

Les allotypes Gm des immunoglobulines chez les Berbères du Maroc.

Gm immunoglobulin allotypic system in Berbers from Morocco.

C. Coudray^{1*}, E. Guitard¹, O. Lemaire¹, M. Cherkaoui², A. Baali²,
K. Hilali², A. Sevin¹, M. Kandil³, N. Harich³, M. Melhaoui⁴,
G. Larrouy¹, P. Moral⁵, J.M. Dugoujon¹

¹ Centre d'Anthropologie UMR 8555 CNRS, 37, allées Jules Guesde, 31073 Toulouse Cedex 4, France. E-mail : clotilde.coudray@wanadoo.fr

² Laboratoire d'Ecologie Humaine, Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences Semlalia, Marrakech, Maroc

³ Département de Biologie, Université Chouaïb Doukkali, Faculté des Sciences, El Jadida, Maroc

⁴ Université Mohamed 1^{er}, Faculté des Sciences d'Oujda, Oujda, Maroc

⁵ Departament de Biologia Animal, Antropologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Espagne

Mots clefs: allotypes Gm, Berbères, Maroc, polymorphisme génétique humain.

Key words: Immunoglobulin allotypes, Berbers, Morocco, Human Populations Genetics.

Résumé

Les allotypes Gm des Immunoglobulines ont été étudiés dans quatre populations berbères du Maroc (Khenifra, Amizmiz, Asni et Bourhia) et dans une population arabe de Doukkala dans le but de rechercher des corrélations génétiques entre ces populations du nord-ouest de l'Afrique. L'analyse du polymorphisme confirme que les Berbères sont géographiquement et génétiquement intermédiaires entre les populations européennes (composante majeure) et les populations sub-sahariennes (environ 20 % de contribution). Les résultats révèlent aussi une similarité génétique étroite entre les Berbères et les Arabes marocains ayant une culture et un langage différents. La distribution des haplotypes Gm laisse supposer que les Arabes et les Berbères actuels du nord-ouest du Maghreb ont des ancêtres communs – probablement les premiers habitants du nord de l'Afrique – qui auraient subi différemment au cours de l'Histoire les conséquences des diverses invasions (notamment les invasions arabes). Nos résultats ont été comparés à ceux obtenus pour d'autres populations berbères d'Afrique du Nord (Algérie, Tunisie) et pour des populations d'Afrique de l'Est et d'Afrique sub-saharienne.

Abstract

The Gm immunoglobulin allotypes were studied in four Berber populations from Morocco (from Khenifra, Amizmiz, Asni and Bourhia) and in one Moroccan Arab population from Doukkala so as to characterize the genetic relationships between North African groups. The analyses of polymorphism confirm that Berbers are geographically and genetically intermediates between European (principal component) and sub-Saharan (contribution of about 20 %) populations. The results reveal also a close genetic similarity between Moroccans Berbers and Arabic-speakers who have different culture and language. The distribution of Gm haplotypes lets suppose that actual Arabs and Berbers from the Western areas of Maghreb share common ancestors – probably the first inhabitants of North Africa – who would have differently undergone the consequences of the various historic invasions, in particular Arab invasions. Our results were compared with those obtained from other Berber populations (from Algeria and Tunisia) and from East-African and sub-Saharan groups.

Introduction

On compte actuellement sur le continent africain plus de 20 millions de Berbères. Ils sont répartis en petits groupes de la Mauritanie à l’Egypte et du désert du Sahara aux régions montagneuses de l’Atlas. Leurs ancêtres, considérés comme les premiers habitants du nord de l’Afrique, auraient subi au cours de l’Histoire de nombreuses migrations et invasions (notamment, la conquête arabe amorcée au VII^{ème} siècle). Elles auraient entraîné divers changements culturels, linguistiques, religieux ou géographiques.

Cette histoire particulière des Berbères peut être retracée par une autre discipline : la Génétique des Populations humaines. Aujourd’hui, la caractérisation anthropogénétique des populations marocaines berbères actuelles a été établie grâce à l’étude de différents marqueurs : dermatoglyphes (Kandil et al., 1998 ; Harich et al., 2002a), marqueurs moléculaires classiques (Harich et al., 2002b), allotypes Gm et Km (Lefranc et al., 1979 ; Chaabani et al., 1984 et 1988 ; Loveslati et al., 2001), ADNmt (Rando et al., 1998 ; Brakez et al., 2001), STR (Bosch et al., 2000a ; Pérez-Lezaun et al., 2000), chromosome Y (Bosch et al., 2000b ; Khodjet el Khil et al., 2001), allèles O (Roubinet et al., 2001), HLA (Sanchez-Mazas, 2000 ; Gomez-Casado et al., 2000), séquences *Alu* (Flores et al., 2000 ; Gonzalez-Pérez et al., 2001).

Pour cette étude, nous avons choisi d’utiliser les marqueurs allotypiques (système Gm) des immunoglobulines, marqueurs qui se sont révélés très informatifs dans la description de la structure génétique et l’histoire d’une population. Les allotypes Gm (Lefranc et Lefranc, 1990) sont des déterminants antigéniques localisés sur les chaînes lourdes de 3 des 4 sous-classes d’IgG (IgG1, IgG2 et IgG3). Présents chez certains individus d’une même espèce, ils correspondent au niveau moléculaire à la substitution d’un ou de plusieurs acides aminés dans la séquence polypeptidique des immunoglobulines. Le système Gm se compose de 18 allotypes formant des combinaisons particulières appelées haplotypes. Les 15 haplotypes Gm reconnus et leurs fréquences varient fortement d’une population à l’autre définissant ainsi trois grands groupes : « européen », « africain » et « asiatique ».

Dans cet article, nous rapportons les résultats de la distribution des haplotypes Gm dans 5 populations marocaines dans le but de décrire la diversité génétique des Berbères actuels et de mesurer les contacts et les impacts créés par les populations migrantes successives.

Matériels et méthodes

Au total, 618 individus marocains ont été analysés. Ils se répartissent en 5 populations : Berbères de Khenifra, Amizmiz, Asni et Bourhia et Arabes de la région de Doukkala-Abda. A noter que la dénomination de ces populations est exclusivement linguistique : le terme « Berbère » représente un « individu parlant un dialecte apparenté à la langue berbère ». Le terme « Arabe » désigne un individu « arabophone ».

Les échantillons de sérum ont été obtenus à partir d’adultes sains des deux sexes, non apparentés et dont les parents et les 4 grands-parents sont nés dans la même région.

Tous les sérums ont été testés pour les allotypes G1m(1,2,3,17), G2m(23) et G3m(5,6,10,11,13,14,15,16,21,24,28) selon la méthode classique de l'inhibition de l'hémagglutination (Field et Dugoujon, 1989).

Les fréquences des haplotypes Gm - écrits selon la nomenclature internationale dans l'ordre G3m ; G1m ; G2m (Lefranc et al., 2001) et en abrégés (Tableau 1) - ont été calculées selon la méthode du maximum de vraisemblance. Les structures génétiques obtenues ont ensuite été comparées à celles d'autres populations africaines : Berbères d'Afrique du Nord, populations d'Afrique de l'Est (Ethiopie et Djibouti) et populations sahariennes (Mali, Sénégal, Côte d'Ivoire, Nigeria et République Centrafricaine). La liste de l'ensemble des populations considérées est présentée dans le Tableau 2. Les résultats sont visualisés dans une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC).

Groupes haplotypiques	Haplotypes	Abréviations
« européen »	Gm21,28;1,2,17;..	Gm21,28;1,2,17;..
« européen »	Gm21,28;1,17;..	Gm21,28;1,17;..
« européen »	Gm5,10,11,13,14;3;23	Gm5*;3;23
« européen »	Gm5,10,11,13,14;3;..	Gm5*;3;..
« africain »	Gm5,10,11,13,14,28;1,17;..	Gm5*;28;1,17
« africain »	Gm5,10,11,13,14;1,17;..	Gm5*;1,17
« africain »	Gm5,6,11,24;1,17;..	Gm6,24;1,17
« africain »	Gm10,11,13,15;1,17;..	Gm15;1,17;..
« africain »	Gm5,6,10,11,14,28;1,17;..	Gm5,6,10,11,14,28;1,17;..
« africain »	Gm5,6,10,11,14;1,17;..	Gm5,6,10,11,14;1,17;..

Tableau 1. Abréviations utilisées des haplotypes Gm
Table 1. Gm haplotype abbreviations used

Populations	Effectifs	Familles linguistiques	Branches	Références
Arabes de Doukkala-Abda (Maroc)	98	Afro-Asiatique	Arabe	Coudray et al., soumis
Berbères de Amizmiz (Maroc)	124	Afro-Asiatique	Berbère	Dugoujon et al., non publié
Berbères de Asni (Maroc)	115	Afro-Asiatique	Berbère	Dugoujon et al., non publié
Berbères de Khenifra (Maroc)	147	Afro-Asiatique	Berbère	Coudray et al., soumis
Berbères de Bourhia (Maroc)	134	Afro-Asiatique	Berbère	Dugoujon et al., non publié
Berbères de Basse Kabylie	124	Afro-Asiatique	Berbère	Dugoujon et al., sous presse
Berbères de Haute Kabylie	103	Afro-Asiatique	Berbère	Dugoujon et al., sous presse
Berbères Mزاب (Algérie)	108	Afro-Asiatique	Berbère	Dugoujon et al., non publié
Berbères de Takrouna-Jeradou (Tunisie)	124	Afro-Asiatique	Berbère	Chaabani et al., 1984
Berbères de Douiret-Chenini (Tunisie)	107	Afro-Asiatique	Berbère	Chaabani et al., 1984
Berbères de Djerba (Tunisie)	63	Afro-Asiatique	Berbère	Chaabani et al., 1988
Touaregs Issequamarenes (Algérie)	166	Afro-Asiatique	Berbère	Lefèvre-Witier et al., 1982
Amhara Tigrai (Ethiopie)	175	Afro-Asiatique	Sémitique	Dugoujon et al., sous presse
Issas (Djibouti)	145	Afro-Asiatique	Couchitique	Dugoujon et al., sous presse
Bwa (Sirao - Mali)	600	Niger-Kordofanien	Gur, Voltaïque	Dugoujon et al., sous presse
Mendenka (Sénégal)	556	Niger-Kordofanien	Mande	Blanc et al., 1990
Fulani (Sénégal)	369	Niger-Kordofanien	Atlantique	Blanc et al., 1990
Baoulé (Côte d'Ivoire)	198	Niger-Kordofanien	Akan	Dugoujon et al., sous presse
Yorubas (Nigeria – Ibadan)	214	Niger-Kordofanien	Benue-Congo	Van Loghem et al., 1978
Pygmées Aka (RCA)	901	Niger-Kordofanien	Pygmée, Bantu, C 10	Dugoujon et al., sous presse

Tableau 2. Populations africaines étudiées
Table 2. African populations studied

Résultats et Discussion

Une première AFC a été réalisée en ne considérant que les populations berbères du nord-ouest de l'Afrique (Figure 1). La projection a été faite sur les deux premiers axes suffisant à expliquer 61 % de la variance totale.

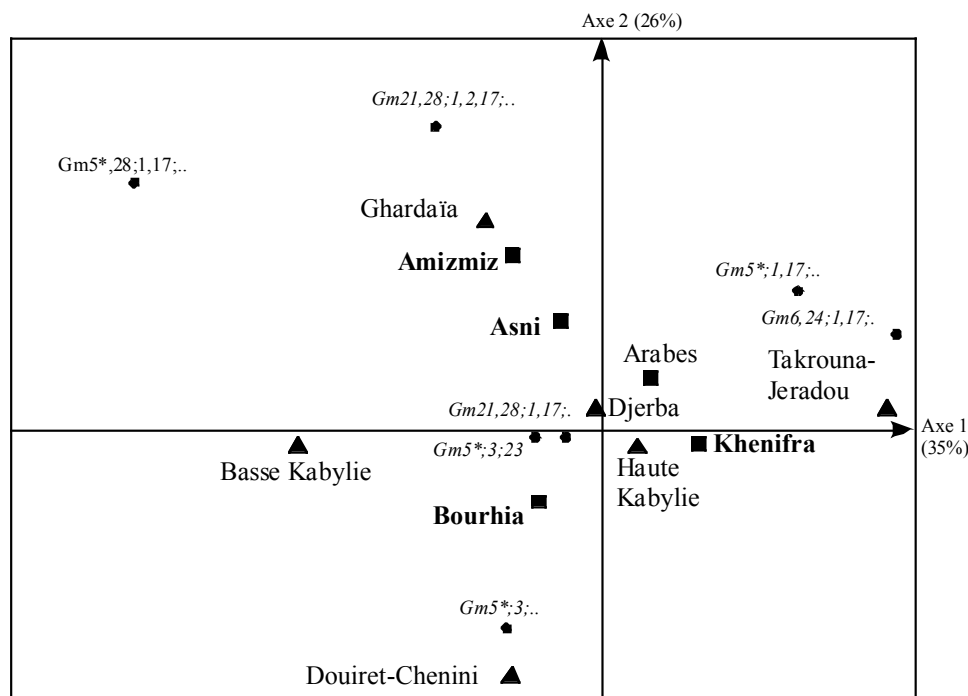


Figure 1. Analyse Factorielle des Correspondances : les populations berbères.
 ■: populations marocaines ; ▲: Berbères d'Algérie et de Tunisie ; En gras : Berbères marocains.
 La transcription complète des haplotypes Gm se trouve dans le Tableau 1.
Figure 1. Factorial Correspondence Analysis: Berber populations
 ■: Moroccan populations; ▲: Berbers from Algeria and Tunisia; In bold: Moroccan Berbers.
 A complete description of Gm haplotypes is present in Table 1.

Cette première AFC révèle une certaine homogénéité parmi les populations berbères du nord-ouest africain. Les Berbères marocains (Amizmiz, Asni, Khenifra et Bourhia) se placent au centre de la variabilité au même titre que les Berbères Mزاب, les Berbères de Haute Kabylie et ceux de Tunisie (Douiret-Chenini et Djerba). Du point de vue de la composition haplotypique, ce groupe se caractérise principalement par des haplotypes Gm que l'on rencontre à des fréquences élevées dans les populations européennes. En revanche, les populations de Basse Kabylie et de Takrouna-Jeradou (Tunisie) se séparent légèrement des autres Berbères en raison d'une fréquence plus élevée d'haplotypes africains.

Un autre élément est révélé dans la Figure 1. On constate que la population Arabe marocaine (de la région de Doukkala-Abda), proche géographiquement mais de culture et de langue différentes, s'intègre au sein du « polymorphisme berbère » nord-ouest africain. Ceci permet de supposer que les Berbères et les Arabes nord-africains ont une origine ancestrale commune.

Nous avons ensuite réalisé une deuxième AFC afin de situer les populations berbères au sein de la variabilité génétique africaine (Figure 2). Les axes 1 et 2 prennent en compte 75 % de la variance totale.

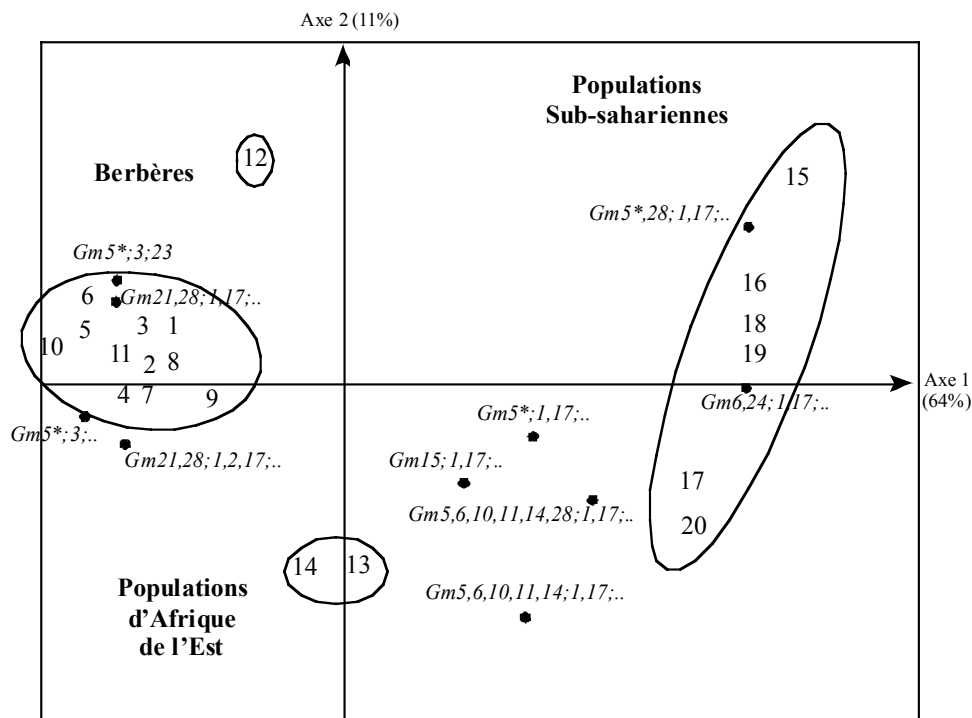


Figure 2. Analyse Factorielle des Correspondances : les Berbères et les autres populations africaines.

Populations représentées : 1 : Arabes de Doukkala (Maroc) ; 2 : Berbères de Amizmiz (Maroc) ; 3 : Berbères de Asni (Maroc) ; 4 : Berbères de Khenifra (Maroc) ; 5 : Berbères de Bourhia (Maroc) ; 6 : Berbères de Basse Kabylie ; 7 : Berbères de Haute Kabylie ; 8 : Berbères Mzab (Algérie) ; 9 : Berbères de Takrouna:Jeradou (Tunisie) ; 10 : Berbères de Douiret:Chenini (Tunisie) ; 11 : Berbères de Djerba (Tunisie) ; 12 : Touaregs Issequamarenes (Algérie) ; 13 : Amhara Tigrai (Ethiopie) ; 14 : Issas (Djibouti) ; 15 : Bwa (Mali) ; 16 : Mendenka (Sénégal) ; 17 : Fulani (Sénégal) ; 18 : Baoule (Côte d'Ivoire) ; 19 : Yorubas (Nigeria) ; 20 : Pygmées Aka (République Centrafricaine).

La transcription complète des haplotypes Gm se trouve dans le Tableau 1.

Figure 2. Factorial Correspondence Analysis: Berbers and other African populations

Populations studied: 1: Arabs from Doukkala (Morocco); 2: Berbers from Amizmiz (Morocco); 3: Berbers from Asni (Morocco); 4: Berbers from Khenifra (Morocco); 5: Berbers from Bourhia (Morocco); 6: Berbers from Basse Kabylie (Algeria); 7: Berbers from Haute Kabylie (Algeria); 8: Berbers Mzab (Algeria); 9: Berbers from Takrouna-Jeradou (Tunisia); 10: Berbers from Douiret-Chenini (Tunisia); 11: Berbers from Jerba (Tunisia); 12: Tuaregs Issequamarenes (Algeria); 13: Amhara Tigrai (Ethiopia); 14: Issas (Djibouti); 15: Bwa (Mali); 16: Mendenka (Senegal); 17: Fulani (Senegal); 18: Baoule (Ivory Coast); 19: Yorubas (Nigeria); 20: Pygmies Aka (Central Africa Republic).

A complete description of Gm haplotypes is present in Table 1.

L'axe 1 de cette deuxième AFC permet de mettre en évidence 2 grands groupes de populations. Un groupe comprenant les populations nord et est africaines : Berbères du Maroc, d'Algérie, de Tunisie ; Touaregs d'Algérie et populations est africaines d'Ethiopie et de Djibouti. Cet ensemble se divise en trois sous-groupes selon l'axe 2 : Touaregs d'Algérie, Berbères et Amhara Tigrai et Issas d'Afrique de l'Est. L'autre grand groupe rassemble les populations sub-sahariennes (Mali, Sénégal, Côte d'Ivoire, Nigeria et République Centrafricaine). La position de ces groupes aux extrémités de l'axe 1 révèle l'importante distance génétique les séparant. Cette distance se traduit par une différenciation entre les haplotypes Gm « européens » (Gm21,28;1,17;..., Gm21,28;1,2,17;..., Gm5*;3;23 et Gm5*;3;...) pour le groupe nord et est africain et les haplotypes Gm « africains » (Gm5*;28;1,17;..., Gm5*;1,17, Gm5,6,11,24;1,17;..., Gm15;1,17;..., Gm5,6,10,11,14,28;1,17;... et Gm5,6,10,11,14;1,17;...) pour les populations sub-sahariennes. Nous pouvons aussi remarquer que cette distinction de 2 ensembles de populations africaines se superpose à une distinction géographique de part et d'autre du Sahara. Le désert ne représente pas pour autant une barrière aux gènes car on trouve chez les Berbères nord-africains environ 20 % d'haplotypes « sub-sahariens ».

Conclusion

La comparaison des fréquences des haplotypes Gm en Afrique du Nord confirme que les Berbères sont géographiquement et génétiquement intermédiaires entre les populations européennes (composante majeure) et les populations sub-sahariennes (environ 20 % de contribution). Ces résultats corroborent les données précédemment publiées sur d'autres populations nord-africaines (Lefranc et al., 1979 ; Chaabani et al., 1984 et 1988, Loveslati et al., 2001, Giraldo et al., 2001).

Au Maroc, on constate qu'il existe une relation génétique étroite entre les Berbères et les Arabes proches géographiquement mais de culture et langages différents. Les Arabes s'intégrant au sein du « polymorphisme berbère », on peut émettre l'hypothèse qu'ils sont issus d'ancêtres communs « paléo-berbères ». Les différences observées entre les Berbères et les Arabes actuels seraient donc principalement culturelles et linguistiques et pourraient alors s'expliquer par le fait que leurs ancêtres auraient subi différemment les conséquences des invasions arabes. La conquête arabe amorcée au VII^{ème} siècle semble n'avoir été pour certains groupes qu'un phénomène principalement culturel (adoption d'une nouvelle religion et d'un nouveau langage) avec un faible impact génétique. A l'opposé, les prédécesseurs des Berbères actuels auraient su résister à l'islamisation et à l'arabisation, leurs descendants auraient ainsi pu préserver une certaine « identité berbère originelle ».

Remerciements. Nos remerciements s'adressent tout particulièrement à Sabir Btissam, Mohamed Loukid et Mohamed Hamdaoui pour leur participation à la collecte des prélèvements sanguins. Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une action CNRS « Origine de l'Homme, du Langage et des Langues » (OHL) et EUROCORES (ESF Humanities) « The origin of Man, Language and Languages (OML), projet « Le berbère et les Berbères : diversité génétique et linguistique ».

Bibliographie

- Blanc, M., Sanchez-Mazas, A., Van Blyenburgh, N.H., Sevin, A., Pison, G., Langaney, A., 1990, Interethnic genetic differentiation: Gm polymorphism in eastern Senegal. *Am J Hum Genet*, 46, 383-392.
- Bosch, E., Calafell, F., Pérez-Lezaun, A., Clarimón, J., Comas, D., Mateu, E., Martínez-Arias, R., Morera, B., Brakez, Z., Akhayat, O., Sefiani, A., Hariti, G., Cambon-Thomsen, A., Bertranpetit, J., 2000a, Genetic structure of north-west Africa revealed by STR analysis. *Eur J Hum Genet*, 8, 360-366.
- Bosch, E., Calafell, F., Pérez-Lezaun, A., Comas, D., Izaabel, H., Akhayat, O., Sefiani, A., Hariti, G., Dugoujon, J.M., Bertranpetit, J. 2000b, Y chromosome STR haplotypes in four populations from northwest Africa. *Int J Legal Med*, 114, 36-40.
- Brakez, Z., Bosch, E., Izaabel, H., Akhayat, O., Comas, D., Bertranpetit, J., Calafell, F. 2001, Human mitochondrial DNA sequence variation in the Moroccan population of the Souss area. *Ann Hum Bio*, 28, 295-307.
- Chaabani, H., Helal, A.N., Van Loghem, E., Langaney, A., Benammar Elgaaied, A., Rivat Peran, L., Lefranc, G., 1984, Genetic study of Tunisian Berbers. I. Gm, Am and Km immunoglobulin allotypes and ABO blood groups. *J Immunogenet*, 11, 107-113.
- Chaabani, H., Cox, D.W., 1988, Genetic characterization and origin of Tunisian Berbers. *Hum Hered*, 38, 308-316.
- Coudray, C., Guitard, E., Kandil, M., Harich, N., Sevin, A., Moral, P., Dugoujon, J.M., Study of Gm and Km immunoglobulin allotypic systems in Berbers and Arabs from Moyen Atlas (Morocco), Soumis.
- Dugoujon, J.M., Hazout, S., Loirat, F., Mourrieras, B., Crouau-Roy, B., Sanchez-Mazas, A., Gm haplotype diversity of 82 populations over the world. *Am J Phys Anthropol*, Sous presse.
- Field, L.L. & Dugoujon, J.M., 1989, Immunoglobulin allotyping (Gm and Km) of GAW5 families. *Genet Epidemiol*, 6, 31-34.
- Flores, C., Maca-Meyer, N., González, A.M., Cabrera, V.M., 2000, Northwest African distribution of the *CD4/Alu* microsatellite haplotypes. *Ann Hum Genet*, 64, 321-327.
- Giraldo, M.P., Esteban, E., Aluja, M.P., Nogues, R.M., Backes-Duro, C., Dugoujon, J.M., Moral, P., 2001, Gm and Km alleles in two Spanish Pyrenean populations (Andorra and Pallars Sobirà): a review of Gm variation in the Western Mediterranean basin. *Ann Hum Genet*, 65, 537-548.

- Gómez-Casado, E., Moral, P., Martínez-Laso, J., García-Gómez, A., Allende, L., Silverado-Redondo, C., Longas, J., González-Hevilla, M., Kandil, M., Zamora, J., Arnaiz-Villena, A., 2000, HLA genes in Arabic-speaking Moroccans: close relatedness to Berbers and Iberians. *Tissue Antigens*, 55, 239-249.
- González-Pérez, E., López-Alomar, A., Bao, M., Via, M., Esteban, E., Soler, M., Valveny, N., Harich, N., Dugoujon, J.M., Vona, G., Moral, P., 2001, Variación microgeográfica de elementos Alu en el Mediterráneo Occidental. Comunicación al congreso de la Sociedad España de Antropología Biológica (SEAB). Barcelone (10-13 juillet).
- Harich, N., Esteban, E., Chafik, A., Moral, P., 2002a, Dermatoglyphic characterization of Berbers from Morocco: qualitative and quantitative digital and palm data. *Ann Hum Biol*, 29, 442-456.
- Harich, N., Esteban, E., Chafik, A., Lopez-Alomar, A., Vona, G., Moral, P., 2002b, Classical polymorphisms in Berbers from Moyen Atlas (Morocco) : genetics, geography and historical evidence in the Mediterranean peoples. *Ann Hum Biol*, 29, 473-487.
- Kandil, M., Luna, F., Chafik, A., Zaoui, D., Moral, P., 1998, Digital dermatoglyphic patterns of Moroccan Arabs: relationships with Mediterranean populations. *Ann Hum Biol*, 25, 319-329.
- Khodjet El Khil, H., Triki Marrakchi, R., Loveslati, Y.B., Langaney, A., Fellous, M., Benammar Elgaaied, A., 2001, Y chromosome microsatellite variation in three populations of Jerba Island (Tunisia). *Ann Hum Genet*, 65, 263-270.
- Lefèvre-Witier, P., 1982, Structure et dynamique génétiques d'une communauté rurale du Sahara central (Ideles). PhD, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Lefranc, G., De Lange, G., Rivat, L., Langaney, A., Lefranc, M.P., Ellouze, F., Sfar, G., Sfar, M., Van Loghem, E., 1979, Gm, Am and Km immunoglobulin allotypes of two populations in Tunisia. *Hum Genet*, 50, 199-211.
- Lefranc, M.P. and Lefranc, G., 1990, Molecular genetics of immunoglobulin allotype expression. Dans *The Human IgG Subclasses : Molecular analysis of structure, function and regulation*, édité par Farouk Shakib, 43-78.
- Lefranc, M.P., 2001, IMGT, the international ImMunoGeneTics database. *Nucleic Acids Res*, 29, 207-209. (site IMGT <http://imgt.cines.fr>).
- Loveslati, B.Y., Sanchez-Mazas, A., Ennafaa, H., Marrakchi, R., Dugoujon, J.M., Lefranc, J.M., Elgaaied, A.B., 2001, A study of Gm allotypes and immunoglobulin heavy gamma IGHG genes in Berbers, Arabs and sub-Saharan Africans from Jerba Island, Tunisia. *Eur J Immunogenet*, 28, 531-538.
- Pérez-Lezaun, A., Calafell, F., Clarimón, J., Bosch, E., Mateu, E., Gusmao, L., Amorim, A., Benchemsi, N., Bertranpetit, J., 2000, Allele frequencies of 13 short tandem repeats in population samples from the Iberian Peninsula and Northern Africa. *Int J Legal Med*, 113, 208-214.
- Rando, J.C., Pinto, F., González, A.M., Hernandez, M., Larruga, J.M., Cabrera, V.M., Bandelt, H.J., 1998, Mitochondrial DNA analysis of Northwest African populations reveals genetic exchanges with European, Near-Eastern, and sub-Saharan populations. *Ann Hum Genet*, 62, 531-550.
- Roubinet, F., Kermarrec, N., Despiau, S., Apoil, P.A., Dugoujon, J.M., Blancher, A., 2001, Molecular polymorphism of *O* alleles in five populations of different ethnic origins. *Immunogenetics*, 53, 95-104.
- Sanchez-Mazas, A., 2000, The Berbers of North Africa : genetic relationships according to HLA and others polymorphisms. Dans *Prehistoric Iberia : Genetics, Anthropology, and Linguistics*, édité par Antonio Arnaiz-Villena, New-York, 65-77.
- Van Loghem, E., Salimonu, L., Williams, A.I., Osunkoya, B.O., Boyd, A.M., De Lange, G., Nijenhuis, L.E., 1978, Immunoglobulin allotypes in African populations. I. Gm-Am haplotypes in a Nigerian population. *J Immunogenet*, 5, 143-147.