), montrent que chez le sexe masculin, la fréquence des arcs s'insère dans les intervalles de variation de Nord Africain et du Nord de la Méditerranée, supérieure à la valeur maximale des proches orientaux. La fréquence des boucles radiales s'insère dans les intervalles des variations des Nord Africains et inférieure à la valeur minimale enregistrée au Moyen Orient et au Nord de la Méditerranée. La fréquence des boucles ulnaires est inférieure à la valeur enregistrée à la population de la rive Nord de la Méditerranée. Enfin la fréquence des tourbillons s'insère dans les intervalles des variations des Nord Africains et des Moyens Orientaux et supérieure à la valeur maximale enregistrée au Nord de la Méditerranée.

Chez le sexe féminin, la fréquence des arcs s'insère dans les intervalles de variation des Nord Africains et Nord de la Méditerranée et inférieure à la valeur enregistrée au Moyen Orient. Les fréquences des boucles ulnaires et les boucles radiales restent inférieures à celles de la rive Méditerranée, par contre la fréquence des tourbillons reste supérieure.

	Beni Ouarsous	Nord d'Afrique	Moyen Orient	Nord de la Méditerranée
Hommes				
Arcs	6.1	2.3 - 8.8	2.9 - 3.8	1.8 - 7
Boucles radiales	2.4	1.6 - 4.3	2.6 - 3.4	3.5 - 5.9
Boucles ulnaires	50.7	51.8 - 58	52.3 - 54.5	52.1 - 65.2
Tourbillons	40.8	31.7 - 42.7	39.1 - 41.4	26.9 - 37.8
Femmes				
Arcs	5.8	2.5 - 7.2	5.9	2.1 - 8.7
Boucles radiales	1.1	1.2 - 3.4	3.3	2.6 - 4.6
Boucles ulnaires	52.5	56.3 - 64.8	54.4	55.1 - 65.9
Tourbillons	40.6	27.7 - 36	36.4	21.1 - 38

**Tableau 3:** Variation des fréquences des figures digitales dans les populations Méditerranéennes.

**Table 3:** variations of the frequencies of digital figures in Mediterranean populations

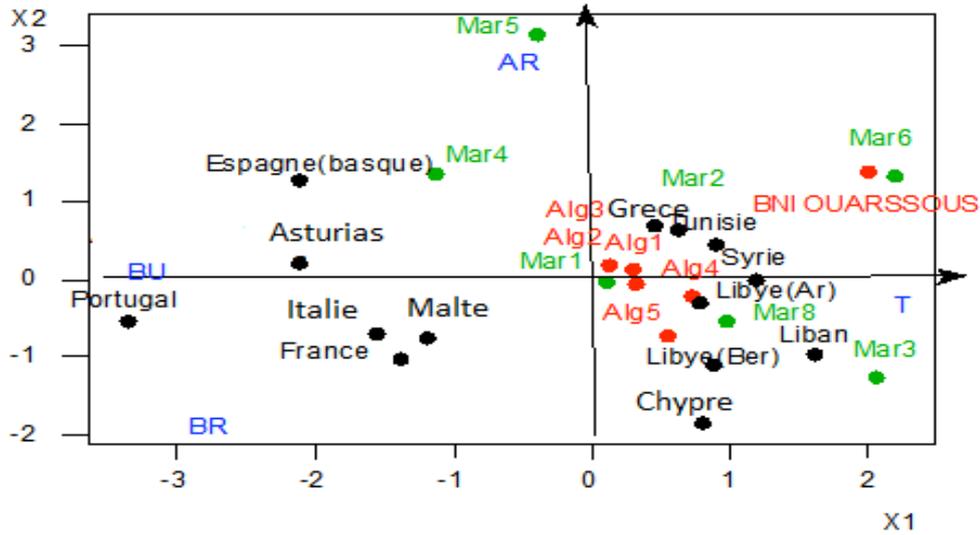
### Analyses en composantes principales (ACPs)

La représentation graphique par analyse en composante principale (ACP) chez le sexe masculin (Figure 2), montre que les deux axes contribuent par 87.8 % de la variation totale.

Selon le premier axe ( $X_1=59.8\%$ ), nous notons une séparation des populations du Nord Africain du côté positive avec plus des tourbillons et certaines populations du Nord de la Méditerranée du côté négative avec plus des boucles ulnaires et des boucles radiales. Suivant le deuxième axe ( $X_2=28\%$ ), nous notons la séparation des Populations de Moyen Atlas, Arabes Méridionaux, Berbères de Souss et la Grèce du côté positif et la Libye, le Liban, les Berbères de Ouarzazate et la population du Chypre du côté négatif. La population de Beni Ouarsous se situe avec les populations arabes et berbères de l'Algérie, les Marocains (Arabe Beni Methar, Berbère Moyen Atlas, Berbère d'El Hoceima), la Syrie et la Tunisie avec plus des tourbillons. Ceci indique d'éventuelles affinités génétiques entre ces populations.

Chez le sexe féminin, la représentation graphique des données obtenues (Figure 3), montre que les deux premiers axes représentent respectivement 58.2 % et 27 % soit un total de 85.2 % de la variabilité. Le premier axe ( $X_1$ ), montre une séparation de quelques populations de Nord de la Méditerranée du côté des ( $X_-$ ) avec plus des boucles ulnaires (BU) et des Arcs (AR) et des boucles radiales (BR) et les populations de l'Afrique du Nord en plus de la Grèce et la population de Chypre du côté ( $X_+$ ) avec plus des tourbillons (T).

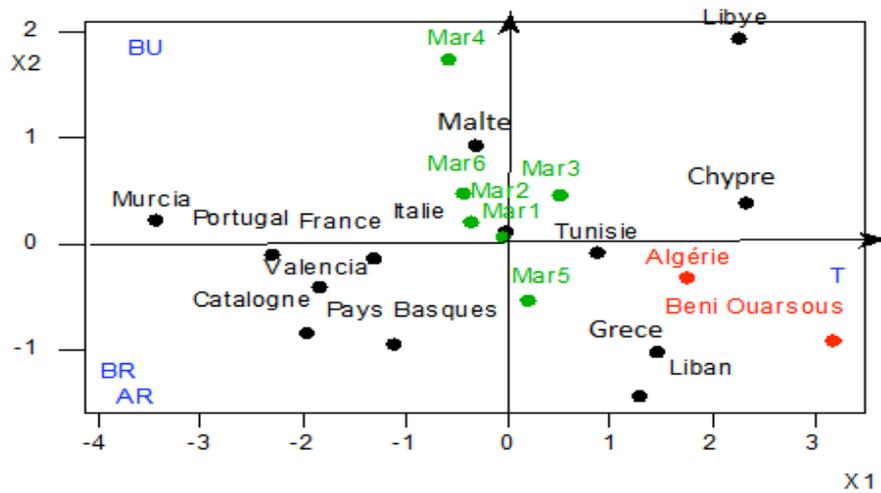
Selon le deuxième axe ( $X_2$ ), nous notons la séparation des populations Marocaines, la Libye au quelle s'ajoute la population de Chypre du côté ( $Y_+$ ) avec plus des boucles ulnaires et la population totale de l'Algérie, les Arabes Méridionaux plus la Grèce et le Liban du côté ( $Y_-$ ) avec plus des tourbillons. La population de Beni Ouarsous se situe avec les populations d'Algérie, les Berbères d'El Hoceima, les Arabes Méridionaux et la Tunisie avec prédominance des tourbillons.



**Figure 2:** Représentation ACP en fonction des dermatoglyphes chez le sexe masculin à l'échelle de la Méditerranée

**Figure 2:** ACP representation based on dermatoglyphics in males across the Mediterranean

Alg1: Kabyles, Alg2: Algérie total, Alg3: Algérie nomades, Alg4: Algérie orientaux, Alg5: Algérie centre Occidental, Mar1: Berbère Hoceima, Mar2: Berbère Moyen Atlas, Mar3: Berbère Ouarzazate, Mar4: Berbère Sous-haha, Mar5: Arabe Méridionaux, Mar6: Arabes Beni Mellal, Mar8: Beni Methar



**Figure 3:** Représentation ACP en fonction des dermatoglyphes chez le sexe féminin à l'échelle de la Méditerranée

**Figure 3:** ACP representation based on dermatoglyphics in females across the Mediterranean

Mar1: Berbère Hoceima, Mar2: Berbère Moyen Atlas, Mar3: Berbère Ouarzazate, Mar4: Berbère Sous, Mar5: Arabe Méridionaux, Mar6: Arabe Beni Mellal

### Conclusion et discussion

L'étude a porté sur la caractérisation anthropo-génétique de la population de Beni Ouarsous par les dermatoglyphes digitaux a permis de situer notre population par rapport aux populations analysées (Afrique du Nord, Moyen Orient et le Nord de la Méditerranée). Les résultats montrent une prédominance des boucles ulnaires, suivie des tourbillons, des arcs et des boucles radiales. Ce schéma concorde avec celui de la majorité des populations humaines (Pons, 1952).

La comparaison inter-populationnelle de la distribution des figures digitales révèle que notre population se rapproche avec les populations de l'Afrique du Nord et de Moyen Orient par

la fréquence élevée des tourbillons et des Arcs, bien que la faible fréquence des boucles rapproche notre population masculine avec certaines populations de Nord de la Méditerranée.

L'analyse en composantes principales chez les deux sexes nous révèle une similitude de notre population avec les populations de l'Afrique du Nord, et certaines populations du Nord de la Méditerranée et de Moyen Orient. En plus, la population de Beni Ouarsous apparaît intermédiaire entre les Arabes et les Berbères de l'Algérie et du Maroc. Ces résultats sont en accord avec les données linguistiques, historiques, géographiques et culturelles de notre population. Il est connue que cette région est habitée par des populations berbères depuis le néolithique, ce dont témoigne la découverte d'os d'antilopes, des poteries et des haches. Elle a participé de la dynastie berbère des Almohades comme d'autres tribus des Traras (Benkou, 2011).

Les affinités génétiques marquées entre ces populations peuvent être dues aux grandes flux migratoires Nord-Sud et Est-Ouest qui ont existé tout au long de l'histoire (Arnaiz *et al.*, 1999) rapportent que les peuples berbères ont été forcés à émigrer vers 6.000 ans avant JC, lorsque les conditions hyper arides du Sahara ne sont établies. Ils se sont dirigés vers les Iles Canaries, vers le Proche Orient, vers la péninsule ibérique et vers les Iles méditerranéennes. De plus notre similitude avec certaines populations de Nord de la Méditerranée peut être s'expliquée par l'invasion masculine de certaines régions de l'Europe de Sud vers notre population.

La grande similitude qui existe entre la population de Beni Ouarsous et les populations de l'Afrique du Nord en général et les populations Arabes et Berbères en particulier confirment largement ceux d'autre études pour résulter que la population Algérienne est rattaché essentiellement aux groupes ethniques, Berbère et Arabe, en dépit des multiples invasions qu'a connues dans le passé d'Afrique du Nord par les phéniciens, les romains, les vandales, les arabes, les turcs et les français (Aireche et Benabadji, 1994). Ces résultats corroborent les résultats obtenus sur les populations de l'Ouest algérien (Aouar *et al.*, 2009/2012, Moussouni et Aouar, 2011 et Mortad *et al.*, 2012). De même, cette constatation est cohérent avec les résultats obtenus en utilisant d'autres marqueurs génétiques (groupes sanguins: Flores *et al.*, 2000a; Sanchez-Mazas, 2000; Harich *et al.*, 2002; Gm: Loueslati *et al.*, 2001; Dugoujon *et al.*, 2004; HLA: Bosch *et al.*, 1997; Gómez-Casado *et al.*, 2000; Arnaiz-Villena *et al.*, 2002; Choukri *et al.*, 2002; Ouhmani *et al.*, 2002; chromosome Y: Bosch *et al.*, 2001; Khodjet El Khil *et al.*, 2001; séquences Alu: Flores *et al.*, 2000b cités in Aouar *et al.*, 2012). Cette ressemblance entre ces populations pourrait s'expliquer par une origine commune génétique, géographique, linguistique et culturelle.

### Références bibliographiques

- Aireche et Benabadji M, 1994. Les Fréquences géniques dans le système ABO, P et Lutheran en Algérie. Centre National de transfusion sanguine CHU Mustapha, Alger. TCB. 3. P 279 – 289.
- Aouar Metri, A., Sidi-Yakhlef, A., Dali Youcef, M., Chaïf, O., Sour, S., 2009, Caractérisation anthropogénétique de la population de Oulhaça dans l'Ouest Algérien: Analyse comparative du polymorphisme des dermatoglyphes et des groupes sanguins (ABO, Rhésus, MNSs et Duffy) à l'échelle de la Méditerranée. *Antropo*, 20, 57-70. [www.didac.ehu.es/antropo](http://www.didac.ehu.es/antropo)
- Aouar A, Sidi-Yakhlef A, Biémont C, Saidi M, Chaif O, Ouraghi S, 2012. A genetic study of nine populations from the region of Tlemcen in Western Algeria: a comparative analysis on the Mediterranean scale. *The Anthropological Society of Nippon* Vol. 120(3), 209-216.
- Aouar Metri, A., 2013. Communication personnelle
- Arnaiz-Villena, A, Martinez-Laso J, Alonso-Garcia J. 1999. Iberia: population genetics, anthropology, and linguistics. *Hum Biol.* 71(5):725-43.
- Benkou F, 2011. Etude Anthroposocioculturelle de la population de Beni Ouarsous. *Revue d'anthropologie des religions* n 10: ISSN: 1112-3494. P: 5-16.
- Canal J, 1887. Monographie de l'arrondissement de Tlemcen, première partie, chapitre III, Nedroma et les pays des Traras.
- Charles S; Esther R et Brunetto C, 2003. *Anthropologie biologique*. P 139-140-467.
- Harich. M, Esteban E, Chafik, Lopez-Alomar A, Vona G, Moral P., 2002. Classical polymorphisms in berbères from Moyen Atlas (Morocco):geneticsm geogrphy and historical evidence in the Mediterranean peoples. *Ann. Hum Biol.* 29, 473-487.

- Kandil, M., Luna, F., Chafik A, Zaoui D et Moral P, 1998. Digital dermatoglyphic patterns of Moroccan Arabs: relationships with Mediterranean populations. *Annals of Human Biology*, 25(4), 319-329.
- Mortad, N., Aouar Metri, A., Chaif, O., 2012. Caractérisation anthropo-génétique de la population de Msirda (Nord Ouest algérien) sur la base de l'analyse du polymorphisme des Dermatoglyphes digitaux. Analyse comparative à l'échelle Méditerranéenne. *Antropo*, 28, 41-48.
- Moussouni, A., Aouar Metri, A., 2011, Etude du polymorphisme des dermatoglyphes et des groupes sanguins (ABO, Rhésus, MNSs, Duffy et Kell) chez la population de Sabra dans le Nord Ouest Algérien. *Antropo*, 25, 65-80.
- Pons J, 1952. Impresiones dermopapilares en estudiantes universitarios Barceloneses. *Trab. Instit. Bernardino de Sahagun*, 13: 87-129.
- Terzian C et Biémont C, 1988. Les théories de l'effet fondateur, Mayr, et la génétique des populations. *Génét. sél. Evol*, 20, 111-122.